

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

LA ACADEMIA ES ORGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXIV

JUNIO DE 2000

NUMERO 91

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DIAZ-PIEDRAHITA



CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
Botánica (Botany)		Historia de la Ciencia (History of Science)	
Orobanchaceae Vent., una familia de plantas holoparasíticas nueva para el territorio colombiano. (Orobanchaceae, a holoparasitic family of plants introduced into Colombia).		Carlos Cuervo Márquez, el botánico. (Carlos Cuervo Márquez, the botanist).	
<i>José Luis Fernández-Alonso</i>	173	<i>Santiago Díaz-Piedrahita</i>	247
Una nueva sección del género <i>Axonopus</i> (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). (A new section of the genus <i>Axonopus</i> [Poaceae, Panicoideae, Paniceae]).		Síntesis histórica de la biogeografía. (Historical synthesis of biogeography).	
<i>Diego Giraldo-Cañas</i>	183	<i>Jorge Llorente, Nelson Papavero & Alfredo Bueno</i>	255
<i>Sphacele salviae</i> , un recurso de la medicina tradicional chilena poco conocido. (<i>Sphacele salviae</i> , a new poor known traditional medicine resource from Chile).		Paleontología (Paleontology)	
<i>R. Peña, G. Montenegro, L. Iturralde & B. Timmermann</i>	193	Primer registro de un áptico asociado con <i>Nicklesia pulchella</i> (D'Orbigny) en Villa de Leyva, Boyacá (Colombia-Sudamérica). (First record of a counter-impression of <i>Nicklesia pulchella</i> [D'Orbigny] from Villa de Leyva, Boyacá, Colombia).	
Ecología (Ecology)		<i>Pedro Patarroyo</i>	279
Matorrales y bosques de los cerros occidentales de Chía, Sabana de Bogotá, Colombia. (Thickets and forests of the mountains of Chia, Sabana de Bogotá, Colombia).		Zoología (Zoology)	
<i>Sandra Cortés, T. van der Hammen & J.O. Rangel</i>	201	Una nueva especie del género <i>Sturnira</i> (Chiroptera, Phyllostomidae) de los Andes colombianos. (A new species of the genus <i>Sturnira</i> [Chiroptera, Phyllostomidae] from the Colombian Andes).	
Balance hídrico bajo tres coberturas vegetales contrastantes en la cuenca del río San Cristóbal, Bogotá. (Hydrological balance under three forest covers in the San Cristobal River drainage, Bogotá).		<i>Mario Contreras & Alberto Cadena</i>	285
<i>Gonzalo De las Salas & Carlos García Olmos</i>	205	A new frog (<i>Eleutherodactylus</i> : Leptodactylidae) from the Southern part of the Cordillera Oriental of Colombia. (Una nueva rana [<i>Eleutherodactylus</i> : Leptodactylidae] de la parte sur de la Cordillera Oriental de Colombia).	
Morfología y estructura de las formaciones coralinas del archipiélago de San Bernardo, Caribe colombiano. (Morphology and structure of the coral formations in the San Bernardo Archipelago, Colombian Caribbean).		<i>John D. Lynch & Angela Suárez Mayorga</i>	289
<i>Mateo López-Victoria & Juan M. Díaz</i>	219	Lenguados de la familia Paralichthyidae (Pisces: Pleuronectiformes) conocidos del Caribe colombiano. (Flatfishes of the family Paralichthyidae [Pisces: Pleuronectiformes] from de Colombian Caribbean).	
Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. (Historical and ecological aspects of the north-Andean and Amazonian biodiversity).		<i>Lina M. Saavedra, Arturo Acero & Gabriel Navas</i>	295
<i>Thomas van der Hammen</i>	231	Vida Académica (Academic Life)	311
		Constitución de la Academia (Members of the Academy)	315

OROBANCHACEAE VENT., UNA FAMILIA DE PLANTAS HOLOPARÁSITAS NUEVA PARA EL TERRITORIO COLOMBIANO

por

José Luis Fernández-Alonso*

Resumen

Fernández-Alonso, J.L.: Orobanchaceae Vent., una familia de plantas holoparásitas nueva para el territorio colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24** (91): 173-182, 2000. ISSN 0370-3908.

Se documenta la presencia de *Orobanche minor* Sm. en Colombia como planta naturalizada, lo que representa el primer registro para esta especie en la franja neotropical y la primera indicación de la familia Orobanchaceae en territorio colombiano. Se comentan algunos aspectos agronómicos de esta especie, que es reconocida en el mundo, como maleza frecuente en algunos tipos de cultivos y como planta nociva en predios ganaderos.

Palabras clave: Orobanchaceae, Scrophulariaceae, *Orobanche*, corología, malas hierbas, Colombia, Sudamérica.

Abstract

The presence of *Orobanche minor* Sm. as a naturalized weed in Colombia is documented, which constitutes the first record of this species in the neotropics and the first notice of the family Orobanchaceae in Colombia. Some agronomic aspects are documented for this species, a well know and common weed of some crops and a noxious weed for livestock.

Key words: Orobanchaceae, Scrophulariaceae, *Orobanche*, chorology, weeds, Colombia, Southamerica.

Introducción

El reciente hallazgo de algunas poblaciones de la dicotiledónea europea *Orobanche minor* Sm. (Orobancha-

ceae), en los Cerros Orientales de Bogotá, fue notificado informalmente en una publicación de corte divulgativo sobre el Cerro de Usaquén (Fernández-Alonso, 1996), dejando la documentación corológica formal y otros as-

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

pectos agronómicos colaterales sobre esta especie, para una posterior contribución.

Con dos grupos de poblaciones de *O. minor* localizados desde hace ya más de cinco años, se planteó un estudio más detallado del grado de establecimiento y de la distribución de este neófito en Colombia. Tres hechos fundamentales motivaron dicho estudio:

a) Se trataba de un grupo de plantas holoparasitas muy emparentado con algunos géneros hemiparasitas de las tribus Rhinanthae (*Castilleja* Mutis ex L.f., *Pedicularis* L., *Lamourouxia* Kunth) y Gerardieae (*Alectra* Thumb., *Buchnera* L.) de la familia Scrophulariaceae, grupo en el que el autor de este artículo, adelanta trabajo de revisión para la Flora de Colombia (Fernández-Alonso, 1987 y en prep.; Thakhtajan, 1997).

b) La familia Orobanchaceae contaba con representantes nativos en Centroamérica y Perú-Chile, pero no había sido registrada con anterioridad para el Norte de Sudamérica (Colombia, Ecuador, Venezuela) ni por especies nativas, ni por especies foráneas naturalizadas.

c) La especie localizada en Colombia, *Orobanche minor* junto con otras especies cercanas como *O. ramosa* L. u *O. crenata* Forskal, que parasitan principalmente leguminosas, compuestas, solanáceas y umbelíferas, han sido catalogadas en varias regiones del mundo como plantas infestantes de prados y cultivos de diferentes tipos, por la competencia directa que ejercen con las plantas cultivadas y en segundo lugar por haberse indicado cierta toxicidad en caso de ser consumidas por el ganado (Thieret, 1971. Frost & Musselman, 1980). De confirmarse que *O. minor* se encuentra en activo proceso de expansión en zonas altas de Colombia, cabría esperarse algún tipo de interacción con cultivos o con plantas pratenses y como tal una incidencia económica directa en la agricultura y ganadería de clima frío del país.

Materiales y métodos

Para conocer la distribución de esta planta en Colombia, sus períodos de floración y sus plantas hospedadoras, se emprendió un seguimiento tanto en los herbarios, para la localización de nuevos datos de distribución, como en el campo, mediante búsqueda directa. Se detectó que en más de una ocasión ha sido tomada por una orquídea terrestre, ya que el biotipo y el color, se asemejan a algunas plantas terrestres de esta familia, presentes en Colombia, como ocurre con especies de los géneros *Stenorrhynchos* L.C. Rich., *Pterichis* J. Lindl. y *Sarco-glottis* Presl.

La búsqueda se efectuó principalmente en prados y otros ambientes ruderales despejados, como taludes de carretera y márgenes de cultivos con *Trifolium* L., *Medicago* L. & *Vicia* L. y otras leguminosas, en diferentes zonas del altiplano cundiboyacense. Algunos sectores del Norte de la Sabana de Bogotá, se visitaron de 2 a 3 veces al año, para verificar presencia de floración. En todas las localidades diferentes en que se localizó la planta, se colectó muestra de herbario y ocasionalmente se tomó registro fotográfico. Por tratarse de un grupo de plantas con interés agronómico, aparte de la inclusión de una serie completa de muestras en el Herbario Nacional Colombiano (COL), se efectuó una importante distribución de duplicados a los siguientes herbarios de Colombia y del exterior: JBB, CAUP, COL, FAUC, GUAY, HUA, K, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, MY, NY, P, PSO, QCA, UIS, UPTC, UTMIC y VEN.

Para poder confirmar la identificación preliminar de la especie *O. minor* Sm., que forma parte de un agregado de especies próximas de difícil separación, se procedió a una revisión detallada de literatura sobre el grupo, abarcando también lo relativo a información agronómica.

La familia Orobanchaceae

Orobanchaceae Vent., es una familia pequeña de dicotiledóneas tubifloras constituida por 15 géneros y unas 210 especies, que viven en su mayoría en regiones templadas y subtropicales del Viejo Mundo. Unas 160 especies conforman el género *Orobanche* L., con distribución predominantemente holártica (Reuter, 1847, Mabberley, 1997; García-Torres & al., 1998). Son contadas las orobanchaceae nativas de la franja neotropical y pertenecen a los géneros *Orobanche* (Perú-Chile) y *Conopholis* Wallroth con 1 especie en varios países de Centroamérica, llegando desde Estados Unidos hasta Chiriquí, Panamá (Haynes, 1970).

Familia integrada por plantas herbáceas anuales o perennes, sin clorofila, que parasitan las raíces de otras angiospermas, a las que se fijan por medio de haustorios de origen radicular. Sus tallos erectos, generalmente simples y más o menos carnosos, están provistos de hojas escuamiformes y portan en su extremo densas espigas de flores tubulares bilabiadas. El cáliz es de 2-5 sépalos, a veces bilobado, la corola tubuloso-campanulada, el labio superior generalmente es de dos lóbulos y el inferior trilobulado. Presentan 4 estambres didínamos insertos en el tubo de la corola. El ovario es súpero de dos (raramente 3) carpelos soldados en ovario unilocular, óvulos anátropos, muy numerosos, con placentación parietal. El

fruto es una cápsula alargada, bivalva y contiene gran cantidad de semillas diminutas que son transportadas por el viento. Embrión muy reducido.

Con frecuencia presentan gran especificidad de hospedero y la identificación de las plantas sobre las que se desarrollan ayuda a identificar la especie de orobanche en cuestión. Por otra parte algunas denominaciones populares hacen referencia a este aspecto así "jopo de las habas", "jopo del trébol", etc.

Circunscripción actual de la familia Orobanchaceae

Aunque es muy clara la relación entre Orobanchaceae y algunos representantes de la familia Scrophulariaceae, como es el caso de la tribu Rhinanthae, que cuenta con géneros hemiparásitos y similar morfología de las anteras a la que se presenta en Orobanchaceae; se mantiene la diferencia importante de las cápsulas, que en Scrophulariaceae son biloculares y presentan placentación axial. Sin embargo, tanto la ubicación concreta de la familia en las categorías superiores, como su circunscripción, son hoy en día temas críticos a la luz de los nuevos análisis (moleculares, químicos, embriológicos, etc.), y no hay unidad de criterios al respecto.

Takhtajan (1997), siguiendo a **Thorne** (1992), considera que Orobanchaceae representa un extremo de variación dentro del grupo de géneros con tendencia parasítica de la Subfamilia Rhinanthoideae (Scrophulariaceae), con los que presenta además una cercana relación embriológica. Como tal, incluye Orobanchaceae, dentro de Scrophulariaceae, asignándole el rango de subfamilia.

Más recientemente, apoyándose principalmente en datos moleculares y con criterio estrictamente filogenético (**Judd & al.** 1999), se propone el rango de familia para este grupo de bilabiadas parásitas, pero asignándole una nueva circunscripción. Esta incluye a las clásicas Orobanchaceae holoparásitas y además a las tribus Rhinanthae y Gerardieae de la familia Scrophulariaceae, que cuentan con representantes hemiparásitos. Por otra parte la información molecular relaciona a Orobanchaceae con otros tubifloras como: Lamiaceae y *Paulownia* Siebold. & Zucc., género que tradicionalmente ha ocupado una posición incierta, a caballo entre Bignoniaceae y Scrophulariaceae. Aunque se habla de que Orobanchaceae en su nueva circunscripción muestra en sus géneros una secuencia continua entre la condición hemiparásita y la holoparásita (**De Pamphilis & Young**, 1995), en nuestro concepto, la información macromorfológica disponible, no permite aceptar la reagrupación sugerida, al no permitir la separación clara de las Orobanchaceae en su nueva

circunscripción (placentación parietal o axial), del resto de las Scrophulariaceae Rhinanthoideae, que presentan invariabilmente placentación axial. En este sentido preferimos dar el tratamiento de familia a Orobanchaceae, siguiendo la circunscripción clásica, que se fundamenta en la condición parietal de las placentas como carácter diferencial (**Thieret**, 1971; **Cronquist**, 1981).

El género *Orobanche*

En Estados Unidos hay más de diez especies nativas del género *Orobanche* y al menos tres especies europeas naturalizadas: *O. minor* Sm., *O. ramosa* L. y *O. purpurea* Jacq. (**Munz**, 1931, **Achey**, 1933, **Gleason & Cronquist**, 1998). En lo que respecta a la franja neotropical en sentido estricto, solo se han registrado especies nativas de *Orobanche* en México (*O. ludoviciana* Nutt.) y en Perú (*O. tacnaensis* Mattfeld y *O. weberbaueri* Mattfeld). *O. ramosa*, especie adventicia infestante de cultivos en México y Cuba, cuenta con una cita (dudosa) de Ecuador, no confirmada con colecciones de herbario (**Thieret**, 1971; **Rodríguez-Jiménez**, 1985, **Brako & Zarucchi**, 1993, **Holm & al.** 1997; **Jorgensen & León-Yañez**, 1999).

En el Norte de Sudamérica, no se habían registrado representantes nativos ni adventicios del género *Orobanche* ni de la familia Orobanchaceae. El hallazgo que aquí se comunica, además representa el primer registro de *O. minor* para la franja neotropical. Los registros conocidos en el norte, se encuentran en Estados Unidos y en el Sur en Chile-Argentina (Figura 3).

La presencia de *Aeginetia indica* L. (Orobanchaceae), maleza frecuente en Asia, fue recientemente indicada en un libro sobre malezas de Colombia, sin información verificable, ni registro de herbario (**Bermúdez**, 1997). La distribución conocida de *A. indica* L., parásita de cultivos de caña principalmente, abarca desde la región Indomalaya hasta Japón (**Tiagi**, 1952), y al no haber indicios de su presencia en Sudamérica, se desestima como especie integrante de la Flora de Colombia.

Orobanche minor Sm. in Sowerby, Engl. Bot. 6: t. 422 1797., figs. 1 y 2.

A lo ya indicado para la familia y el género, añadimos solo la información descriptiva complementaria de la especie.

Plantas anuales o perennes, tallos de hasta 80 x 0.3–2 cm, generalmente con engrosamiento globoso subterráneo en la base (fig. 1C); parte aérea con pubescencia glandular y generalmente con tinte púrpura-amarillento, o marrón–

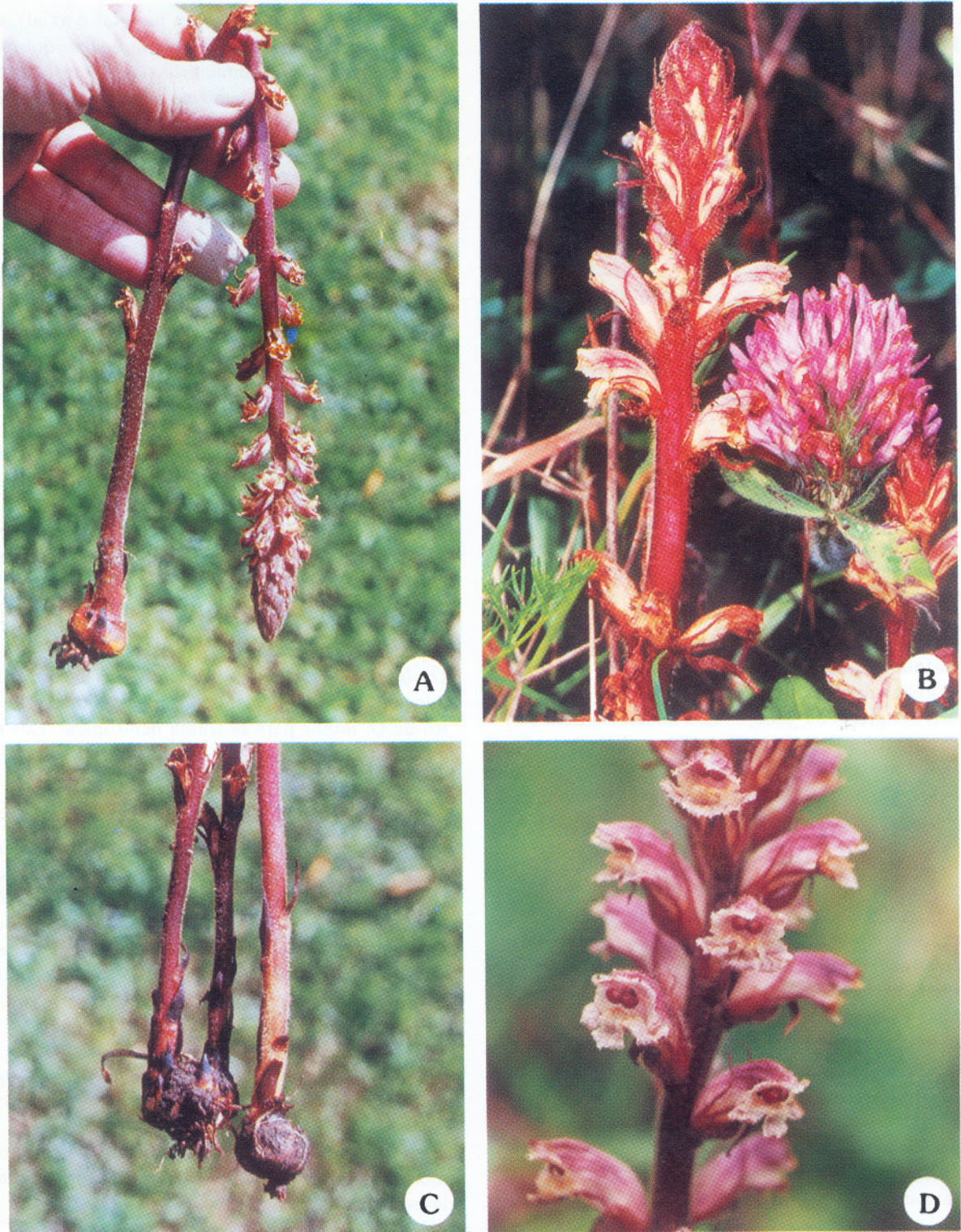


Figura 1. *Orobanche minor* Sm. A.- Hábito. B.- Detalle de una planta creciendo junto a su planta hospedero *Trifolium pratense* L. C.- Base de una planta mostrando el nódulo bulboso donde se asienta el haustorio. D.- Detalle de las flores. (Fotografías A, C, J. L. Fernández-Alonso; B, D, Pedro Eguiluz y Lola Montes).

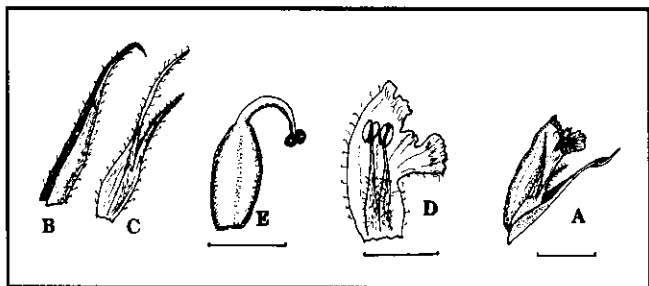


Figura 2. Detalle de la flor de *Orobanche minor* Sm. A. Flor acompañada de la bráctea. B. Bráctea floral. C. Uno de los lóbulos calicinos, bífido. D. Mitad del tubo corolino, con uno de los dos pares de estambres. E. Gineceo. Barra escala = 5 mm.

(Dibujado a partir de de J.L. Fernández 18878).

vináceo. Hojas escumiformes de ovado-acuminadas a linear-lanceoladas, de 10–20 mm de longitud. Espigas de 4–30 x 2–4 cm, con flores basales laxamente dispuestas y densamente en las partes superiores (Fig. 1A), glandular pubescentes, brácteas de 7–15 mm, lanceolado-acuminadas. Cáliz de 7–12 mm, con segmentos bidentados. Corola anchamente tubular, ligeramente curva, de 11–18 mm, glandular pubescente, de crema-rojiza a violeta-granate, bilabiada; labio superior emarginado, labio inferior con lóbulos subiguales. Filamentos insertos 2–3 mm por encima de la base del tubo, peludos. Pistilo con estigma bilobado, púrpura. Fruto maduro marrón, semillas muy numerosas, de menos de 0.5 mm.

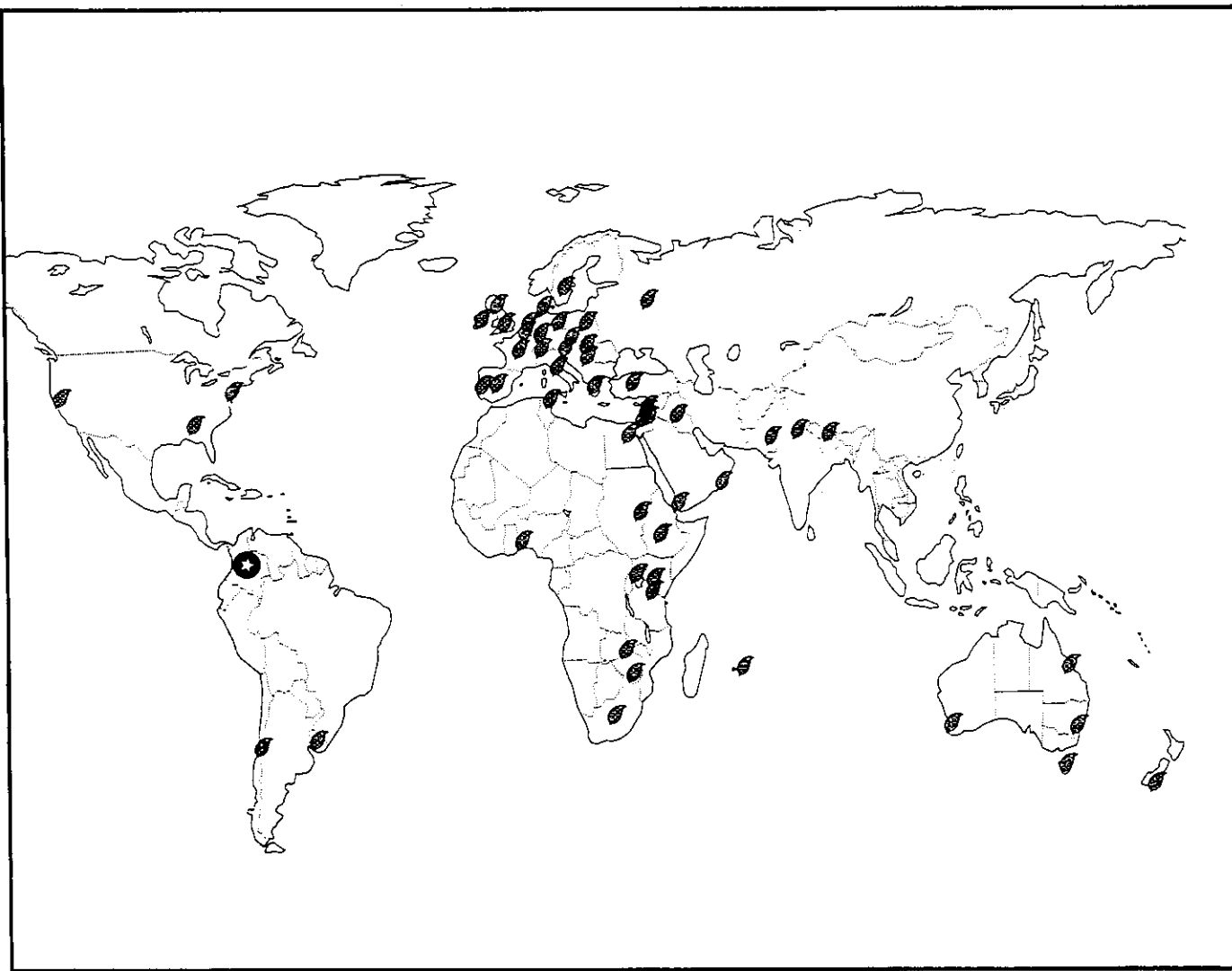


Figura 3. Distribución de *Orobanche minor* Sm. a nivel mundial. Países donde ha sido registrada como mala hierba (signo: hoja). Nuevo registro para el neotrópico (signo: estrella). Original reproducido con permiso, de Leroy Holm & al. 1997.

Material revisado

COLOMBIA. Boyacá. Mpio. de Paipa, margen de carretera entre Paipa y Palermo, Km 4, pastos, parásita en *Trifolium pratense*, 2800 m, 3–4 dic 1998, *D. Stancik 1518* (COL 421916).

Cundinamarca. Distrito Especial de Bogotá, entre el Cerro de Usaquén y La Calera, pastos con *Trifolium*, 5 sept 1995, *P. Eguiluz & L. Montes s/n* (COL 442359); Cerros Orientales, Sector Usaquén, Subpáramo con arbustos, prado con *T. pratense e Hypochoeris radicata*, 2700–3000 m, 17 dic 1995, *J.L. Fernández-A. & al. 12937* (COL 371814, 384325, MEXU, VEN); ibídem, rastrojo con *Trifolium repens* y *T. pratense*, 2700–3000 m. *J.L. Fernández-A. & al. 12938* (COL 371815, 474079, HUA, MA, MEDEL, US); Mpio. de Sopó, taludes de carretera con pasto, en la vía a La Calera, 16 may 1999, *J.L. Fernández-A. 18417 & A.R. Castillo* (COL 437893, 437896, MA, NY), ibídem, *J.L. Fernández-A. 18417 A & A. R. Castillo* (COL 438113, 438114); ibídem *J.L. Fernández-A. 18418 & A. R. Castillo* (COL); ibídem, Mpio. de La Calera, entre el Alto de Patios y La Calera, 2800–2900 m, *J.L. Fernández-A. 18421 & A. R. Castillo* (COL 437634, VEN); ibídem, entre La Calera y cruce Guasca–Gachetá, taludes, 2700 m, sobre *Trifolium pratense*, *J.L. Fernández-A 18422 & A. R. Castillo* (COL 437868, G, K, MA, P, US); ibídem, entre La Calera y Sopó, prados con *Trifolium repens*, *Trifolium pratense*, *Medicago lupulina* y *Verbena littoralis*, *J.L. Fernández-A 18426 & A. R. Castillo* (COL 437936, FMB, HUA, MEDEL, PSO); Mpio. de La Calera, en prados húmedos con *T. pratense*, 3000 m, 20 abr 1999 *J.L. Fernández-A 18479 & A. R. Castillo* (AAU, CAUP, COL 437517, 437516, FMB, HUA, MA, MO, NY PSO); ibídem, Mpio. de Sopó, Vía Sopó–Gachetá, taludes con *Trifolium*, 18 nov 1999, *J.L. Fernández-A & al. 18584* (COL 437493, 437494, MA, NY, US); ibídem *J.L. Fernández-A & al 18585* (COL, MO); Vía Sopó a La Calera, 2850 m, prados con *Trifolium*, 10 abr 2000, *J.L. Fernández-A. & al. 18878* (COL 442458, GUAY, LPB, MY, QCA);); ibídem, 2800 m, antes del cruce a Chingaza, prados, 1 may 2000, *J.L. Fernández-A. & A. R. Castillo. 18886* (COL); Vía Bogotá - La Caro, antes de desvío a Chía, terraplenes con *Trifolium*, 2600 m, *J.L. Fernández-A. 18894 & A.R. Castillo* (COL); ibídem antes de Tenjo, en la vía Tabio-Tenjo, 2700 m, taludes junto a cultivos, *J.L. Fernández-A. 18897 & A.R. Castillo* (COL); Mpio. de Subachoque, Finca El Cerro, 2880, planta parásita de los tréboles (*Trifolium pratense*), en césped. 21 oct 1998. *M. Hernández 344* (COL 419746); Mpio. de Facatativá, predios de la Escuela de Carabineros, 2600 m, oct 1997, *D.Rivera s/n* (COL 441357); Mpio. de Sopó, Vda. Meusa,

2610 m, parásita en pradera de trébol (*Trifolium repens*) y Kikuyo, 21 abr 1996, *J. Sarmiento 451 & J. Camargo* (COL 442358).

ESPAÑA. Burgos. 1922 – 1927, *E. Pérez-Arbeláez E135* (COL 391350).

INGLATERRA. Oxfordshire. Goring-on Thames, 50 m, en un jardín sobre *Senecio laxifolius*. 20 jul 1978, *R. M. Souster 9677* (COL 251214);

SUIZA. Kt. Zurich. Zurichberg, E. Outskirts of Zurich, jul 1892. *L. Hess s/n* (COL139366).

Notas taxonómicas

Orobanche minor, pertenece a la Secc. *Orobanche*, la más extensa del género, que puede reconocerse a grandes rasgos por presentar flores sésiles, ebracteoladas y por su cáliz rasgado en dos segmentos laterales, por lo general bilobados. Dentro de esta sección, forma parte de un grupo de 7–10 especies euroasiáticas muy relacionadas, el grupo “minor”, que parasitan principalmente leguminosas, compuestas, solanáceas, labiadas y euforbiáceas (**Ros-Craig**, 1963, **Thieret**, 1971; **Chater & Webb**, 1972, **Yates Foley**, 1996).

O. minor, como ocurre en otras especies del género, puede presentar diferentes biotipos, aparentemente especializados de determinadas especies de hospedero. Incluso en un mismo territorio pueden presentarse variaciones estacionales en el color, como se ha descrito para las poblaciones de esta especie en el oriente de Australia, con formas amarillo-marrón en primavera y formas rojizas al final del verano (**Holm. & al.** 1997). Las plantas colombianas por lo general presentan pequeñas variaciones en las tonalidades desde tinte crema-rojizo a marrón-granate. Cuando crecen en suelos ricos temporalmente húmedos, adquieren gran desarrollo (tallos de hasta 60- 65 cm).

Introducción en territorio colombiano

La introducción de *O. minor* en territorio colombiano es probablemente reciente, ya que no se conocen colecciones antiguas en los herbarios, a pesar de que la zona de influencia del altiplano cundiboyacense, donde actualmente se encuentra *Orobanche*, puede considerarse uno de los sectores mejor colectados de Colombia. Por otra parte, solo se conocen colecciones de *Orobanche* de los últimos 6–7 años y representan apenas dos sectores concretos del altiplano de la Cordillera Oriental. Su arribo más probable a Colombia pudo estar asociado con: a) el ingreso de semillas de cultivo (cereales, girasol, especies pratenses, hortalizas), b) maquinaria pesada venida del

exterior, utilizada en obras de ingeniería, o c) ganado importado (reses bravas, vacuno, ovino), ya que las semillas son muy livianas, se encuentran frecuentemente en el pasto o en el suelo en las parcelas infectadas y no pierden capacidad germinativa al pasar por el tracto digestivo del ganado. Para Norteamérica se ha señalado como posible vía de entrada desde Europa, la importación de semillas de leguminosas pratenses (*Trifolium*, *Medicago*) etc. (Halsted, 1898, Mítich, 1993).

En la actualidad los dos "focos" conocidos de *O. minor*, se encuentran en la Cordillera Oriental de Colombia, en el altiplano cundiboyacense (figura 4). El mejor documentado está en el centro-sur de la Sabana de Bogotá (Subachoque-Gachancipá-Guasca Bogotá), donde la planta crece abundantemente en varias localidades, entre los 2600 y 3100 m. El segundo, mucho menos conocido, localizado en Boyacá, en el sector norte del altiplano, con una sola localidad en el Valle de Tenza (Paipa).

Hábitat y ecología

Las colecciones conocidas de territorio colombiano (unos 20 registros en 10 localidades), provienen en su gran mayoría de predios de ganado vacuno con pastizal o taludes herbosos de carretera, cerca de cultivos o potreros. Solo en un caso se observó a la especie en un pajonal alterado en subpáramo, en los Cerros Orientales de Bogotá (Fernández-Alonso, 1996).

Las especies dominantes en estos ambientes son en su gran mayoría también especies foráneas actualmente naturalizadas de gramíneas, leguminosas y compuestas, como: *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. "kicuyo", *Holcus lanatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L. "grama de olor" (Poaceae); *Trifolium pratense* L. "trébol carretón", *Trifolium repens* L. "trébol blanco", *Trifolium dubium* Sibth., *Trifolium amabile* Kunth, *Medicago lupulina* L., *Ortholobium mexicanum* (L.f.) J.W. Grimes., *Teline monspessulana* (L.) Koch. y *Vicia sativa* L. (Fabaceae), Asteraceae: *Hypochoeris radicata* L., *Sonchus oleraceus* L., *Senecio madagascarensis* Poir., y Verbenaceae: *Verbena littoralis* Kunth. En algunos sectores de los Cerros Orientales y del municipio de La Calera, se ha observado una alta densidad de individuos en potreros en que domina el trébol carretón (*T. pratense*), su principal hospedero (Fig. 1B).

Fenología y biología floral

De acuerdo con los registros de herbario y el seguimiento efectuado en el campo en las poblaciones de La Calera-

Sopó (Cundinamarca), se observa un registro casi continuo de floración-fructificación en *O. minor*, a lo largo de todo el año. Los meses en los que con más regularidad se encontraron individuos vivos y florecidos, fueron los intervalos marzo-junio y agosto-diciembre. Por el contrario fue muy escasa la presencia o no se detectó en los meses de enero-febrero.

En Inglaterra, se constató que en *O. minor*, la floración solo se desencadena cuando ocurre la de la planta hospedera (Holdsworth, 1947); sin embargo no hay coincidencia con lo observado por otros autores, en países como Estados Unidos. En nuestras latitudes, tanto las plantas hospedero (*Trifolium spp.*) como *O. minor*, florecen durante prácticamente todo el año, de lo que tampoco puede inferirse una relación directa.

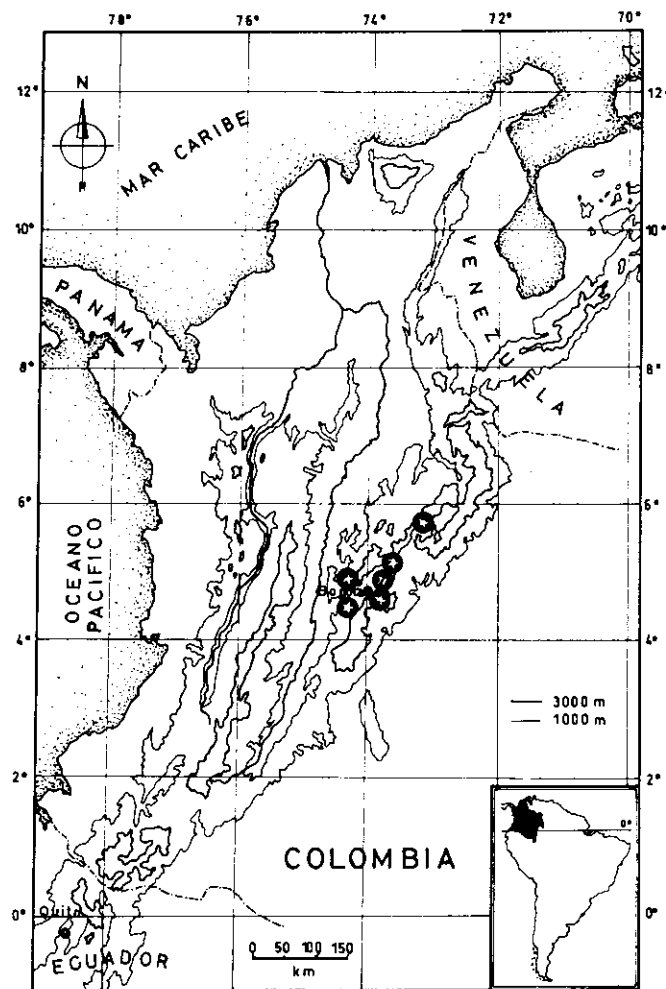


Figura 4. Distribución conocida de *Orobanche minor* Sm. en Colombia.

En cuanto a la polinización, aunque se observó que las abejas (*Apis sp.*), habituales visitantes de los tréboles, visitaban ocasionalmente plantas de *Orobanche*, es muy probable, que la autogamia tenga también un papel preponderante en la fecundación de esta especie colonizadora, ya que invariablemente, las muestras colectadas a lo largo del año presentaban frutos desarrollados, cargados de semillas. Nuestras observaciones reforzarían lo señalado en la literatura para *O. ramosa* en Estados Unidos, donde aparte de la autogamia, se señala a los abejorros como agentes polinizadores (Holm, 1997).

Particularidades e importancia agronómica de *O. minor* Sm.

De las 160 especies de *Orobanche*, siete han sido consideradas como de seria incidencia agronómica en diferentes áreas del mundo *O. aegyptiaca* Pers., *O. cernua* Loefl., *O. crenata* Forsk., *O. cumana* Wallr., *O. foetida* Poir., *O. minor* Sm. y *O. ramosa* L. En el sur de Europa, hay pérdidas muy importantes en varios tipos de cultivos por infestación de distintas especies de *Orobanche*, principalmente en cultivos de leguminosas de invierno (vgr. alverja) y de girasol (Musselman, 1980, Parker, 1994, García-Torres & al, 1998).

O. minor ha sido registrado como mala hierba en más de 45 países y en 15 tipos de cultivos diferentes (Jain & Foy, 1989, Rakesh & Foy, 1989, Riches & Parker, 1995, Holm & al., 1997), mostrando preferencia por los cultivos de leguminosas. La presencia y control de *O. minor* en Norteamérica, Nueva Zelanda, África y otras zonas templadas o subtropicales del mundo, ha sido ampliamente documentada desde el siglo pasado. En diferentes partes del mundo, se ha señalado parasitando gran variedad de géneros, la mayoría pertenecientes a 4 familias, lista que incluye varias especies cultivadas de importancia económica como se indica a continuación (Halsted, 1898; Merry 1947, Davies, 1959, Traian, 1960, Ivens, 1968, Muenscher, 1980, Hipkin, 1992, Mitich, 1993; Koncalova & Kropac, 1997).

a) Fabaceae: Varias especies de "trébol" *Trifolium*, "alfalfa" *Medicago* L., "maní" *Arachis* L., *Lotus* L., "haba" *Vicia* L., "alverja" o "guisante" *Pisum* L., "Almortas" *Lathyrus* L., *Crotalaria* L.

b) Solanaceae: "tabaco" *Nicotiana* L., "tomate" *Lycopersicon* Mill. y *Petunia* Juss.

c) Asteraceae: *Hypochoeris* L., "lechuga" *Lactuca* L., "girasol" *Helianthus* L. y *Carthamus* L.

d) Apiaceae: "zanahoria" *Daucus* L. y "apio" *Apium* L.

En lo referente a daños en especies pretenses, se han señalado infestaciones importantes en Egipto, Australia y Nueva Zelanda, afectando a más de 12 especies de los géneros *Trifolium* y *Medicago*. Los daños más frecuentes son por pérdida de los pastos, aunque se han registrado también casos de toxicidad para el ganado. Algunos estudios señalan que el encharcamiento temporal de los predios (pastos) parece dificultar el desarrollo de esta especie, aspecto que puede ser aprovechado como medio de control (Holm, 1997).

Hasta la fecha, —y a falta de una exploración ordenada—, es escasa la información sobre la presencia de *O. minor*, en cultivos de clima frío de Colombia. Hay información reciente (Santiago Díaz, com. pers.), sobre *O. minor* creciendo en cultivos de fresa (*Fragaria*) de la Sabana de Bogotá, en una zona donde ya se había detectado su presencia en prados (Facatativá-Subachoque). No obstante, se requerirá de un seguimiento adecuado de esta planta para poder valorar su importancia agronómica real en Colombia.

Conclusiones

Es un hecho que *Orobanche minor* Sm. ha tomado carta de naturaleza en Colombia, aunque por ahora su dispersión en el territorio colombiano parece incipiente. Por las características de esta planta: probable ingreso reciente en el país, fácil y rápida propagación y un historial conocido como planta nociva en cultivos y pastos en diferentes zonas del mundo, sería de gran importancia continuar con su seguimiento o "vigilancia" en dos aspectos: a) Su proceso de dispersión o expansión en el territorio colombiano, haciendo los muestreos adecuados y b) Inspección de posibles daños en cultivos y potreros, en la zona altoandina. De detectarse importancia agronómica en Colombia, habría que pensar en estudios más detallados, para abordar el control de esta especie, aspecto en el que se cuenta ya con investigaciones recientes llevadas a cabo en otros países del mundo.

Agradecimientos

Mi agradecimiento a Cilia Fuentes, malherbóloga de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia, a Diego Gómez de Barrera, del Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias, y al Real Jardín Botánico de Madrid, por su apoyo con la obtención de la literatura especializada. A John D. Lynch, su ayuda con el resumen en inglés. A Pedro Eguiluz y Lola Montes, grandes entusiastas de la Flora de Colombia y conocedores del Cerro de

Usaquén, agradezco las primeras fotografías (conocidas) de orobanques colombianos y a mi esposa Adriana Rocío Castillo el apoyo y la habitual compañía en las colectas efectuadas en la Sabana de Bogotá.

Bibliografía

- Achey, D. M. 1933. A revision of the section *Gymnocaulis* of the genus *Orobanche*. Bull. Torrey Bot. Club. **60**: 441-451.
- Bermudez García, L. A. 1997. Malezas más comunes en Colombia. Produmedios. Bogotá. pp. 1-150.
- Brako, L. & J. L. Zarucchi. 1993. Catálogo de las Angiospermas del Perú. Monograph. Sist. Bot. from Missouri Bot. Garden. **45**.
- Chater, A. D. & D. A. Webb. 1972. *Orobanche*. In: T. G. Tutin & al. (eds.), Fl. Europaea, vol. 3: 286-293. University. Press, Cambridge.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia university Press, New York.
- Davies, W. E. 1959. Experiments on the control of broomrape in red clover. Pl. Pathol. **8** (1): 19-22.
- De Pamphilis, C. W. & W. D. Young. 1995. Evolution of parasitic Scrophulariaceae/ Orobanchaceae: Evidence from sequences of chloroplast protein gene rps2 and comparison with traditional classification schemes. Amer. J. Bot. **82** (6): Suppl. 126.
- Fernández-Alonso, J. L. 1987. Scrophulariaceae. En: Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada. **39**. Madrid.
- . 1996. Un gran grupo de familias: Las tubifloras (Subclase Asteridae), pp. 151-157. En: L. Montes & P. Eguiluz (eds.). El Cerro frontera abierta. Recorrido ecológico por el "Cerro de Usaquén". Ed. Santillana. Bogotá.
- Frost, C. C. & L. J. Musselman. 1980. Clover broomrape in the United States. Weed Sci. **28**: 119-122.
- García-Torres, F. López-Granados, M. Castrejón-Muñoz, M. Jurado-Exposito, J. Díaz-Sánchez. 1998. Estado actual de las infestaciones de *Orobanche* spp. en Andalucía y perspectivas para su control. pp. 181-185. En: Gómez de Barreda & al. (eds.) Actas Congreso 1997, Sociedad Española de Malherbología. Valencia-España.
- Gleason H. A. & A. Cronquist. 1998. Manual of vascular plants of Northeastern United States and adjacent Canada. 2^a. ed. The New York Bot. Garden. Bronx. New York.
- Halsted, B. D. 1898. Two Phanerogamous parasites of the Red Cover. Bull. Torrey Bot. Club **25**: 395-397.
- Haynes, R. E. 1970. Fam. 174. Orobanchaceae. pp. 131-134. En: R. E. Woodson & R. W. Schery (eds.). Flora of Panama.
- Hipkin, C. R. 1992. Host range specificity of *Orobanche minor* Sm. on Crymlyn Burrows. Watsonia **19**: 117.
- Holdsworth, M. & P. S. Nutman. 1947. Flowering responses in a strain of *Orobanche minor*. Nature **160**: 223-234.
- Holm, L. & al. 1997. World weeds. natural Histories and distribution. *Orobanche*. pp. 511-530.
- Ivens, G. W. 1968. East African weeds and their control. Oxford University Press, Nairobi.
- Jain, R. & C. L. Foy. 1989. Broomrapes (*Orobanche* spp.): A potential threat to U. S. Broadleaf Crops. Weed Tchnology **1989** (3): 608-614.
- Jorgensen, P. M. & S. León-Yañez. 1999. Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador. Missouri Botanical Garden Press. USA.
- Judd, W. S., Campbel, C. S., Kellog, E. A. & P. F. Stevens. 1999. Plant Systematics, a phylogenetic approach. Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Koncalova, M. N. & Z. Kropac. 1997. Host-parasite relationships during the germination phase in *Orobanche crenata* and *O. minor*. Preslia. Praha **68** (1996): 329-339.
- Mabberley, D. J. 1997. The plant book. Second edition. Cambridge University Press.
- Merry, D. M. 1947. Broomrape invades cowgrass in Nelson District. New Zealand Journ. Agr. **74**: 308.
- Mesa-García, J. & L. García-Torres. 1986. Effect of planting date on parasitism of broadbean (*Vicia faba* L.) by crenate broomrape (*Orobanche crenata* Fork.). Weed Sci. **34**: 544-550.
- Mitich, L. W. 1993. Intriguing world of weeds. *Orobanche* - The broomrapes. Weed Technology. **7**: 532-535.
- Muenschler, W. C. 1980. Weeds. 2nd. ed. Cornell University Press, Ithaca & London.
- Munz, P. A. 1931. The North American species of *Orobanche*, sect. *Myzorrhiza*. Bull. Torrey Bot. Club **57**: 611-624.
- Musselman, L. J. 1980. The biology of *Striga*, *Orobanche*, and other root parasitic weeds. Annu. Rev. Phytopathol. **18**: 463-489.
- Parker, C. 1994. The present state of the *Orobanche* problem. pp. 17-26. in: A. H. Pieterse & al. (eds.) Biology and management of *Orobanche*. Third Internat. Workshop on *Orobanche* - 1993. Royal Tropical Institute. Amsterdam.
- Rakesh, J. & C. I. Foy. 1989. Broomrapes (*Orobanche* sp.): A potential threat to U. S. broadleaf crops. Weed Technology. **1989** (3): 608-614.
- Reuter, G. F. Orobanchaceae. In: A. P. De Candolle (ed.). Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetalis ... **11**: 1-45. Paris.
- Riches, C. R. & C. Parker. 1995. Parasitic plants as weeds. pp. 226-255. In: M. C. Press & J. D. Graves (eds.). Parasitic Plants. 1-292. Chapman & Hall.
- Ross-Craig, S. 1963 - 1966. Drawings of British Plants. Parts 19-23.
- Rodríguez Jiménez, C. 1985. Orobanchaceae. pp. 367-369. En: J. Rzedowsky & G.C. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México 2. Inst. de Ecología. México, D. F.
- Takhtajan, A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University. Press. USA.
- Thieret, J. W. 1971. The genera of Orobanchaceae in the southeastern United States. Journ. Arn. Arbor. **52**: 404-434.

- Thorne, B. H.** 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 225-348.
- Tiagi, B.** 1952. Studies in the family Orobanchaceae. II. A contribution to embryology of *Aeginetia indica* Lam. *Bull. Torrey Bot. Club* 79: 63-78.
- Traian, S. & al.** 1960. Flora Republ. Popul. Romine 8. Orobanchaceae pp. 33-70.
- Yates Foley, M. J.** 1996. *Orobanche clausonis* Pomel. (Orobanchaceae) in the Iberian Peninsula. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 319-326.

UNA NUEVA SECCIÓN DEL GÉNERO *AXONOPUS* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE)¹

por

Diego Giraldo-Cañas²

Resumen

Giraldo-Cañas, D.: Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 183-191, 2000. ISSN 0370-3908.

Se describe una nueva sección para el género *Axonopus* P. Beauv. sobre la base de la especie *A. senescens* (Döll) Henr. Así, el género queda conformado por cuatro secciones: *Axonopus*, *Cabrera* (Lag.) Chase, *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Senescentia* D. Giraldo-Cañas. Se comentan las características micromorfológicas de su antecio superior sobre la base de microfotografías MEB. Sus relaciones morfológicas y anatómicas son discutidas. Se presentan claves para separar las secciones y las especies afines de *A. senescens*.

Palabras clave: *Axonopus*, Antecio superior, micromorfología de gramíneas, Poaceae, Paniceae, Taxonomía de gramíneas tropicales.

Abstract

A new section of the genus *Axonopus* P. Beauv. is described, based on *A. senescens* (Döll) Henr. Thus, the genus *Axonopus* has four sections: *Axonopus*, *Cabrera* (Lag.) Chase, *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Senescentia* D. Giraldo-Cañas. Based on SEM microphotographs, the micromorphological features of the upper anthercium are presented. Its morphological and anatomical relationships are discussed. Keys to the sections and the nearest species to *A. senescens* are provided.

Key words: *Axonopus*, Micromorphology of grasses, Poaceae, Paniceae, Taxonomy of tropical grasses, Upper anthercium.

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 Carrera 4a. Nro. 14-81, Apto. 3-305, Santafé de Bogotá, D. C., Colombia. Correo electrónico: d-giraldo-canas@usa.net

Introducción

Axonopus P. Beauv. es un género nativo de los trópicos y subtropicos de América, con algunos representantes introducidos en el Viejo Mundo. Reúne cerca de 75 especies (Giraldo-Cañas, 1999a, 1999b, 2000), distribuidas principalmente en el norte de Sudamérica (Black, 1963). Sus especies crecen principalmente por debajo de los 1000 m (aunque en la Guayana venezolana el género alcanza los 2400 m, mientras que *A. scoparius* (Flüggé) Kuhl., una especie ruderal, alcanza los 2800 m en la región andina de Colombia y Venezuela), constituyendo importantes elementos en las sabanas naturales, en las formaciones vegetales de los escudos Guayanés y Brasileño (Giraldo-Cañas, 1998, 1999a, 1999b) y en zonas degradadas y bordes de bosque, alcanzando su máximo grado de diversidad en el centro-este de Brasil, área que constituye para Black (1963) el posible centro de origen del género.

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. Algunos de los representantes de *Axonopus* pueden ser confundidos con miembros de *Paspalum* L. (ambos géneros son, en apariencia, muy similares, lo cual se revela en la gran cantidad de especies de *Axonopus* que fueron descritas o bien consideradas dentro de *Paspalum*) y de *Digitaria* Haller bajo un examen ligero, pero difiere de éstos, principalmente, en la posición de las espículas, las cuales presentan el dorso de la gluma superior y del lema superior opuesto al raquis (posición inversa), y de *Digitaria* en la presencia de espículas solitarias en cada nudo del raquis.

Entre las especies conocidas para el género *Axonopus*, hay una que no ha sido posible ubicar correctamente dentro de las secciones propuestas por Chase (1911): *A. senescens* (Döll) Henr. Esta especie presenta afinidades con las secciones *Cabrera* (Lag.) Chase y *Lappagopsis* (Steud.) Chase debido a que su raquis posee pelos con base tuberculada. Pero se diferencia de los miembros de esas secciones en la coloración del antecio superior, el cual es pajizo, mientras que en las secciones mencionadas es castaño.

Döll (1877) describió esta especie, bajo el género *Paspalum*, ubicándola en la sección *Cabrera* Döll de dicho género (*Paspalum* L. sect. *Cabrera* Döll = *Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase). Por su parte,

Dedecca (1956) y **Chase & Niles** (1962, citados por **Garofalo**, 1988) ubicaron a *A. senescens* en la sección *Lappagopsis*, mientras que **Black** (1963) y **Anton** (1982) la ubicaron en la sección *Axonopus*, pero esta ubicación es dudosa y quizás sea una entidad intermedia entre ésta y la sección *Cabrera* (Giraldo-Cañas, 1999b), pues en la sección *Axonopus* el antecio superior generalmente es pajizo y el raquis es glabro o raras veces espaciadamente piloso, pero los pelos nunca son de base tuberculada. **Garofalo** (1988), sobre la base de la presencia de pelos blancos en vez de dorados en el raquis de *A. senescens*, argumenta que esta especie no pertenece a la sección *Cabrera* del género *Axonopus*.

Dado que los caracteres exhibidos por *A. senescens* poseen el mismo peso taxonómico que el de los caracteres empleados por **Chase** (1911) para delimitar las secciones del género por ella establecidas, se propone una cuarta sección para éste, monotípica hasta el momento, la cual se describe en esta contribución.

Materiales y métodos

Las muestras de los racimos, espículas y antecios superiores maduros para las observaciones con el microscopio electrónico de barrido (MEB), se obtuvieron de material seco de herbario. Éstas se sometieron a una limpieza previa a la metalización con xileno y ultrasonido por espacio de 15 minutos, esto con el fin de remover ceras e impurezas; luego se secaron a temperatura ambiente por espacio de 8 horas. Posteriormente, se metalizaron con una aleación de oro-paladio en un metalizador BAL-TEC, modelo SCD-050. Las observaciones se realizaron en un microscopio electrónico de barrido Zeiss DSM-940A, perteneciente al Instituto de Botánica Drawinon (Buenos Aires, Argentina).

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 microfilitos (cuerpos de sílice), siguiéndose en este caso a **Zucol** (1996, 1998) y para referirse en forma conjunta a los agujones y ganchos, se empleó el término *asperezas*, acuñado por **Aliscioni & Arriaga** (1998), puesto que la distinción entre estas dos estructuras es arbitraria (**Snow**, 1996). Además, **Metcalf** (1960) sugirió que los agujones son homólogos con los ganchos.

Resultados y discusión

Axonopus P. Beauv. sect. *Senescens* D. Giraldo-Cañas, sect. nov.

Gramen perenne, caespitosum; inflorescentiae terminales; racemi 4-10 (-13), adscendentes; rachi pilis papillosis, rigidis non aureis in marginibus; flosculus superus stramineus.

Species typica: *A. senescens* (Döll) Henr. (= *Paspalum senescens* Döll).

Plantas perennes, cespitosas; inflorescencias terminales; racimos 4-10 (-13), ascendentes; raquis piloso en los márgenes, con pelos tiesos de base tuberculada nunca dorados; espículas con pilosidad estriado-hirtela a hispídas longitudinalmente entre los espacios internervales, con pelos simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior pajizo.

Axonopus senescens (Döll) Henr., *Blumea* 4 (3): 509. 1941 [*sphalm. canescens*]. *Blumea* 5 (3): 529. 1945.

= *Paspalum senescens* Döll, *Fl. Bras.* 2 (2): 119. 1877. TIPO: Guyana Francesa. *E. Leprieur sin nro.*, año 1838 (holótipo P, isótipos K, MO!).

Plantas perennes, cespitosas. *Cañas* hasta de 50 cm de long., erectas o ascendentes; entrenudos hasta de 22 cm de long., glabros, con aspecto brillante-aceitoso; nudos velutinos, de 3 mm de long.; follaje laxo; hojas equitantes o no, escasas. *Vainas* 7-25 cm long., con venación prominente, brillante-aceitosas, ciliadas, con pelos tuberculados de 0.5-3.0 mm de long., cara ventral glabra o con escasos pelos irregularmente distribuidos, cara dorsal glabra. *Lígula* de 0.7-1 mm de long., membranáceo-ciliada, con pelos tiesos; cuello piloso, con pelos de 1.5-5 mm de long. *Láminas* subuladas a lanceoladas, planas, de 1.6-22 cm de long. x 3-9 mm lat., el ápice agudo, cara ventral glabra o con escasos pelos de longitud variable irregularmente esparcidos, cara dorsal glabra, los márgenes escabriúsculos y ciliados, con pelos tuberculados de 1-3 mm de long.; nervio principal con indumento estrigoso laxo. *Inflorescencias* 2-3, terminales, exsertas; pedúnculos canaliculados, erectos, glabros, de 35-53 cm de long.; panojas laxas, de 12-16 cm de long.; eje principal glabro, estriado, escabriúsculo, de 0.2-2.1 cm de long.; pulvínulos pilosos; racimos 4-10 (-13), ascendentes, flexuosos, los inferiores de 8-15.5 cm de long., los superiores de 8.3-12 cm de long.; raquis triquetro, escabriúsculo en los márgenes, laxa a densamente piloso en los márgenes, con pelos de base tuberculada, blanquecinos o hialinos, tiesos, de 0.3-2.5 mm de long., los cuales son más numerosos y lar-

gos cerca de los pedicelos, ocasionalmente fasciculados; los pedicelos de 0.1-0.2 mm de long., escabriúsculos. *Espículas* ovoides a elipsoides, de 1.5-2.5 mm de long. x 0.9-1.1 mm lat., con pilosidad estriado-hirtela a hispídas longitudinalmente entre los espacios internervales, con pelos cortos y frágiles, raramente glabrescentes. *Gluma superior* membranácea, 3-5-nervia, nervios laterales prominentes, nervio medio tenue, los márgenes escabriúsculos, traslúcida, ocasionalmente con tintes purpúreos, tan larga como la espícula; *lema inferior* 3-5-nervia, glumi-forme. *Antecio superior* ovoide, finamente papiloso en toda su superficie, ocasionalmente reticulado, pajizo, brillante, tan largo como la espícula o levemente más corto que ella, con un penacho apical de pelos cortitos laxos o sin el mismo; flor inferior neutra; flor superior perfecta; lodículas 2, de 0.2-0.3 mm de long., pajizas, hialinas, lustrosas; anteras 3, dorsifijas, de 1.3-1.6 mm de long. x 0.3-0.4 mm lat., purpúreas; filamentos de 0.7-0.8 mm de long., blanquecinos, lustrosos; tecas adnatas y paralelas; megasporofiloceo tricarpelar; estilos 2, estigmas plumosos, purpúreos. *Cariopsis* no vista.

Distribución y hábitat: esta especie se distribuye en el territorio de Amapá (Pará, Brasil), en la Guyana Francesa y en los Llanos Orientales de Colombia (Giraldo-Cañas, 1999b). *A. senescens* crece en diferentes tipos de sabanas de tierras bajas, dominadas principalmente por *Trachypogon* Nees, *Paspalum*, *Panicum* L., *Andropogon* L. y *Axonopus*. Esta especie es poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones.

Material examinado: COLOMBIA. CASANARE (Boyacá): Llanos Orientales, al sur de El Yopal, en sabana de *Trachypogon*. 9-VII-1963, *J. Blydenstein & C. Saravia 1098* (COL). GUYANA FRANCESA. Campo de Pasoura. 21-X-1954, *G. Black & Kleim 54-17091* (COL). Cayenne, route de Rochambeau. 6-VII-1955, *J. Hoock 259* (COL, MO); 25-VII-1955, 260 (COL, MO); 28-II-1956, 262 (COL); 30-IV-1956, 264 (COL); 15-II-1957, 266 (COL, MO). Cayenne, route de Rochambeau, km 17. 6-VII-1955, *J. Hoock sin nro.* (NY, P). Sin localidad, sin colector, sin fecha, registro COL Nro. 312280. Sin localidad y sin fecha, *Sagot 120* (P, R).

Observaciones

Espículas. Las espículas de *A. senescens*, al igual que las de todas las especies del género, son bifloras [aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, quedando el antecio inferior (flor inferior neutra) representado por el lema estéril (lema inferior)] y responden al plan básico de las Paniceae (Clayton & Renvoize, 1986; Cialdella & Vega, 1996). Estas son solitarias, ovoides a

elipsoides, dorsiventralmente comprimidas, dispuestas en 2 hileras alternas en la porción inferior de un raquis triquetro (Fig. 1a), desarticulando por debajo de la gluma superior (Fig. 1b) y sin presentar extensión de la raquila. Aunque los racimos de la panoja rematan en una espícula fértil, la respectiva flor no es verdaderamente terminal, puesto que la presencia de la pálea superior define la condición lateral de la flor, ya que las páleas son homólogas a los profilos y éstos sólo se desarrollan en ramificaciones axilares y así, la flor no es verdaderamente terminal (Soreng & Davis, 1998; Giraldo-Cañas, 1999a). Así, la inflorescencia de esta especie es politélica truncada, pues carece de flor terminal (véanse Weberling, 1983; Mora-Osejo & González, 1995). Como se anotó anteriormente, las espículas de *A. senescens* son solitarias, carácter que pudo derivarse del truncamiento del eje primario de un paracladio corto de segundo orden, el cual, a su vez, habría perdido la espícula terminal (Giraldo-Cañas, 1999a, 2000). Por tal razón, las espículas de *A. senescens*, al igual que las de todas las especies del género son paracladios cortos laterales de segundo grado truncados (Giraldo-Cañas, 1999a, 2000).

Antecio superior. El lema superior posee las márgenes enrolladas sobre la pálea superior, cubriendo ca. 1/3 partes de ésta y encerrando el ápice de la misma (Fig. 1c). La superficie adaxial de el lema y pálea es lisa, brillante y nacarada. La epidermis abaxial del lema y pálea posee papilas, micropelos, macropelos y cuerpos de sílice. Las papilas son simples, altas, numerosas, de tamaño variable, con la porción apical plana a aguda; éstas se presentan sobre toda la superficie del antecio, organizadas en filas longitudinales (Figs. 1c, d), las cuales le imprimen el característico aspecto rugoso al antecio superior de esta especie. Los micropelos son muy escasos, éstos son bicelulares, fusiformes y se localizan principalmente hacia la porción apical de el lema y pálea superiores en dirección distal, distribuyéndose irregularmente. Sus células distal y basal son colapsadas, de paredes delgadas; la célula distal es de ápice ligeramente agudo a redondeado. Estos micropelos corresponden al tipo panicoide, donde la célula basal es más corta que la distal (Ellis, 1979; Shaw & Seims, 1981; Thompson & Estes, 1986; Snow, 1996). Los cuerpos de sílice son del tipo halteriforme de centro corto y final convexo, exfoliados, muy escasos y se concentran principalmente en la región distal del antecio superior. Los macropelos son unicelulares, simples y se localizan en el extremo distal del lema superior (Figs. 1c, d, e). Por su parte, las asperezas de los pedicelos son abundantes, imprimiéndole así el carácter escabriúsculo a éstos (Fig. 1f).

En la región proximal del lema superior se halla diferenciada la porción de germinación, lugar por donde

emerge la raíz embrionaria (véanse Rost & Simper, 1975; Johnston & Watson, 1981; Shaw & Smeins, 1981). La porción de germinación observada en *A. senescens* corresponde a la forma típica encontrada en las Paniceae (Rost & Simper, 1975; Johnston & Watson, 1981), siendo la línea de ruptura conspicua y semilunar. Por otra parte, el callo, que es la unión de la raquila con el antecio superior (Morrone & Zuloaga, 1992), es horizontal y de contorno circular.

Especies semejantes a *A. senescens*. Las espículas de *A. senescens* son muy similares a las de *A. purpusii* (Mez) Chase (sección *Axonopus*), pero ambas especies se diferencian básicamente por la presencia de pelos de base tuberculada en el raquis de *A. senescens*. Por otra parte, el antecio superior de *A. senescens* presenta papilas 3-4 veces más grandes (tanto en diámetro como en altura) que las encontradas en *A. purpusii*, además en esta última especie, los macropelos del penacho de su antecio superior son tiesos y cortos, mientras que los de *A. senescens* son flexuosos y largos (Giraldo-Cañas, 1997). Otra diferencia entre estas dos especies es que los macropelos del penacho en *A. senescens* se localizan sólo en la región distal del lema superior, mientras que en *A. purpusii* se observan tanto en el lema como en la pálea superiores, aunque en mayor cantidad en el lema (Giraldo-Cañas, 1997).

El antecio superior de *A. senescens* es muy similar al de *A. centralis* Chase de la sección *Axonopus* (Giraldo-Cañas, 1997). Sin embargo, las dos especies se pueden diferenciar por la siguiente clave:

1. Lígula de 0.7-1 mm de long.; raquis piloso, los pelos de base tuberculada; pedicelos de 0.1-0.2 mm de long.; espículas de 1.5-2.5 mm de long.; gluma superior 3-5-nervia; antecio superior tan largo o apenas ca. 0.2 mm más corto que la espícula
..... *A. senescens*
- 1'. Lígula de 0.2-0.4 mm de long.; raquis glabrescente a laxamente piloso, los pelos simples; pedicelos de 0.2-0.5 mm de long.; espículas de 2.8-4 mm de long.; gluma superior 2-3-nervia; antecio superior 0.7-1.5 mm más corto que la espícula
..... *A. centralis*

Por otra parte, bajo un examen ligero, *A. senescens* podría ser confundida con *A. aureus* de la sección *Cabrera* (Giraldo-Cañas, 1997), pero difiere de ésta, principalmente por el color pajizo de su antecio superior (castaño oscuro en *A. aureus*) y por el color blanquecino a hialino de los pelos del raquis (dorados en *A. aureus*). Estas especies pueden diferenciarse por la siguiente clave:

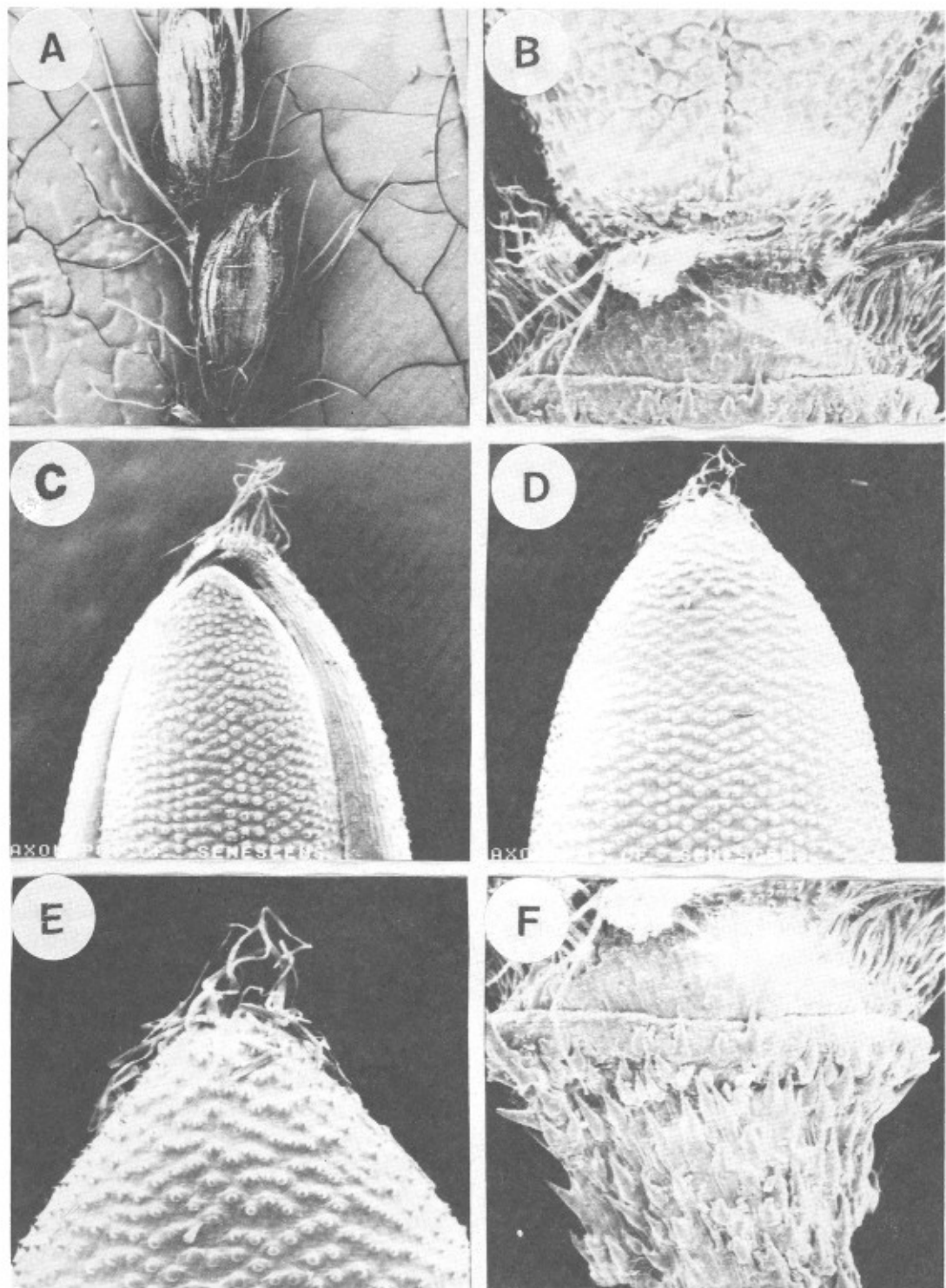


Figura 1. *Axonopus senescens* (Döll) Henr. **A.** Vista general de espículas y raquis piloso (x 25); **B.** Articulación pedicelo-espícula, gluma superior removida (x 200); **C.** Antecio superior visto del lado de la pálea superior (x 100); **D.** Antecio superior visto del lado del lema superior (x 100); **E.** Detalle del extremo distal del lema superior mostrando los macropelos unicelulares y la distribución de las papilas (x 200); **F.** Detalle del pedicelo y la articulación de éste y la espícula, mostrando las asperezas (x 200). Ejemplares: a: Guyana Francesa, *J. Hook* sin nro. (NY); b-f: Colombia, *J. Blydenstein & C. Saravia 1098* (COL).

1. Raquis con pelos de base tuberculada blanquecinos a hialinos; antecio superior pajizo, con macropelos en el extremo distal, fuertemente papiloso; lígula de 0.7-1 mm de long.; gluma superior membranácea, 3-5-nervia *A. senescens*
- 1'. Raquis con pelos de base tuberculada dorados; antecio superior castaño oscuro, sin macropelos en el extremo distal, débilmente papiloso; lígula de 0.2-0.4 mm de long.; gluma superior escariosa, 2-3-nervia *A. aureus*

Así pues, el género *Axonopus* queda conformado por cuatro secciones, las cuales están delimitadas por los siguientes caracteres (los tipos de espícula y pilosidad del raquis para las cuatro secciones del género se ilustran en las Figs. 2 y 3):

- Sección *Axonopus*: raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los pelos nunca de base tuberculada; espículas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca con pelos tiesos de base tuberculada; antecio superior 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 a África, Australia, Hawai e Indonesia. Esta sección es la más homogénea y compleja, reúne alrededor de 65-70 especies.
- Sección *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 castaño, lustroso. Esta sección está comprendida por 4 especies, de las cuales *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysolepharis* (Lag.) Chase están ampliamente distribuidas en el neotrópico, mientras que *A. burchellii* G. A. Black y *A. holochrysus* (Trin.) Henr. son endémicas de Brasil.
- Sección *Lappagopsis*: raquis y espículas cubiertas (o sólo espículas) con pelos tiesos de base tuberculada, nunca dorados; antecio superior castaño. 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.
- Sección *Senescentia*: raquis piloso, con pelos de base tuberculada, blanquecinos o hialinos; espículas con pilosidad estriado-hirtela a hispídas longi-

tudinalmente entre los espacios internervales, con pelos simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior pajizo. Esta sección monotípica está distribuida en el norte de Suramérica: Orinoquia colombiana, territorio de Amapá (Pará, Brasil) y en la Guyana Francesa. Posiblemente se le encuentre también en Venezuela.

Clave para separar las secciones del género *Axonopus*

1. Raquis piloso, entonces los pelos de base tuberculada.
 2. Antecio superior castaño.
 3. Pelos del raquis dorados; espículas glabras o pilosas, entonces los pelos simples sección *Cabrera*
 - 3'. Pelos del raquis blancos; espículas pilosas, entonces los pelos de base tuberculada sección *Lappagopsis*
 2. Antecio superior pajizo; pelos del raquis blanquecinos a hialinos sección *Senescentia*
- 1'. Raquis glabro, raramente piloso, entonces los pelos simples sección *Axonopus*

Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento al Instituto de Botánica Darwinion (San Isidro, Buenos Aires, Argentina) por las permanentes facilidades brindadas para el desarrollo del estudio del género *Axonopus*. A la Red Latinoamérica de Botánica por la financiación inicial de los estudios del género *Axonopus* (beca de perfeccionamiento 96-P4). A F. Zuloaga y O. Morrone por su dirección de la tesis doctoral. A D. Rodríguez por su valiosa colaboración con el microscopio electrónico. A A. Vega y L. Giussani por su valiosa colaboración. A mi familia por su apoyo y estímulo constantes. A los curadores de los diferentes herbarios por las facilidades brindadas durante la visita a sus instalaciones (COL, COAH, HUA, JAUM, HPUJ, MEXU, MO, NY, SI y VEN) o por el envío de ejemplares.

Literatura citada

- Aliscioni, S. & M. Arriaga. 1998. Estudio histofoliar comparado de las especies de los grupos *Virgata* y *Quadrifaria* del género *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Candollea* 53 (2): 333-348.
- Anton, A. 1982. Las especies de *Axonopus* sección *Axonopus*: sinopsis morfológica y taxonómica. Tesis Doctoral, Univ. Nac. Córdoba, Argentina.

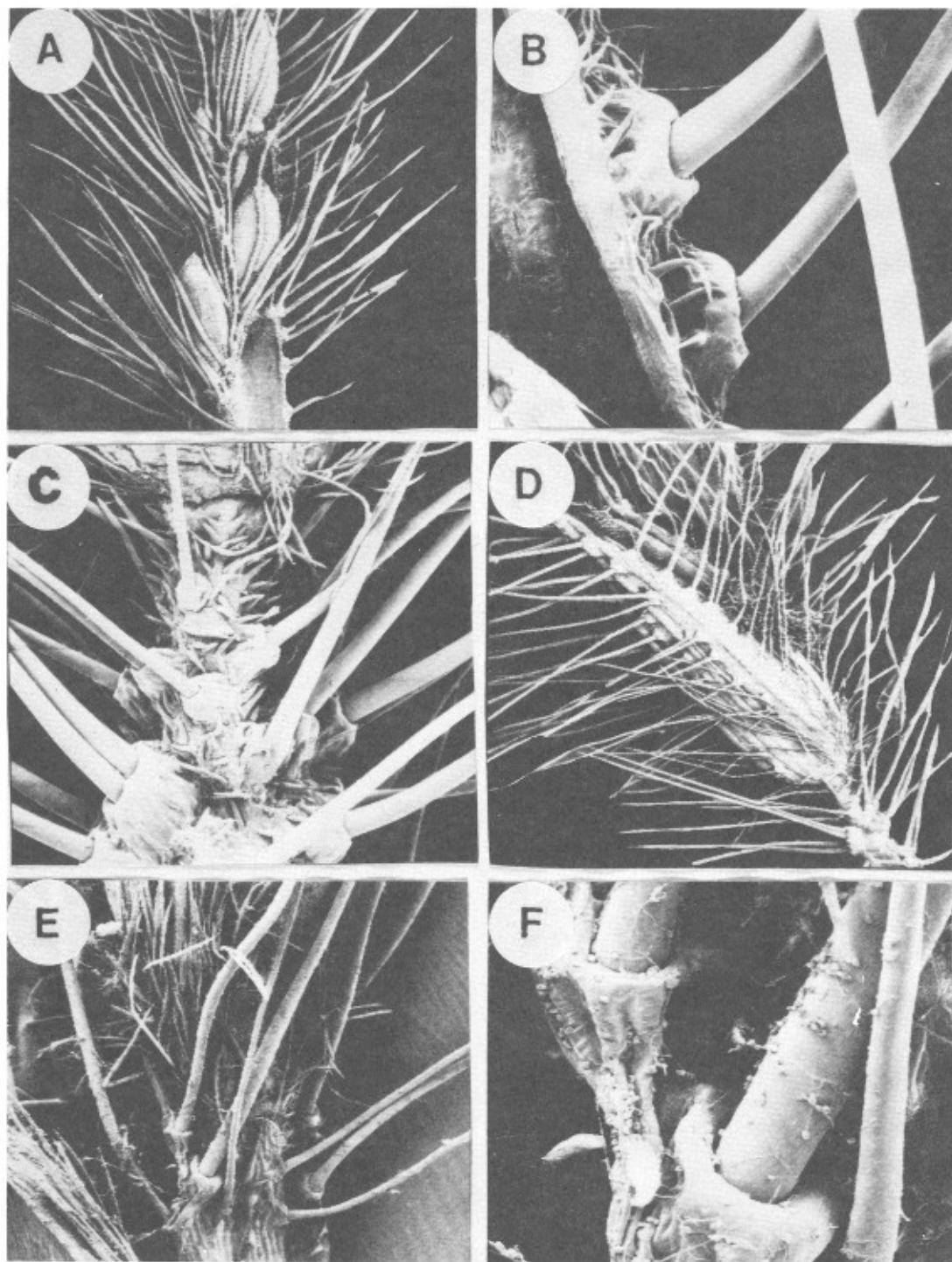


Figura 2. Tipos de espículas y pilosidad del raquis en el género *Axonopus* P. Beauv. **A.** Sección *Cabrera* (Lag.) Chase, *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase (x 17); **B.** Detalle de los pelos de base tuberculada del raquis de *A. chrysoblepharis* (x 200); **C.** Sección *Lappagopsis* (Steud.) Chase, detalle de los pelos de base tuberculada del raquis de *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl. (x 100); **D.** Vista general de una espícula de *A. brasiliensis*, nótese los pelos de base tuberculada en la gluma superior (x 20); **E.** Sección *Senescentia* D. Giraldo-Cañas, vista de una porción del raquis, mostrando los pelos de base tuberculada de *A. senescens* (x 100); **F.** Detalle de la base de dos pelos de base tuberculada del raquis de *A. senescens* (x 500). Ejemplares: a-b: Venezuela, *G. Davidse* 2881 (MO); c-d: Bolivia, *T. Killeen* 2788 (SI); e-f: Guyana Francesa, *J. Hook* sin nro. (NY).

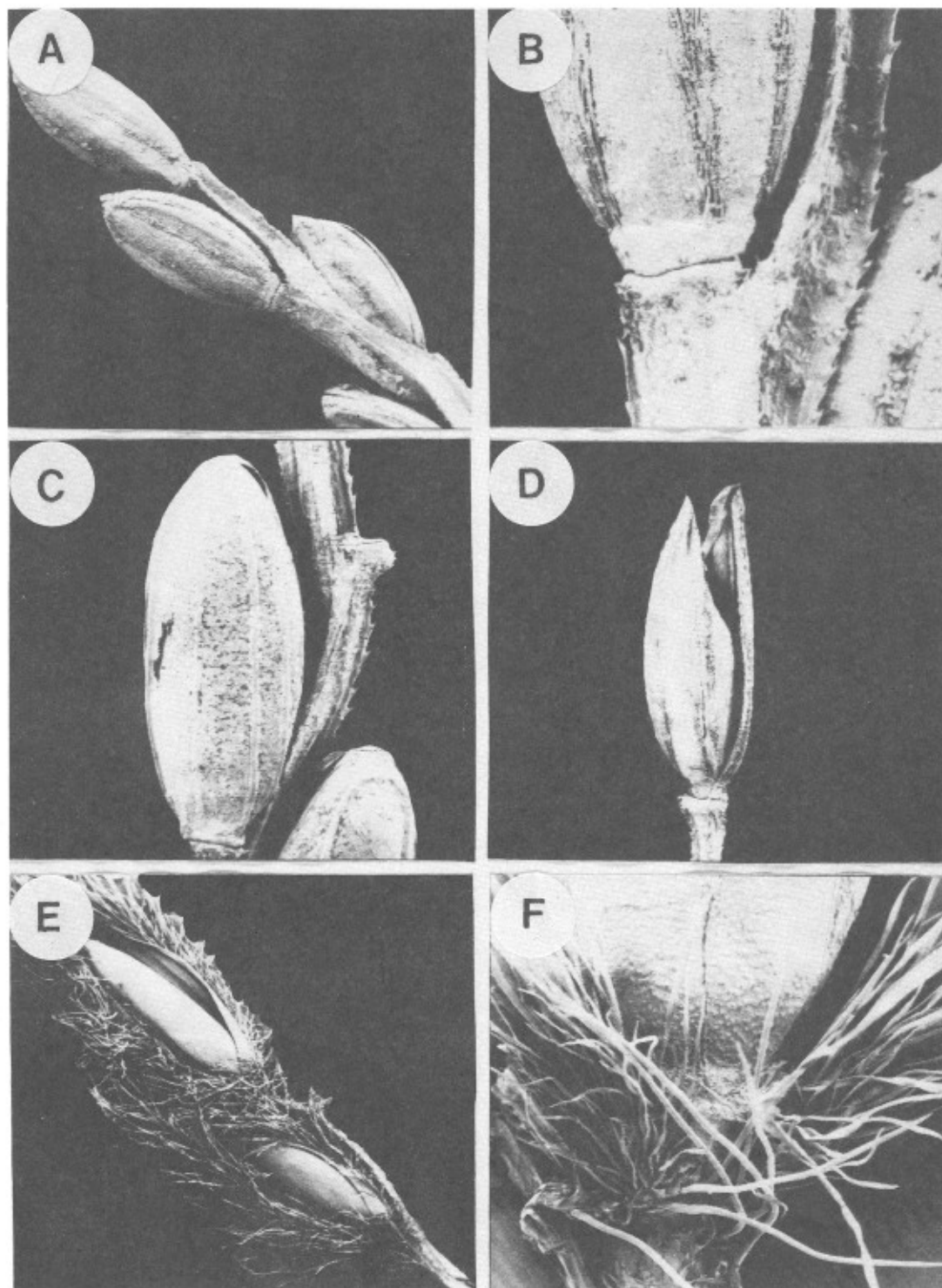


Figura 3. Tipos de espículas y pilosidad del raquis en la sección *Axonopus* del género *Axonopus* P. Beauv. **A.** Vista general de la porción distal de un racimo de *A. morronei* D. Giraldo-Cañas (x 30); **B.** Detalle del raquis de *A. morronei* (x 100); **C.** Detalle de una espícula y raquis de *A. magallanestiae* D. Giraldo-Cañas (x 35); **D.** Detalle de la espícula de *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitche. (x 25); **E.** *A. cf. marginatus* (Trin.) Chase (x 20); **F.** Detalle de los pelos simples del raquis de *A. cf. marginatus* (x 100). Ejemplares: a-b: Colombia, D. Giraldo-Cañas & R. López 2624 (SI); c: Venezuela, O. Huber 12995 (MO); d: Colombia, S. Laegaard & N. Mayorga 17467 (COL); e-f: Brasil, E. Santos 2157 (R).

- Black, G.** 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Plant Sciences* 5: 1-186.
- Chase, A.** 1911. Notes on genera of Paniceae. IV. Proceedings of the Biological Society of Washington 24: 103-160.
- Cialdella, A. & A. Vega.** 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espículas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). *Darwiniana* 34 (1-4): 173-182.
- Clayton, W. & S. Renvoize.** 1986. Genera Graminum grasses of the world. *Kew Bulletin, Additional Series* 13: 1-389.
- Cocucci, A.** 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 19 (1-2): 75-81.
- Dedecca, D.** 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Bragantia* 15 (19): 251-296.
- Döll, J.** 1877. Tribe 3, Paniceae. En: C. Martius (ed.), *Fl. Brasiliensis* 2 (2): 33-342.
- 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.
- Font Quer, P.** 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.
- Garofalo, B.** 1988. *Systematics of the genus Axonopus section Cabrera (Gramineae: Paniceae)*. Thesis of Master of Science, Iowa State University, Ames, Iowa (EE. UU.).
- Giraldo-Cañas, D.** 1997. Revisión de las especies colombianas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Informe final de investigación, beca 96-P4, Red Latinoamericana de Botánica. Santiago, Chile.
- . 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.
- . 2000. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* 38 (1-4): en prensa.
- Johnston, C. & L. Watson.** 1981. Germination flaps in grass lemmas. *Phytomorphology* 31: 78-85.
- McClure, F. & T. Soderstrom.** 1972. The agrostological term Anthecium. *Taxon* 21 (1): 153-154.
- Metcalf, C.** 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- Mora-Osejo, E. & F. González.** 1995. Tipología de las unidades de crecimiento y floración (UCF) y consideraciones sobre la evolución del género *Hypericum* en la cordillera Oriental de Colombia, pp. 377-395, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Morrone, O. & F. Zuloaga.** 1992. Revisión de las especies sudamericanas de los géneros *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Darwiniana* 31 (1-4): 43-109.
- Rost, T. & D. Simper.** 1975. The germination lid: A characteristic of the lemma in the Paniceae. *Madroño* 23: 68-72.
- Shaw, R. & F. Seims.** 1981. Some anatomical and morphological characteristics of North American species of *Eriochloa* (Poaceae: Paniceae). *Botanical Gazette* 142 (4): 534-544.
- Snow, N.** 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa* s.l. and related genera in subtribe Eleusininae (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostidae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83 (4): 504-529.
- Soreng, R. & J. Davis.** 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *The Botanical Review* 64 (1): 1-85.
- Thompson, R. & J. Estes.** 1986. Anthecial and foliar micromorphology and foliar anatomy of *Brachiaria*. *American Journal of Botany* 73: 398-408.
- Weberling, F.** 1983. Fundamental features of modern inflorescence morphology. *Bothalia* 14 (3-4): 917-922.
- 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. Soderstrom.** 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithsonian Contributions to Botany* (59): 1-63.

SPHACELE SALVIAE, UN RECURSO DE MEDICINA TRADICIONAL CHILENA POCO CONOCIDO

por

Raúl C. Peña,¹ Gloria Montenegro¹, Liliana Iturriaga¹ & Barbara N. Timmermann²

Resumen

Peña R. C., G. Montenegro, L. Iturriaga & B. N. Timmermann: *Sphacele salviae*, un recurso de medicina tradicional chilena poco conocido. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 193-199, 2000. ISSN 0370-3908.

La salvia blanca, *Sphacele salvia* Briq., es un recurso poco conocido de la medicina tradicional chilena. Se entregan los antecedentes botánico y farmacognósticos tendientes a la elaboración de la monografía pro farmacopea. Además se elabora una clave diagnóstica basada en los anexos epidérmicos que permite discriminar salvia blanca de la auténtica salvia oficial.

Palabras clave: *Sphacele salvia*, salvia oficial, medicina tradicional Chilena, farmacopea.

Abstract

Sphacele salviae Briq. is a poorly known source of a traditional medicine drug. The identification assays and pharmaceutical data are provided. A confusion between authentic sage (*Salvia officinalis* L.) and *Sphacele salviae* was observed. Diagnoses of both based upon epidermal appendages are given.

Key words: *Sphacele salviae*, sage, Chilean traditional medicine, pharmacopoeia.

Introducción

El empleo de los anexos epidérmicos en taxonomía es bien conocido a diversos niveles sistemáticos (Gupta & Bhambie 1980). Gupta & Bhambie (1980) investigaron el valor taxonómico de diversos tricomas en el género *Salvia*.

Encontrando once tipos de tricomas no glandulares y cinco tricomas tipo glandulares: tricomas glandulares capitados, tricomas no glandulares filiformes y tricomas no glandulares capitados. Los primeros estudios completos en especies del género *Salvia* fueron efectuados por Schnepf (1972) empleando *S. glutinosa* y *S. pratensis*.

¹ Depto. Ciencias Vegetales. Facultad Agronomía e Ingeniería Forestal. Universidad Católica de Chile, Avda. Vicuña Mackenna 4860, Santiago de Chile, Chile. Fax: 56-2- 5520780. Fono: 56-2- 6864111 E-mail: gmonten@puc.cl

² Universidad de Arizona, Tucson, Arizona, U.S.A.

Verzár-Petri & Then (1975) estudiaron dos especies de *Salvia*, *S. officinalis* y *S. sclarea* y sugieren una diferenciación funcional, basándose en la histoquímica, entre los tricomas glandulares. Características no confirmadas en análisis de cromatografía (cf. **Venkatachalam et al.** 1984).

Los tricomas glandulares capitados y glandulares uniseriados filiformes caracterizan a *S. officinalis* (**Gupta & Bhambie** 1980). **Venkatachalam et al.** (1984) estudiaron la salvia oficial, confirman dos tipos de tricomas glandulares. Posteriormente, **Werker et al.** (1985) estudiaron *S. fruticosa* (*S. triloba*) sugiriendo que el tricoma tipo III capitado es exclusivo de la tribu *Salviae* de la subfamilia *Stachyoideae*. Otras tribus como *Saturejeae* presentan tricomas tipo II, por ejemplo *Satureja gilliesii* (**Walkowiak et al.** 1984). **Serrato-Valenti et al.** (1997) realizaron investigaciones histoquímicas en *S. aurea*, además determinaron el contenido en alcanfor en esta especie, que es inferior a los contenidos de *S. officinalis* y *S. fruticosa*. **Croteau et al.** (1981) observaron que la síntesis y excreción de sustancias al espacio subcuticular en los pelos peltados comienza tempranamente en el desarrollo vegetativo de la planta. Los componentes del aceite esencial de diversas especies de *Salvia* parecen cumplir un rol importante en la alelopatía inter planta debido a la gran fitotoxicidad de la planta (**Bell** 1981).

Salvia officinalis L. subsp *minor* (Gmelin) Gams y *S. officinalis* subsp *major* (Garsault) Gams es la fuente vegetal de las "hojas de salvia de la DAB10 y de las Farmacopeas Austríaca (ÖAB) y suiza (Ph. Helv. VII). Recientes estudios permitirían separar las dos subespecies, la primera como *S. officinalis* sensu stricto y la *S. o.* subsp *major* como *S. tomentosa* Miller (**Langer et al.** 1991 cit in **Wichtl** 1994).

La salvia oficial, *S. officinalis*, tiene tallos blanco-lanosos, con hojas oblongas finamente crenadas, suaves y afelpadas. Flores, de cálices bilabiados, con el labio superior entero o tridentado, y el inferior bifido. El labio superior de la corola globoso, casi indiviso, inferior tripartito, dos estambres fértiles, que portan un segundo estéril, núcula aovada y glabra (**Hager** 1885). La salvia triloba (Greek sage), cuyas hojas poseen un par de lóbulos laterales en la base - que le dan el nombre - es mucho más tomentosa que la salvia oficial (**Wichtl** 1994). **Pachaly** (1990) discrimina *S. officinalis* y *S. triloba* L. f. (de las farmacopeas alemana, DAB10 y de la suiza Ph. Helv. VII), especies muy afines morfológicamente por la cromatografía en capa fina.

Lepechinia y *Sphacele* son dos géneros de labiadas chilenas que han sido confundidos en algunos tratamientos taxonómicos (cf. **Hegnauer** 1966).

Lepechinia hastata se emplea en la medicina tradicional mexicana como antimicrobiano contra infecciones uterinas (**Dimayuga et al.** 1991). *Lepechinia caulescens* como antidiabético en México, cuya actividad es comparable a tolbutamida (**Roman-Ramos et al.** 1991; **Alarcon-Aguilara et al.** 1998). Entre las especies chilenas, químicamente solo ha sido investigada *L. chamaedryoides*, citada actualmente como *S. chamaedryoides* (Balb.) Briq. (**Silva** 1968) donde se identificaron triterpenos.

Sphacele salviae parece no contar con estudios sistemáticos y como tiene interés comercial, nos hemos abocado a una completa descripción anatómo-morfológica.

La salvia blanca es un arbusto nativo, que habita en terrenos arenosos de los cerros costeros desde la desembocadura del Río Limarí (IV Región) hasta Tiltill (Región metropolitana). Esta planta tiene uso en la medicina tradicional (**Montes & Wilkomirsky** 1984) es muy colectada por los yerbateros que la recomiendan como tónica y estomáquica.

Material y método

Se recolectó material auténtico de salvia blanca *S. salviae* (Lindl.) Briq., en Tunquén V Región. Las muestras de salvia oficial, *Salvia officinalis* L. se obtuvieron de plantas de jardín.

Microscopía óptica

La técnica histológica (**Montenegro & Gómez** 1997) consiste en deshidratación con una batería de alcoholes butílicos y terbutílico, impregnación con parafina, Paraplast®, tinción con safranina fast green y montaje en medio sintético Entellan®. Una colección de muestras permanentes se conserva en el Laboratorio de la Prof. G. Montenegro.

Microscopía electrónica de barrido

Material expandido y fijado en FAA durante 48 h, lavado con agua destilada. Luego se deshidrata transfiriendo a series de acetona, por períodos de 30 minutos. Los ejemplares de las epidermis y cortes de hojas de *Sphacele salviae* y de *Salvia officinalis* fueron sometidos a secado de punto crítico con CO₂ líquido, se examinaron por microscopía electrónica de barrido. Las epidermis o cortes transversales de hoja de las dos plantas en estudio se metalizaron con una capa de oro paladio de 30-40 nm de espesor y se fotografiaron con un microscopio Autoscan Siemens siguiendo el método de **Lynch & Webster** (1975).

Antecedentes botánicos de la planta**Clave para la identificación de las especies de *Sphacele***

Hoja 1,5-4 cm x 0,5-1 cm de ancho de base atenuada
..... *S. chamaedryoides*

Lámina foliar de 3-8 largo x 1-4 cm ancho, base cordado truncada, no hastada.

Lámina foliar de 2-4 cm de ancho, tubo calicino cilíndrico..... *S. salviae*

Lámina foliar de 1-1,5 cm de ancho, tubo calicino turbinado campanulado..... *S. subhastata*

Taxonomía y descripción de la planta (Fig. 1)

Sphacele salviae (Lindl.) Briq. Bull. Lab. Bot. Geneve 1:340, 1897.

Stachys salvia Lindl. In Edwards' Bot. Reg. 15 sub pl. 1226, 1829

Lepechinia salvia Epl. Rep. Spec. Nov. Beiheft 85:22, 1936

Arbusto muy ramoso y oloroso, de 80 a 120 cm de altura, que se seca durante el verano. Sus tallos son cuadrangulares blanco-felpudos. Sus hojas son ovalado-lanceoladas, de 4 a 5 cm. de largo por 1,5 a 2 cm. de ancho, de superficie muy arrugadas, son verdes por el haz y blanco-felpudas por el envés; las ramas son flocoso-lanosas.

Las flores están dispuestas en verticilos de 4 a 6 unidades; de pétalos violáceos. Estambres didínamos, insertos en la boca del tubo corolino, nucula 2,5-3 mm de largo.

Morfología de la parte usada (Fig. 2 a, b)

Hoja bifacial con un nervio medio prominente, blanco-lanosa grisácea, restos de tallos.

Anatomía ultramicroscópica

Clave anatómica para la determinación de los géneros *Sphacele* y *Salvia*

Ausencia de tricomas glandulares..... *Salvia*

Tricomas pluricelulares tortuosos.....
..... *S. officinalis*

Tricomas rectos y rígidos..... *S. triloba*

Tricomas rectos y algunos tipo II no capitado
..... *Satureja gilliesii*

Presencia de tricomas glandulares..... *Sphacele*

Tipo III..... *Sphacele salviae*

Sección transversal de la hoja (Fig 3, a, b)

Lámina foliar bifacial, epidermis monoestratificada, estomas a nivel cubierta de tricomas pluricelulares, tectores y glandulares. Parénquima en empalizada biestratificada. Nervio medio prominente por el envés, con haz bicolateral abierto, colénquima angular por ambas caras.

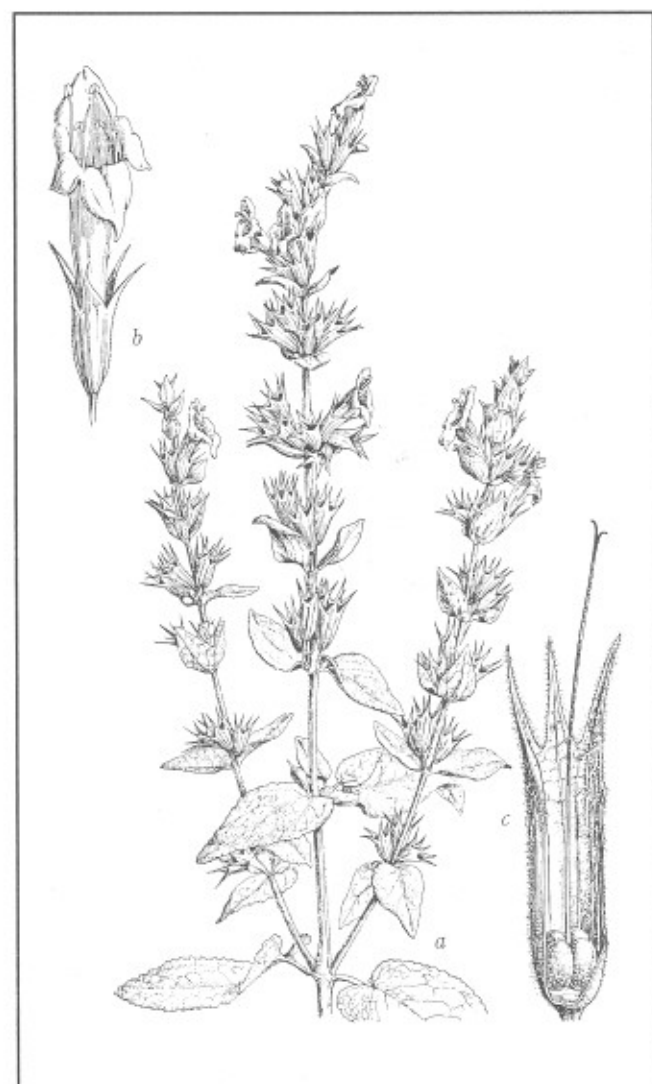


Figura 1. Hábito de la planta *Sphacele salviae*. **A.** rama con flores (x 2/3). **B.** Flor (x). **C.** flor extraída la corola (x). Original de Eugenio Sierra Rafols (Reproducido del libro de C. Muñoz, Sinopsis de la flora chilena. Edic. Univ. Chile, lám. 117, 1966).



Figura 2. Vista por el haz de la hoja de salvia blanca. Detalle de una muestra comercial

Sección transversal de tallo adulto: (Fig. 3 c, d)

Epidermis suberificada. Casquetes de esclerénquima sobre los vasos del floema primario. Cuatro a cinco estratos de cambium, xilema recorrido por radios vasculares, seguido de una médula de células de gran lumen más o menos lignificadas.

Tallos jóvenes

Sección transversal cuadrangular. Epidermis cubierta de tricomas pluricelulares filamentosos con dos apéndices terminales. Varios estratos de colénquima angular. Parénquima cortical sin casquetes de esclerénquima. Médula constituido por células no lignificadas.

Discusión

La diferenciación de las muestras de *Sphacele* y de *Salvia*, se logra por la observación de características epidérmicas. Mientras *Sphacele* consta de tricomas ramosos *Salvia* consta de tricomas tectores pluricelulares abundantes, de 450 μm de largo, cuya detección es la prueba de la farmacopea (Verzár-Petri & Then 1975).

Una segunda especie que presenta tricomas de cobertura y algunos glandulares es *Satureja gilliesii* (Walkowiak et al 1984). Los pelos de esta última carecen de apéndices terminales.

A tiempo que este trabajo se redactaba, Urbina et al (2000) han descrito la cobertura de las epidermis de

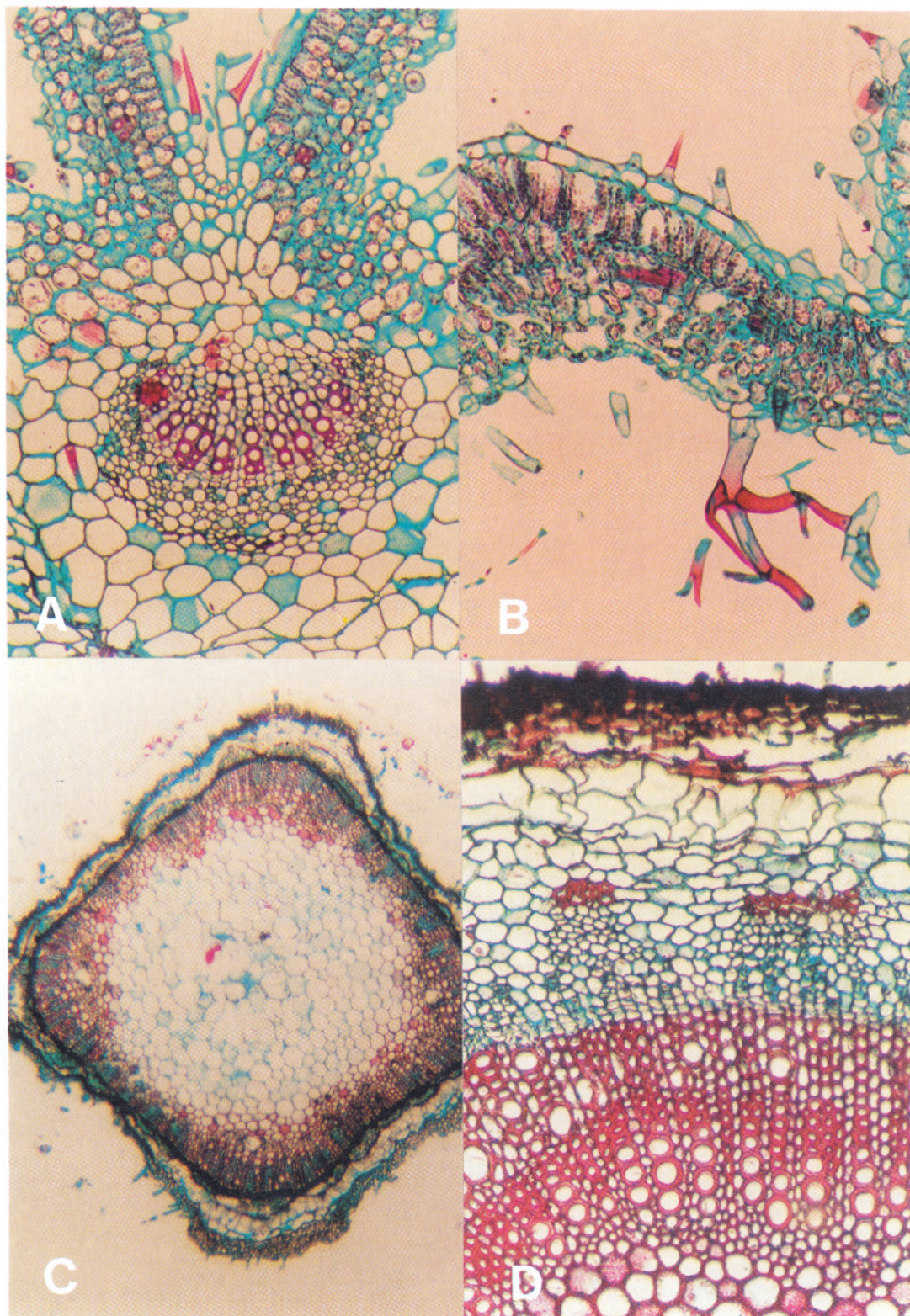


Figura 3. Sección transversal de la hoja de *Sphacele salviae*. **A.** Nervio medio, **B.** lámina foliar, **C.** Sección transversal del tallo (x 4), **D.** Detalle mostrando los casquetes esclerenquimáticos, carácter distintivo de la especie.

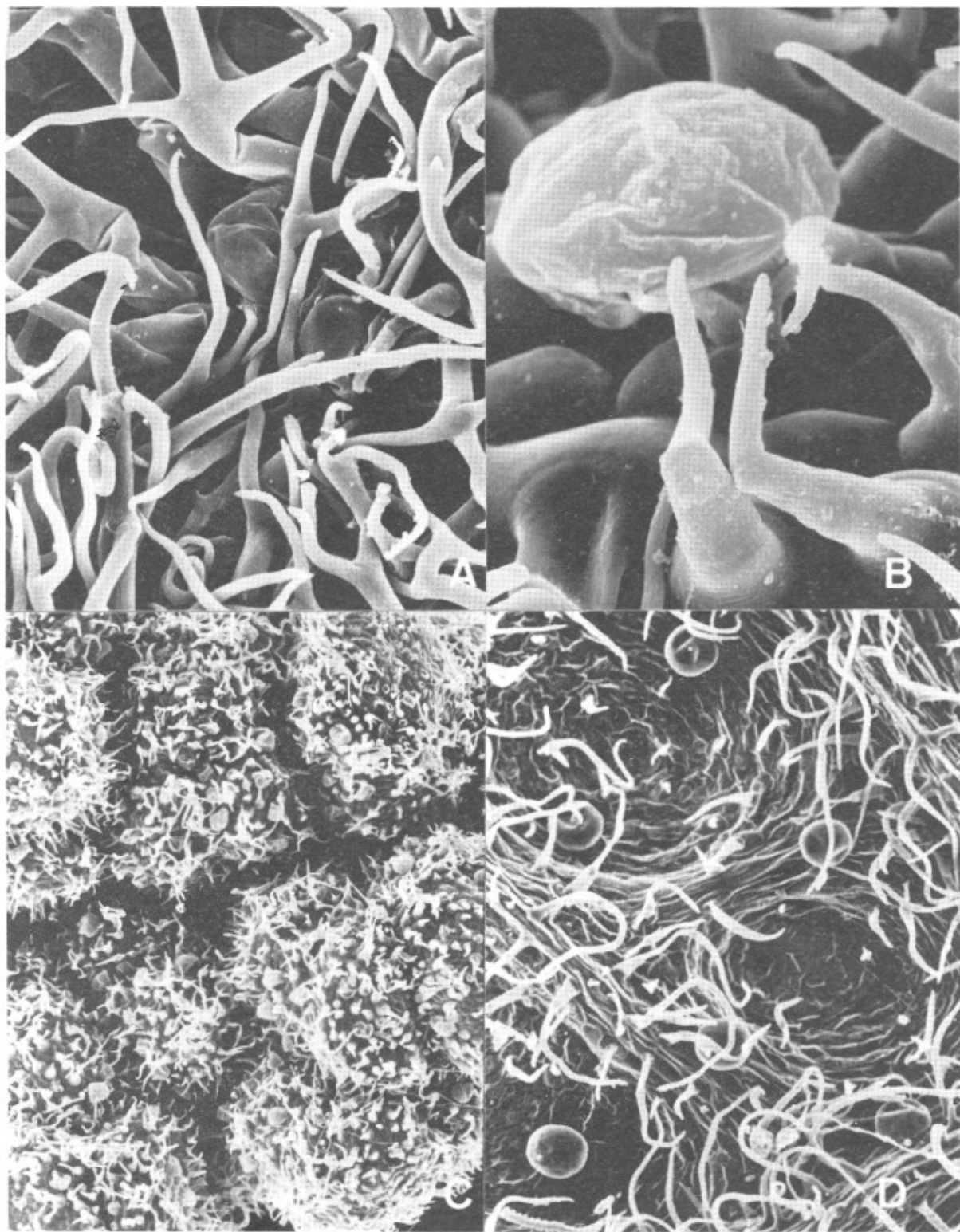


Figura 4. Microscopía de barrido de *Sphacele salviae* (A-C) y de *Salvia officinalis* (D). Epidermis foliar por el haz, A. mostrando tricomas ramosos, B. tricoma glandular, C. epidermis inferior D. epidermis de salvia oficial.

Sphacele salviae sugiriendo que los tricomas glandulares serían responsables de los productos bioactivos, incluyendo derivados antraquinónicos y del ácido cafeico.

Como sucede frecuentemente con muestras comerciales casi el 70% corresponde a tallos, que suelen poseer menor contenido de esencia que las hojas. Algunos comerciantes ofrecen *Salvia officinalis* como salvia blanca. Esta última es una planta digna de proteger mientras no se cuenten con estudios fitoquímicos definitivos, y su comercialización normada por la autoridad sanitaria competente

Tras la recolección intensiva por los yerbateros esta especie está en riesgo de extinción.

Agradecimientos

A Paola Pedreros, por el trabajo etnobotánico. El trabajo fue financiado por Fondecyt Nro. 1980687 a Gloria Montenegro.

Bibliografía

- Alarcon-Aguilar, F.J., Roman-Ramos, R., Pérez-Gutiérrez, S., Aguilar-Contreras, A., Contreras-Weber, C.C., & Flores-Sáenz, J.L. 1998. Study of the anti-hyperglycemic effect of plants used as antidiabetics. *J. Ethnopharmacol.* 61(2): 101-10.
- Bell, E.A. 1981. The physiological role(s) of secondary (natural) products. In Stumpf, P.K. & Conn, E.E. (eds.). *The biochemistry of plants; a comprehensive treatise* .vol.7. Secondary Plant Products, New York, Academic Press, 1-19.
- Croteau, R., Felton, M., Karp, F. & Kjonaas, R. 1981. Relationship of camphor biosynthesis to leaf development in sage (*Salvia officinalis*). *Pl. physiol.* 67: 820-824.
- Dimayuga, R. E., García, S.K., Nielsen, P. H., & Christophersen, C. 1991. Traditional medicine of Baja California Sur (Mexico). III. Carnosol: a diterpene antibiotic from *Lepechinia hastata*. *J. Ethnopharmacol.* 31(1): 43-48.
- Epling, C. 1934. The Labiatae of Chile. *Revista Universitaria* 22(1): 167-194.
- Gupta, M. L. & Bhambie, S. 1980. Foliar appendages in certain species of *Salvia* (Studies in Lamiaceae VI). *Folia Geobot. Phytotax.* 15: 95-100.
- Hager, H. 1885. *Botanischer Unterricht in 160 Lectionen. Für angehende Pharmaceuten und studirende Mediciner.* Verlag von Julius Springer, Berlin.

- Hegnauer, R. 1966. *Chemotaxonomie der Pflanzen* vol. 4, Birkhauser Verlag, Stuttgart.
- Lynch, S.P. & Webster, G. L. 1975. A new technique of preparing pollen for scanning electron microscopy *Grana* 15: 127-136.
- Montes, M. & Wilkomirsky, T. 1984. *Medicina tradicional chilena.* Real Acad. Farm 50: 637-658.
- Pachaly, P. 1990. *Deutsche Apotheker Zeitung.* 130:169. cit a través de Wichtl (1984).
- Román-Ramos R., Flores-Sáenz J.L., Partida-Hernández, G., Lara-Lemus, A., & Alarcón-Aguilar, F. 1991. Experimental study of the hypoglycemic effect of some antidiabetic plants. *Arch. Invest. Med. (Mex.)* 22(1): 87-93.
- Schnepf, E. 1972. Tubuläres endoplasmatisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum*, *Salvia*. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 163: 113-357.
- Serrato-Valenti, G., Cornara, A. B., & Ciarallo, G. 1997. Structural and histochemical investigation of the glandular trichomes of *Salvia aurea* L. leaves, and chemical analysis of essential oil. *Annals of Botany* 79: 329-336.
- Silva, M. 1968. Triterpenic constituents of *Lepechinia chamaedryoides*. *J. Pharm. Sci.* 57(5): 864-5.
- Urbina, P. A., Rodríguez, R. R., Sepúlveda, S. D., Montes, G.M., Pastene, N. E. & Sanhueza, V. R. 2000. Tricomas epidérmicos de *Sphacele salviae* epidermic trichomes de *Sphacele salviae*. *Gayana (Bot.)* 71-72.
- Venkatachalam, K.V., Kjonaas, R. & Croteau, R. 1984. Development and essential oil content of secretory glands of sage (*Salvia officinalis*). *Pl. Physiol.* 74: 148-150.
- Verzár-Petri, G. & Then, M. 1975. The study of localization of volatile oil in the different parts of *Salvia sclarea* L. and *Salvia officinalis* L. by applying ¹⁴C sodium-acetate. *Acta Botánica Academiae Scientiarum Hungaricae* 21(1-2): 189-205.
- Walkowiak, A. M., Simonetti, J. A., Serey I., Jordan, M., Arranz, R. & G Montenegro. 1984. Defensive patterns in shrubs of central Chile: a common strategy? *Acta Oecologica Oecol plant.* 15(19): 191-199 .
- Werker, E., Ravid, U., & Putievsky, E. 1985. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae. *Israel J. of Botany* 34: 31-45.
- Wichtl, M. 1994. *Herbal Drugs and phytopharmaceuticals. A handbook for practice on a scientific basis.* Grainger Bisset, N. (ed.) Medpharm Scientific Publishers, CRC Press.

MATORRALES Y BOSQUES DE LOS CERROS OCCIDENTALES DE CHÍA, SABANA DE BOGOTÁ, COLOMBIA

por

Sandra P.Cortés-S., Thomas van der Hammen & J.Orlando Rangel-Ch.

NOTA ACLARATORIA

Como consecuencia de un error técnico, en el artículo titulado: **Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía Cundinamarca -Colombia**, publicado en el número 89 de esta Revista, [Rev. Acad. Colomb. Cienc. 23(89): 529-554, diciembre de 1999], no aparecieron las descripciones correspondientes a los matorrales y bosques que se transcriben a continuación. La versión integral del citado artículo está disponible en la edición electrónica.

La numeración de las tablas y figuras corresponde a la citada en el artículo aparecido en diciembre.

Matorrales

ASOCIACIÓN: *Baccharido rupicolae-Dodonaeetum viscosae* ass. nov.

Tabla 2. Levantamiento tipo N° S.C 19 (2590 m). Fig. 2b.

Nombre vulgar: Matorral de ciro y hayuelo.

Fisionomía y Composición: Matorrales bajos muy densos con un estrato herbáceo con cobertura de 60%. Entre las especies características exclusivas de la asociación figuran, *Baccharis rupicola* (h), *Mariscus flabelliformis* (r), *Lourteigia stoechadifolia* (r), *Lantana* sp.(SC.204) (h) y *Pellaea ternifolia*.

Distribución y Ecología: Por lo general sobre laderas entre 2600 y 2750 m; cubren extensas zonas de manera continua o a manera de parches, los cuales están definidos por la actividad humana de los alrededores (plantaciones de especies exóticas, actividades agrícolas, urba-

nización, potrerización). Sus suelos tienen una profundidad de 0.2-1 m. Se encuentran formas juveniles de *Myrcianthes leucoxylla*, *Xylosma spiculifera*, *Hesperomeles goudotiana* y *Myrsine guianensis*.

El matorral tiene cierta relación florística y fisonómica con la vegetación xerofítica de las zonas oeste-suroeste de la Sabana de Bogotá (Van der Hammen, 1998), tratada con más detalle por Vink & Wijninga (1987) en los alrededores de la Laguna de La Herrera; como elementos comunes figuran *Dodonaea viscosa* con valores altos de presencia y de cobertura y *Lourteigia stoechadifolia*. Sin embargo, las fitocenosis difieren en las especies características y acompañantes; en la comunidad de La Herrera son importantes *Salvia bogotensis*, *Chromolaena leivense*, *Selaginella sellowii*, *Leptodontium* sp. y *Solanum lycioides* que no se encuentran en la vegetación de Chía, en donde las especies características son *Baccharis rupicola*, *Stevia lucida* y *Mariscus flabelliformis*, ausentes en La Herrera.

En esta asociación, se presenta una subasociación con dominancia de *Pellaea ternifolia* (Tabla 2); Cortés *et al.*, 1999.

SUBASOCIACIÓN: *pellaetosum ternifoliae* subass. nov.

Tabla 2. Levantamiento tipo N° S.C. 19 (2590 m.)

Levantamientos: S.C. 30-19-45

Fisionomía y Composición: Matorrales bajos con dominio del estrato rasante cobertura promedio del 90%. Las especies constantes son *Pellaea ternifolia*, *Leptodontium* sp. (S.C.415) y *Peperomia galiodes*.

Distribución: Entre 2600 y 2700 m, en laderas con pendientes entre 30° y 45° de inclinación.

ASOCIACIÓN: *Andropogono aequatoriensis-Epidendretum elongatae* ass. nov.

Tabla 3. Levantamiento tipo N° S.C.7 (2690 m). Fig.2c

Fisionomía y Composición: Pastizal-herbazal sobre sustrato rocoso (vegetación casmófito), en donde domina el estrato rasante con una cobertura del 40%, en el herbáceo la cobertura es del 30%. Las especies características exclusivas son *Andropogon aequatoriensis* (r), *Pleurothallis trilineata* (r) y *Epidendrum elongatum* (h).

Distribución y Ecología: Vegetación colonizadora de ambientes rocosos, retiene material acarreado por escorrentía superficial y favorece que gradualmente otras especies vegetales integren el conjunto. Se encuentra a partir de 2600 m, en los escarpes rocosos de tipo arenisca que afloran en el sistema montañoso, sobre sitios con pendiente considerable.

Vargas & Zuluaga (1980) reseñaron un tipo de vegetación que crecía sobre roca en el páramo de Monserrate entre 2900-3000 m, con predominio de especies de los líquenes *Usnea*, *Parmotrema* e *Hypotrachina*, de los musgos *Leptodontium*, *Breutelia* y *Campylopus*, especies de géneros de helechos como *Elaphoglossum* e *Hymenophyllum* y de plántulas de *Macleania rupestris*, *Puya nitida*, *Elleanthus ensathus* y *Arcytophyllum nitidum*. Vink & Wijninga (1987) en la vegetación de los cerros de los alrededores de la Laguna de La Herrera, reseñaron comunidades con dominio de especies de *Usnea*, *Parmotrema*, *Pseudoparmelia*, *Polypodium* y *Pleurothallis* y ocasionalmente con gramíneas como *Andropogon barbinoides* y *Pennisetum clandestinum*. Aunque estos dos tipos de vegetación, comparten algunos rasgos fisonómicos y ecológicos con el pastizal sobre suelo rocoso de los cerros de Chía, en este último sector se diferenciaron especies características y acompañantes (ausen-

tes en Monserrate y en La Laguna de La Herrera) como *Epidendrum elongatum*, *Andropogon aequatoriensis*, *Hypericum juniperinum*, *Cheilanthes myriophylla* y *Bulbostylis asperula* -entre otras- que tipifican claramente la fitocenosis de Chía.

Dentro de la asociación se pueden diferenciar las subasociaciones de *Cheilanthes myriophylla* y de *Bulbostylis asperula* (Tablas 3 y 6).

SUBASOCIACIÓN: *cheilanthetosum myriophyllae* subass. nov.

Tabla 3. Levantamiento tipo N° S.C.15 (2610 m)

Levantamientos: S.C. 15-16-41

Fisionomía y Composición: Hay un estrato herbáceo con cobertura del 20% y uno rasante que domina en cobertura (70%). Las especies constantes son *Cheilanthes myriophylla*, *Cuphea dipetala*, *Pleopeltis macrocarpa* y *Agave* sp. (S.C 510). Otras especies presentes son *Pitcairnia pungens*, *Peperomia ilaloensis* y *Selaginella sellowii*.

Distribución y Ecología: Cerca a los 2600 m, tanto al sur como en el norte de la región; los sitios son muy abiertos y están expuestos al efecto crítico de los factores ambientales con lo cual se favorece el dominio de especies heliófilas y de tipo xerófitico como las del género *Cheilanthes* (Tabla 3).

SUBASOCIACIÓN: *bulbostyletosum asperulae* subass. nov.

Tabla 3. Levantamiento tipo N° S.C. 17 (2650 m)

Levantamientos: S.C. 7-6-17

Fisionomía y Composición: Los estratos herbáceo y rasante tienen coberturas superiores al 20%, aunque predomina la roca desnuda (40%). Las especies constantes son *Bulbostylis asperula* (r), *Poaceae* sp.(S.C 328), *Ditassa longiloba* y *Noticastrum marginatum* (r).

Distribución: En zonas de afloramientos rocosos con pendientes moderadas, en altitudes inferiores a 2700m, especialmente al sur de la región (Tabla 3).

Bosques

ORDEN: Incertae sedis

ALIANZA: *Myrciantho leucoxyloae-Miconion squamulosae* al. nov.

Asociación típica: *Daphnopsis caracasano-Xylosmetum spiculiferae*

Tablas 4 y 6. Levantamiento tipo N° S.C 24 (2830 m)

Nombre vulgar: Bosques de arrayán y tuno esmeraldo.

Fisionomía y Composición: Bosque andino, en algunos casos relictual. Se diferencia un estrato subarbóreo bien definido (60% de cobertura) con arbolitos emergentes de hasta 14 m de altura. El estrato arbustivo tiene valores de cobertura inferiores al subarbóreo en los sitios de menor altitud, característica que cambia en los bosques de cima en donde el estrato arbustivo se vuelve muy denso y adquiere valores mayores de cobertura.

Dentro de las especies exclusivas de la alianza con mayor valor de cobertura, se encuentran *Myrcianthes leucoxylla*, *Miconia squamulosa*, *Psychotria boquero-nensis*, *Myrsine guianensis*, *Macleania rupsetris* y *Oreopax floribundum*.

Distribución y Ecología: Según el gradiente altitudinal se pueden distinguir dos tipos de bosque; el bosque de cima o bosque andino alto, que se encuentra cerca a los 2900 m y por ello se concentra hacia el sur de los cerros y el bosque andino bajo en hondonadas leves o profundas dentro de la topografía de los cerros por debajo de los 2850 m. Los suelos tienen entre 40 cm y 1 m de espesor, siendo más profundos en zonas planas o en hondonadas.

En los levantamientos 3, 12, 13, 14, 22 y 38 se encontraron elementos que generalmente no superan los 6 m de altura; el estrato arbustivo es denso y el subarbóreo está poco representado. La diferencia fisionómica de estos bosques con los bosques típicos puede deberse a la influencia antrópica por eventos como el entresaque ocasional de arbolitos de fustes gruesos para la obtención de leña.

Dentro de la alianza, se diferenciaron dos asociaciones: el bosque andino alto que corresponde a la asociación de *Miconia ligustrina* y *Weinmannia tomentosa* y el bosque andino bajo que conforma la asociación de *Daphnopsis caracasana* y *Xylosma spiculifera* (Tablas 4 y 6).

ASOCIACIÓN: *Daphnopsis caracasanae-Xylosmetum spiculiferae* ass. nov.

Tabla 4. Levantamiento tipo No S.C 23 (2790 m). Fig. 3a.

Nombre vulgar: Bosque de corono y tuno.

Fisionomía y Composición: Bosque andino bajo, con un estrato subarbóreo con cobertura del 58% y uno arbustivo con cobertura promedio del 25%. Entre las especies exclusivas figuran: *Daphnopsis caracasana* (Ar), *Xylosma spiculifera* (Ar), *Vallea stipularis* (Ar), *Duranta mutisii* (Ar), *Piper barbatum* (Ar), *Peperomia rotundata* (h), *Niphidium mortonianum* (r) y *Asplenium harpeodes* (r).

Distribución y Ecología: En sitios con humedad ambiental relativamente alta, especialmente hacia el sur de

los cerros, entre 2650 y 2850 m, sobre pendientes de 0 a 45°, en unidades topográficas de hondonadas, cimas bajas y laderas. Por lo general, los suelos son húmicos, profundos, siempre cubiertos con una capa de hojarasca. Los levantamientos 23 y 56 pertenecen a relictos boscosos cercanos al curso de lo que era antiguamente la quebrada Tiquiza.

Cuatrecasas (1934) caracterizó los bosques de *Cordia lanata* con un dosel cerrado de cinco a diez metros sobre suelo bien desarrollado. En Monserrate junto a la especie dominante aparecen *Vallea stipularis*, *Palicourea lineariflora*, *Palicourea angustifolia*, *Baccharis floribundum*, *Stevia lucida*, *Piper croccatum*, *Oreopanax incisum*, *Duranta mutisii*, *Solanum cornifolium*, *Cavendishia bracteata*, *Ageratina tinifolia*, *Lourtegia stoechadifolia* y especies de *Lantana*, *Miconia*, *Clusia* y *Chusquea*. Cleef & Hooghiemstra (1984) con base en los levantamientos de Van der Hammen et al. (125,126) diferenciaron los bosques de *Oreopanax-Cordia lanata* entre 2650 y 2750 m, con elementos de 15 m de altura y con especies que se comparten entre la planicie y las zonas más elevadas como *Bocconia frutescens*, *Duranta mutisii*, *Phyllanthus salviaefolius*, *Vallea stipularis*, *Xylosma spiculifera* y *Miconia buxifolia*.

Los bosques de Chía, tipificados en este estudio como la asociación *Daphnopsis caracasanae-Xylosmetum spiculiferae*, ofrecen una clara caracterización de este tipo de vegetación en la Sabana de Bogotá, reseñado a manera de comunidades en anteriores trabajos (Cleef & Hooghiemstra, 1984).

ASOCIACIÓN: *Miconio ligustrinae-Weinmannietum tomentosae* ass. nov.

Tabla 4. Levantamiento tipo: S.C 10 (2900 m.). Fig. 3b.

Nombre vulgar: Bosque de tuno y de encenillo.

Fisionomía y Composición: Bosque andino alto, de estructura compleja, en algunos casos de apariencia raquíptica, con arbolitos de numerosos pero delgados fustes, lo cual los hace decumbentes y en cierto grado frágiles. El estrato subarbóreo presenta una cobertura promedio de 40%, el arbustivo tiene 50%; en la corteza de los árboles se encuentran epífitas, particularmente líquenes de los géneros *Usnea* y *Ramalina* y algunos briófitos. Los musgos son mas frecuentes en el suelo.

Las especies características de la asociación son: *Weinmannia tomentosa* (Ar), *Miconia ligustrina* (ar), *Viburnum* sp.(SC175), *Chusquea* aff. *scandens* (h), *Ilex kunthiana* (Ar), *Diplosthepium rosmarinifolium* (Ar),

Ageratina asclepiadea (ar) y *Rhamnus goudotiana* (Ar). Entre las especies electivas aparecen *Cavendishia bracteata* (ar) y *Clethra fimbriata* (Ar) (Tabla 4).

Distribución y Ecología: En sitios con pendiente moderada, en las cimas de los cerros o en las laderas cercanas alrededor de 2900 m, hacia el sur de la región. Son bosques de apariencia un poco más seca por lo raquíuticos que son sus fustes; sin embargo los musgos terrestres sirven como acumuladores de agua lluvia que llega al suelo proveniente de las lluvias o por condensación y escurrimiento de la neblina. Quizás esta estrategia, les permite a las plantas de estas elevaciones soportar las condiciones adversas en los procesos de economía hídrica derivados de la exposición fuerte a factores como la radiación solar, vientos y temperaturas extremas. El suelo tiene buena profundidad y la hojarasca es principalmente aportada por *Pteridium aquilinum* y *Weinmannia tomentosa*.

En los levantamientos 12 y 3, el dosel es de menor altura y el estrato arbustivo es más denso (Tablas 4 y 6).

La asociación *Weinmannietum tomentosae* fue caracterizada por Cuatrecasas (1934) en Guasca entre 2700 y 3200 m, en suelo turboso y profundo, con predominio de elementos con hojas de tamaño micrófilo, como *Weinmannia tomentosa* y especies de *Clusia* y de Melastomatáceas en asociaciones de áreas muy restringidas. En el estrato arbóreo aparecían también *Hesperomeles heterophylla*, *Drimys granatensis*, *Clethra chrysoleuca* y *Oreopanax discolor* y en el arbustivo *Miconia salicifolia*, *Aragoa abietina* y especies de *Cavendishia* y *Befaria*. **Van der Hammen & González** (1963), definieron a este sintaxón como la vegetación original climática más frecuente en los declives de las montañas que forman el borde oriental

de la Sabana de Bogotá, en altitudes superiores a los 2800 m. **Van der Hammen et al.** (1967 en Cleef & Hooghiemstra 1984) caracterizaron varios tipos de bosque andino que incluyeron en el *Weinmannietum*, entre 2750 y 3125 m (Suba, Tenjo y Torca), con elementos que alcanzan los 20 m de altura y dominancia de *Weinmannia tomentosa*, seguida por *Myrsine guianensis*, *Rhamnus goudotiana*, *Drimys granatensis*, *Myrsine coriacea*, *Macleania rupestris*, *Clethra fimbriata* y especies de *Clusia*, *Befaria* y *Miconia*. **Vargas & Zuluaga** (1980) definieron en el Páramo de Monserrate la asociación de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*.

Las fitocenosis mencionadas se asemejan en su aspecto fisonómico y en el dominio de *Weinmannia tomentosa*. No obstante, elementos típicos en Monserrate y en Guasca como *Drimys granatensis*, especies de *Brunellia* y de Lauráceas, que según **Van der Hammen** (inf. pers.), aparecen en condiciones climáticas más húmedas, están ausentes en los cerros de Chía, en donde por el contrario figuran como especies exclusivas *Myrsine coriacea*, *Ageratina asclepiadea*, *Diplosthepium rosmarinifolium* y *Axinaea macrophylla*. Esta condición permite considerar sintaxonómicamente diferente la asociación de Chía respecto a las ya descritas.

Por el momento no es factible establecer las relaciones con el complejo **Weinmannion** Cuatr. (*sensu lato*, 1934), y por eso no se adscribe a ningún orden. Un estudio más amplio tendrá que clarificar el arreglo sintaxonómico definitivo y hasta donde la influencia humana ha cambiado la composición de ciertos bosques de la Sabana de Bogotá.

BALANCE HÍDRICO BAJO TRES COBERTURAS VEGETALES CONTRASTANTES EN LA CUENCA DEL RÍO SAN CRISTÓBAL, BOGOTÁ

por

Gonzalo De las Salas¹ & Carlos García Olmos¹

Resumen

De las Salas, G. & C. García Olmos: Balance hídrico bajo tres coberturas vegetales contrastantes en la Cuenca del río San Cristóbal, Bogotá. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 205-218, 2000. ISSN: 0370-3908.

Se estimó el balance hídrico bajo tres coberturas vegetales en la Cuenca hidrográfica del río San Cristóbal. Se registró la precipitación en períodos semanales durante un año bajo cada cobertura vegetal, junto con mediciones de la variación del caudal en tres microcuencas adyacentes. Se evaluaron los parámetros siguientes: evapotranspiración, precipitación interna, interceptación, infiltración y almacenamiento de agua, los cuales se discuten críticamente.

Palabras clave: Balance hídrico, cuencas hidrográficas, ciprés, eucalipto, bosque nativo, uso del suelo.

Abstract

A hydrological balance under three forest covers in the San Cristobal River watershed was done. Records of precipitation during one year under each canopy were registered along with measurements on the river stream of three microwatersheds adjacent to the forest canopies. The following parameters were evaluated: evapotranspiration, troughfall, interception, infiltration and water storage, which are discussed critically.

Key words: Water balance, watersheds, cypress, eucalyptus, native forest, land use.

1. Antecedentes

La cuenca hidrográfica del río San Cristóbal es una zona de reserva desde su adquisición por la Empresa de

Acueducto y Alcantarillado de Bogotá en 1917. Desde esa fecha se han realizado estudios de caracterización biofísica (Venegas, 1958, Corredor, 1967, Villamizar, 1967), de fauna y flora (Hernández & Rodríguez 1992) y

¹ Profesores Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Distrital Francisco José de Caldas.

reconocimientos geológicos (**van der Hammen & González, 1963**).

Existe un plan de aprovechamiento de las plantaciones de Ciprés y Eucalipto en esta cuenca (DELSA LTDA., 1986) el cual no se implementó debido al carácter netamente protector de la misma.

Un estudio sobre los caudales y su relación con la cobertura vegetal fue realizado por **Castillo & López (1983)**. Este estudio es preliminar y todavía muy general. Los autores concluyen que la vegetación natural ejerce un efecto positivo sobre la disponibilidad de agua de la cuenca y que el balance hídrico es favorable teniendo en cuenta que la precipitación es mayor que la evapotranspiración.

Estudios puntuales sobre la influencia de coberturas vegetales contrastantes en el balance hídrico y en las tasas de escorrentía de esta cuenca no se han realizado hasta el momento.

La presente investigación pretende evaluar dicho balance y establecer la magnitud del almacenamiento o déficit de agua bajo las coberturas vegetales seleccionadas.

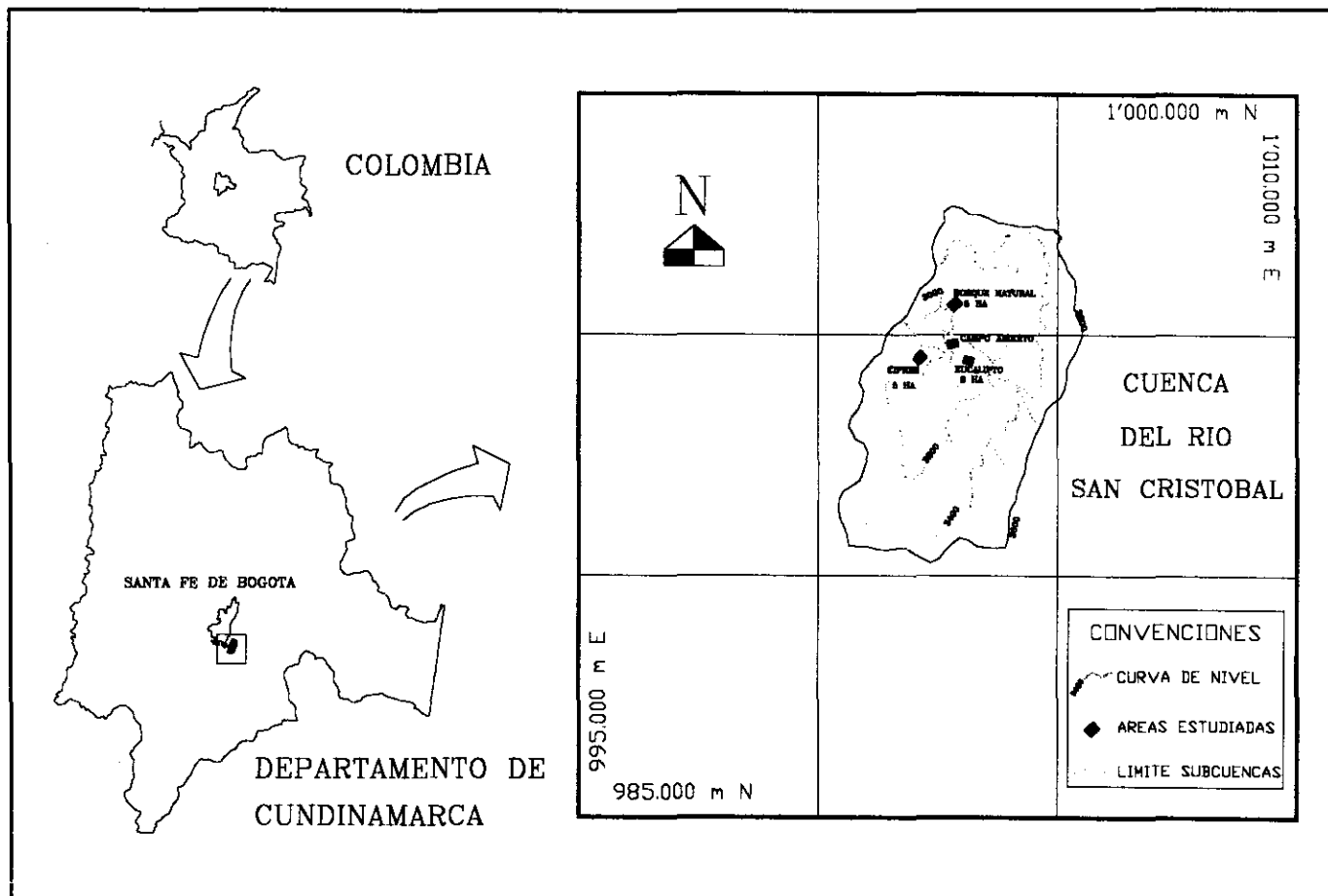
2. Objetivo general

Evaluar el comportamiento hídrico de tres sitios de la cuenca alta del río San Cristóbal cubiertos con tres tipos de vegetación (ciprés, eucalipto y bosque nativo).

3. Caracterización de la Cuenca

3.1. Localización Geográfica

La zona de estudio se halla situada en el departamento de Cundinamarca. Comprende la cuenca hidrográfica del río San Cristóbal en jurisdicción del municipio de Santa Fe de Bogotá. Su localización geográfica se obtuvo con base en el mapa del Plan de Ordenación de las Cuencas de los ríos San Francisco y San



Ubicación Geográfica de la Cuenca del río San Cristóbal

Cristóbal realizados por DELSA (1982), el cual se basa en las planchas N°: 247-1-A1 1.948, 247-1-A-3 1.965, 147-1-A-1 1.965, 147-1-A 1.978 del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). Las coordenadas geográficas correspondientes son:

X = 74°01'41" Longitud Oeste

Y = 04° 30' 42" Latitud Norte

3.2 Límites y superficie

Los límites naturales de la cuenca según el mapa del Plan de Ordenamiento de las cuencas de los ríos San Francisco y San Cristóbal (1982) son:

Por el oriente: Del alto de la Viga hasta el alto de Cruz Verde pasando por el boquerón de las Cruces. Alto de los Tunjos y alto del Buitre.

Por el sur: Del alto de Cruz Verde hasta el alto de la Teta, pasando por los altos de la Horqueta y de las Mirlas.

Por el occidente: Del alto de la Teta hasta el alto de Diego Largo pasando por el boquerón de Chingaza, serraña de Zuque, Contrafuerte de Sucre y Contrafuerte de Diego Largo.

La cuenca del río San Cristóbal limita políticamente así: por el norte: Hoya del río San Francisco y parte de la cuenca del río Barro Blanco perteneciente al municipio de Santafé de Bogotá. Por el oriente: veredas Sabanilla y Belén, del municipio de Ubaque. Por el sur: con el municipio de Usme. Por el occidente: Con el municipio de Usme y el municipio de Santa Fe de Bogotá.

Vías de acceso

La cuenca hidrográfica del río San Cristóbal, cuenta con una vía carretable que, de Santa Fe de Bogotá, partiendo del barrio Aguas Blancas y a lo largo de la margen izquierda del río San Cristóbal, bordea la cordillera hasta llegar a la casa El Delirio; a partir de allí, se bifurcan dos caminos; uno que se dirige por el oriente hasta pasar por el alto de la Horqueta, cerca del alto de Cruz Verde y continúa bajando hasta llegar a Ubaque; tiene una bifurcación más arriba del sitio Buena Vista que va hacia el alto del Buitre para dirigirse a la vereda Sabanilla. El otro camino de herradura va hacia el norte; es el mismo de la Humea que se divide a la altura del punto medio entre el alto de San Diego y la Viga en un ramal que se dirige hacia este último punto, que a su vez se subdivide en dos caminos: uno que pasa por el boquerón de las Cruces y se dirige a Choachí y el otro que se interna en la hoya del río Barro Blanco.

3.3 Clima

Los parámetros de precipitación, temperatura y altitud, obtenidos con base en las estaciones meteorológicas de Vitelma, el Delirio, Palo Blanco y el Verjón de propiedad de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, colocan la cuenca dentro de las siguientes formaciones vegetales del sistema de Zonas de Vida de Holdridge: Bosque Húmedo Montano Bajo (bh-MB) de 3200-3400m, y Bosque Muy Húmedo Montano (bmh-M) de 3400 a 3600m.

Durante el año se presentan dos períodos secos y dos húmedos correspondientes a un régimen de lluvias orográficas. Los meses más secos son enero - febrero y julio - agosto. La precipitación promedio anual es de 1.336 mm. (Figura 1).

El movimiento de los vientos está determinado por dos grandes fenómenos atmosféricos: los vientos continentales del este y las brisas Valle - Montaña del Oeste; los primeros predominan en junio, julio, agosto y diciembre en los que soplan con velocidad moderada. En los otros meses la velocidad es más baja, de 1-2 m/seg., y predominan los vientos Valle - Montaña Oeste.

3.4. Geología

Los estratos que afloran en el área conforman las denominadas Formación Guadalupe, Guaduas, Cacho, Bogotá, y acumulaciones Cuaternarias, las cuales van desde el Cretáceo superior al reciente (**Van der Hammen & González, 1963**).

Los depósitos cuaternarios corresponden a materiales no consolidados que incluyen terrazas, derrubios de ladera y aluviones.

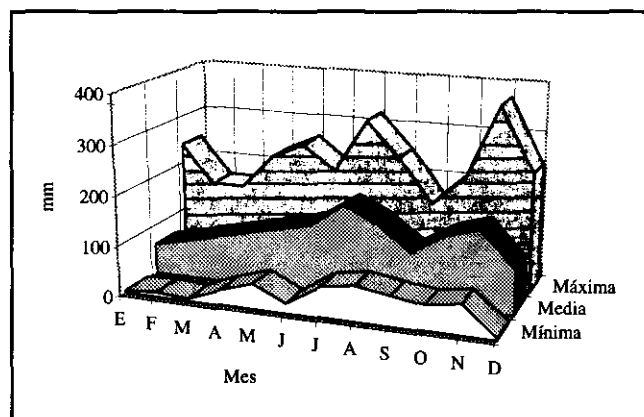


Figura 1. Régimen de lluvias mensuales multianuales. Cuenca del río San Cristóbal - Estación El Delirio. (1933-1994).

Fuente: Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá

3.5 Hidrografía

El río San Cristóbal nace en la laguna de Los Patos en la parte suroriental de la cordillera que rodea la ciudad de Santa Fe de Bogotá a una altura de 3.450 m.s.n.m.; inicia su recorrido en dirección norte y entrega sus aguas al sur del Acueducto Municipal de Vitelma. Tiene una longitud aproximada de 5 Km.

En ese recorrido se le unen el río Palo Blanco, cuyos afluentes son las quebradas Corralejas, Fotoga y la Upata que provienen de la parte sororiental de la cuenca y recoge las aguas de la ladera; y la quebrada la Hoja que recibe las aguas de las quebradas La Osa, La Calera, Lagunilla, los Laureles y los Tunjos, las cuales vienen de la parte noroccidental, forman, a partir del sitio denominado El Delirio, el cauce del río San Cristóbal. Desde El Delirio, a los 3.100 m.s.n.m. hacia la parte alta se consideran las microcuencas para esta investigación.

La red natural de drenaje del río San Cristóbal es asimétrica, presentando mayor amplitud en la vertiente derecha del río.

Los valores hidrológicos medios anuales del río San Cristóbal de acuerdo con la información obtenida de la estación limnográfica de El Delirio, a los 3.100 m.s.n.m. son:

Caudal medio anual (m³/seg.)
0.653 m³/seg. S = 0.167

Caudal máximo medio anual (m³/seg.)
0.576 m³/seg. S = 1.009

Caudal mínimo medio anual (m³/seg.)
0.257 m³/seg. S = 0.070

Estas fuentes se caracterizan por tener aguas cristalinas y medianamente tranquilas.

El régimen hidrológico presenta un amplio margen de variación (Figura 2). Sin embargo, de acuerdo con la información de las lluvias y caudales registrada históricamente se ha observado una correspondencia entre los valores mensuales.

3.6 Vegetación

La vegetación natural de más ocurrencia y alta distribución está representada por las especies siguientes: Ají (*Drimys granatensis*), Encenillo (*Weinmannia tomentosa*), Arrayán Blanco (*Myrcianthes leucoxylla*), Hayuelo (*Myrsine sp.*), Aliso (*Alnus acuminata*), Arboloco (*Smalanthus pyramidalis*), Cucharo (*Geissanthus andinus*), Chite

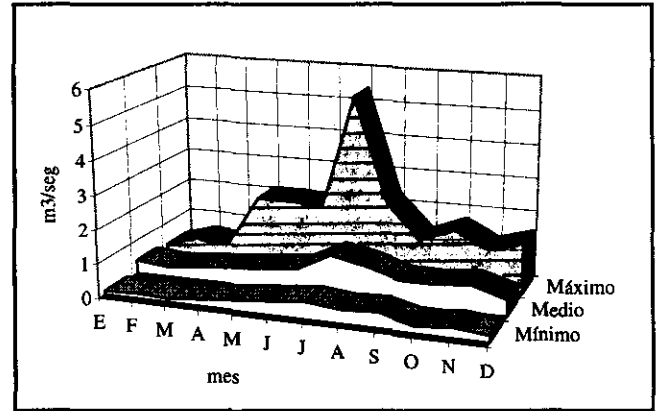


Figura 2. Régimen de caudales mensuales multianuales. Cuenca del Río San Cristóbal - Estación "El Delirio". (1927-1990)
Fuente: Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá

(*Hypericum sp.*), Chusque (*Chusquea sp.*), Doradilla (*Tibouchina grossa*), Frailejón (*Espeletia argentea*), Gaque (*Clusia multiflora*), Laurel de cera (*Myrica parvifolia*), Raque (*Vallea stipularis*), Tuno (*Miconia sp.*), Tagua (*Geiadendron punctatum*), Uva Camarona (*Maclea-nia rupestris*).

Se presentan asociaciones puras de chusque entre rastrojos y las plantaciones. El estudio de DELSA (1986) registra 166 especies.

La parcela del bosque natural (BN) corresponde a una asociación dominada por Encenillo, Hayuelo, Chite, Cucharo y Chusque (en el sotobosque). Se nota abundante epifitismo (Bromeliáceas y Hepáticas).

El estrato arbóreo superior no sobrepasa los 17 m. Y los diámetros oscilan entre 8 y 27 cm. El Chusque ha invadido prácticamente al estrato inferior, lo que indica un estado sucesional de la vegetación.

El sitio de eucalipto corresponde a una vieja plantación de árboles muy espaciados. Esta circunstancia favoreció la invasión de chusque y otras especies heliófitas. Los eucaliptos presentan copas muy grandes (diámetros entre 7 y 12 m.) y ralas (debido a un proceso periódico de caducifolia). La altura promedio oscila alrededor de los 22 metros. Los ejemplares promedio exhiben diámetros entre 36 y 70 cm.

La parcela de ciprés se caracteriza por poseer árboles corpulentos espaciados en promedio 3 metros entre sí. Las copas no llegan a juntarse pero dejan pasar poca luz. El suelo está permanentemente cubierto con una gruesa

capa de musgo, el cual influye decisivamente en el proceso de infiltración (paso del agua a los horizontes inferiores del suelo). Los ejemplares promedio alcanzan diámetros entre 42 y 57 cm.

3.7 Suelos

Los suelos de los sitios investigados corresponden al grupo Inceptisol (Typic Umitropepts). Su densidad aparente baja (0.30 - 0.70) presume su origen volcánico; la roca madre es una arenisca con diferentes grados de meteorización. Tanto la porosidad total (70 - 82%) como la humedad aprovechable promedio para los perfiles del suelo en los tres sitios estudiados (BN: 46%, E: 43%, C: 36%) es similar. El almacenamiento de agua del suelo en los tres balances hídricos (Cuadros 1, 2 y 3) gira en torno de 28%. Las clases texturales hasta una profundidad de 40 cm., son similares y van de Arcillo-limoso a Franco-arcillo-limoso. Se advierten ligeras variaciones en los contenidos de arena, limo y arcilla. Esta última fracción es, con 43 y 47%, más alta en los suelos bajo eucalipto y ciprés respectivamente que bajo el suelo mineral cubierto con vegetación nativa (28%). Sin embargo, esta diferencia no se refleja en las tasas de infiltración, las cuales tendieron a cero en los tres sitios estudiados y no influyeron el balance hídrico. Los puntos de saturación sí son algo más bajos en los dos horizontes más arcillosos bajo eucalipto y ciprés (104 - 107%) que bajo bosque nativo (114 - 125%). No obstante, este dato debe tomarse en el estudio como una simple referencia.

4. Materiales y métodos

4.1 Selección de microcuencas

Para el estudio del balance hídrico se seleccionaron tres (3) microcuencas: Quebrada Osa (cobertura de bosque nativo, 6.3 Km²), Quebrada Palo Blanco (cobertura ciprés, 9.7 Km²) y Quebrada Upata (cobertura de eucalipto, 3.0 Km²). El criterio de selección fue el de identificar cuencas semejantes en todas sus características siendo la cobertura vegetal la variable por evaluar. De acuerdo con este criterio, la selección obedeció a la proximidad de las tres microcuencas entre sí, minimizando las diferencias de precipitación y suelos por una parte, y a la existencia de tres coberturas vegetales mencionadas. No obstante, se seleccionó un sitio descubierto (bajo cobertura de gramíneas) con el objeto de estimar la precipitación sin el efecto de retención por las copas de los árboles.

4.2 Instrumentación de microcuencas

Cada uno de los sitios seleccionados se dotó con:

- * Un pluviómetro estándar tipo Hellmann de aluminio galvanizado, instalado sobre un bastidor a 1 metro sobre el piso. Seis pluviómetros de plástico instalados a 60 cm. sobre el piso.
- * Tres (3) lisímetros de aluminio de tensión cero de 186 cm² de superficie, conectados a una manguera acoplada con un recipiente plástico a fin de estimar el volumen de agua infiltrada.
- * Los tensiómetros se instalaron a 20, 40 y 80 cm., de profundidad respectivamente, en cada uno de los cuatro sitios seleccionados, para un total de doce.
- * Cuatro (4) collarines adosados alrededor de los troncos de los árboles en cada uno de los tres tipos de cobertura para estimar el lavado de tallos.
- * Tres (3) parcelas de escorrentía de 1 m. x 2 m. Bajo cada una de las coberturas vegetales, acopladas con un recipiente (balde) por medio de una boca de caucho. El balde se cubrió con una tapa horadada para coleccionar el agua.

4.3 Medición de los Flujos Hidrológicos

Los datos se sometieron a los análisis estadísticos de rigor: promedios, coeficientes de variación, desviación y error estándar y análisis de varianza. Las lecturas y registros dudosos se desecharon.

El balance hídrico se calculó por diferencia entre ganancias y pérdidas del agua del ecosistema según la ecuación:

$$AR = P - I - Es - EVT - S$$

$$P = PI + Et + I$$

- AR = Almacenamiento ó déficit
- P = Precipitación
- I = Interceptación
- Es = Escorrentía superficial
- EVT = Evapotranspiración
- S = Infiltración
- PI = Precipitación interna (que atraviesa la cubierta vegetal) o precipitación efectiva
- Et = Escurrimiento a lo largo de los troncos.

Precipitación total: Se registró mediante el pluviómetro instalado a campo abierto.

Precipitación interna: Mediante la lectura de pluviómetros instalados en el interior de las coberturas vegetales seleccionadas.

Escurrecimiento por el tronco (Et): Mediante la instalación de collarines adosados a cuatro árboles promedio. Para el cálculo del volumen de agua recogido se tuvo en cuenta la proyección del área de la copa; esto permitió convertir volúmenes de escurrecimiento a lámina de agua debajo de la muestra de árboles mediante la fórmula:

$$hEt = \frac{VR}{Ac}$$

En la cual:

hEt = Lámina de agua en mm.

VR = Volumen de agua recogida (m³)

Ac = Área de proyección de la copa (m²)

La lluvia bajo el bosque, equivalente a ingreso de agua al suelo, se calculó como la suma de la precipitación interna y el escurrecimiento por los troncos:

Interceptación: Equiparable a la evaporación desde las copas, se calculó como la diferencia entre la lluvia y la suma de la precipitación interna y el escurrecimiento de los troncos.

Escurrecimiento superficial: Mediante tres parcelas de escorrentía de 2 m² de superficie por sitio.

Evapotranspiración real: Se calculó mediante la fórmula dinámica de Thornthwaite y Matter (1967) que rela-

ciona la evapotranspiración potencial y las características físicas del suelo:

$$EVT_r = EVTP \frac{cc}{PMP}$$

Donde:

EVT_r = Evapotranspiración real

EVTP = Evapotranspiración potencial*

cc = Capacidad de campo (método de succión de humedad con muestras de suelo en laboratorio a 0.33 bars)

PMP = Punto de marchitez permanente (método de succión con muestras de suelo en laboratorio a 15 bars)

* Según Thornthwaite:

$$EVTP = 1.6 \left\langle \frac{10t^a}{I} \right\rangle \text{ donde:}$$

$$a = \frac{1.6}{150} I + 0.5 \quad I = \sum_{n=1}^{12} i_n \quad i_n = \left\langle \frac{t}{5} \right\rangle^{1.514}$$

t = temperatura ambiente en °C

i = interceptación en mm

Cuadro 1. Balance hídrico mensual para el bosque nativo (mm)

	Año	1995				1996								Total	Prom.
		Mes	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul		
1	Precipitación	62	94	59	78	87	129	163	168	96.5	81.3	243	132.4	1393.2	
2	Precipitación interna (PI)	31	72	50	67	64	97	122	131	69.5	30	164.4	107.8	1005.7	
3	Escurrecimiento por tallo (Et)	-	1.03*	0.41*	0.55*	0.74*	1.03	1.22	1.23	1.25	0.67	2.14 bj	1.06	11.33	
	%	0	1.1	0.69	0.71	0.85	0.8	0.75	0.73	1.3	0.83	0.88	0.8		0.79
4	Ingreso suelo (2+3)	31	73.03	50.41	67.55	64.74	98.03	123.22	132.2	70.75	30.67	166.54	108.86	1017.03	
5	Interceptación (I)	31	20.97	8.59	10.45	22.26	30.97	39.78	35.77	25.75	50.63	76.46	23.54	376.17	
	%	50	22	15	13	26	24	24	21	27	62	31	18		28
6	Evapotranspiración	76.75	86.41	87.41	81.08	79.5	73.92	90.93	90.06	93.58	81.89	80.55	79.79	1001.87	
7	Transpiración (6-5)	45.75	65.44	78.82	70.63	57.24	42.95	51.15	54.29	67.83	31.26	4.09	56.25	625.7	
8	Almacenamiento o déficit	-14.75	7.59	-28.41	-3.08	7.5	55.08	72.07	77.94	2.92	0.59	162.45	52.61	391.33	

No registrado

* Dato ajustado a las tendencias entre Enero y Agosto de 1996

bj Dato incompleto

Porcentaje transpiración 44.91%

Porcentaje almacenamiento 28.09%

Transpiración del rodal: Equivalente a la absorción de agua a partir del suelo, se calculó como la diferencia entre la evapotranspiración y la interceptación.

Almacenamiento o déficit: Se estimó como la diferencia entre la precipitación total y la evapotranspiración.

5. Resultados

5.1 Balance hídrico en coberturas vegetales

El balance hídrico para las tres (3) coberturas vegetales bosque nativo (BN), eucalipto (E), ciprés (C), se presenta en los cuadros 1, 2 y 3 respectivamente.

Precipitación total (P):

Los datos del Centro de Investigaciones Hidrológicas de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, sitúan la precipitación multianual promedio en 1.190 mm para un récord de 28 años (1968 - 1995). Los resultados experimentales de la presente investigación arrojan una precipitación de 1.393 mm anuales a campo abierto.

Precipitación interna (PI):

Este parámetro ha sido denominado en otros estudios como lavaje foliar para significar la precipitación efectiva que llega el suelo a través de las copas de los árboles. En las coberturas estudiadas este valor corresponde a 72% (BN), 80% (E), y 46% (C).

Contrario a lo esperado, no existe una diferencia marcada entre la PI del bosque nativo y la del eucalipto. Sin embargo, la regresión lineal entre la precipitación total (P) y la precipitación interna (PI) fue altamente significativa según los coeficientes de determinación (R^2) para las coberturas de eucalipto (E) y bosque nativo (BN); no así para ciprés (C), Figura 3.

Resultados similares para precipitación interna (77%) obtuvo **Franken** (1982) en la reserva forestal de Manaos, Brasil, mientras **Bruijnzeel** (1990), informa sobre una variación entre 75 y 86% para bosques montanos.

Escurrimiento por el tronco (Et):

Esta fracción de la lluvia total que ingresa al sistema alcanzó valores anuales de 11 mm (0.8%) para BN, 10 mm (0.7%) para E, y 8 mm (0.55%) para C.

Valores igualmente bajos fueron registrados por **Fassbender & Grimm** (1981) en un bosque nativo de *Decussocarpus rospigliosii* en Venezuela. Cifras algo mayores encontraron **Ballesteros et. al.** (1987) en ambientes contrastantes de bosque nativo, eucalipto y pino del municipio de San Francisco en la Sabana de Bogotá. Un valor excepcionalmente alto (8%) fue encontrado por **Franken et. al.** (1982) y **Jordán** (1978) para un bosque amazónico en Brasil y Venezuela respectivamente. En general esta fracción de lluvia aporta muy poco al balance.

Cuadro 2. Balance hídrico mensual para el bosque de eucalipto (mm)

	Año	1995				1996									
		Mes	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Total
1	Precipitación	62	94	59	78	87	129	163	168	96.5	81.3	243	132.4	1393.2	
2	Precipitación interna (PI)	46.5	72	53	61	79	97	131	145	72.6	54.5	216.7	92.1	1120.4	
3	Escurrimiento por tallo (Et)	-	1.03*	0.29*	0.51*	0.7*	0.9	0.98	1.26	0.97	0.58	1.86bj	1.02	10.2	
	%	0	1.2	0.49	0.65	0.8	0.7	0.6	0.75	1.01	0.71	0.77	0.77		0.7
4	Ingreso suelo (2+3)	46.5	73.13	53.29	61.51	79.7	97.9	131.98	146.3	73.57	55.08	218.56	93.12	1130.6	
5	Interceptación (I)	15.5	20.87	5.71	16.49	7.3	31.1	31.02	21.74	22.93	26.22	24.44	39.28	262.6	
	%	25	22	10	21	8	24	19	13	24	32	10	30		20
6	Evapotranspiración	78.09	87.92	88.93	82.49	80.88	75.21	92.52	91.63	95.21	83.31	81.95	81.18	1019.32	
7	Transpiración (6-5)	62.59	67.05	83.22	66	73.58	44.11	61.5	69.89	72.28	57.09	57.51	41.9	756.72	
8	Almacenamiento o déficit	-16.09	6.08	-29.93	-4.49	6.12	53.79	70.48	76.37	1.29	-2.01	161.05	51.22	373.88	

----- No registrado

* Dato ajustado a las tendencias entre Enero y Agosto de 1996

bj Dato incompleto

Porcentaje transpiración 54.32%

Porcentaje almacenamiento 26.84%

Cuadro 3. Balance hídrico mensual para la plantación de ciprés (mm)

	Año	1995				1996								Total	Prom.
	Mes	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago		
1	Precipitación	62	94	59	78	87	129	163	168	96.5	81.3	243	132.4	1393.2	
2	Precipitación interna (PI)	35	31	10	28	36	58	56	59	28.9	48.8	179	67.5	637.2	
3	Escurecimiento por tallo (Et)	-	0.56*	0.24*	0.39*	0.52*	0.65	1.1	1.17	0.58	0.65	1.6 bj	0.75	8.21	
	%	0	0.6	0.41	0.5	0.6	0.5	0.67	0.7	0.6	0.8	0.66	0.57		0.55
4	Ingreso suelo (2+3)	35	31.56	10.24	28.39	36.52	58.65	57.1	60.17	29.48	49.45	180.6	68.25	645.41	
5	Interceptación (I)	27	62.44	48.76	49.61	50.48	70.35	105.9	107.8	67.02	31.85	62.4	64.15	747.79	
	%	44	66	83	64	58	55	65	64	69	39	26	48		57
6	Evapotranspiración	78.98	88.92	88.95	83.43	81.9	76.07	93.57	92.67	96.3	84.26	82.89	82.11	1031	
7	Transpiración (6-5)	51.98	26.48	41.19	33.82	31.32	5.72	-12.33	-15.2	29.28	52.41	20.49	17.96	283.21	
8	Almacenamiento o déficit	-16.98	5.08	-29.95	-5.43	5.1	52.93	69.43	75.33	0.2	-2.96	160.11	50.29	362.2	

----- No registrado
 * Dato ajustado a las tendencias entre Enero y Agosto de 1996
 bj Dato incompleto

Porcentaje transpiración 20.32 %

Porcentaje almacenamiento 26.00 %

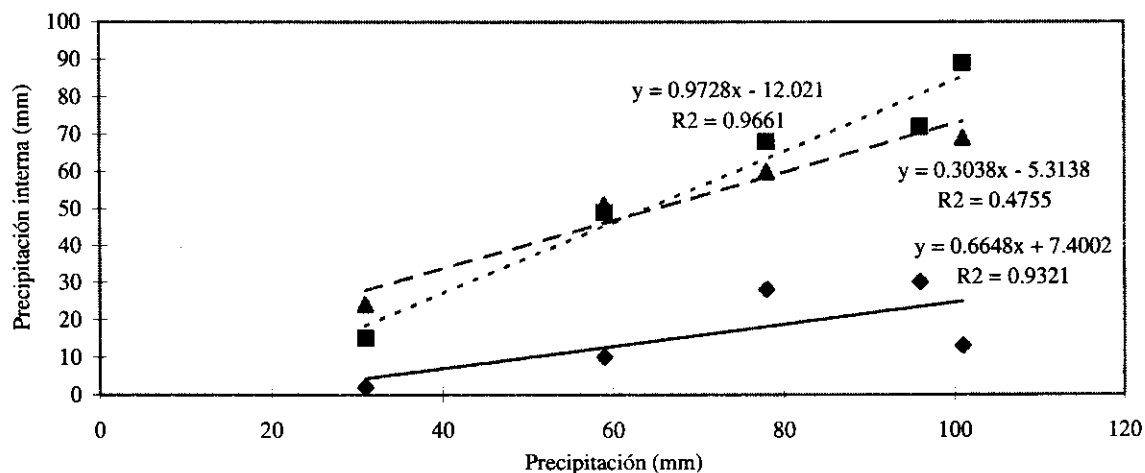


Figura 3. Curvas de regresión lineal para la relación precipitación (mm) - precipitación interna (mm) en tres coberturas vegetales de la Cuenca del río San Cristóbal.

Cuadro 4. Interceptación de la precipitación en diferentes tipos de cobertura vegetal

Interceptación (%)	Sitio	Cobertura	Autor
19	Venezuela (2200 m)	<i>Podocarpus rospigliosii</i>	Fassbender & Grimm, 1981
36	Colombia, Neusa (3200 m)	Bosque natural	Ballesteros et al, 1989
28	Colombia	Bosque nativo	De las Salas, este estudio
24	Cuencía río	<i>Eucaliptus globulus</i>	De las Salas, este estudio
47	San Cristóbal	Ciprés	De las Salas, este estudio
45	Colombia (Neusa)	Pino	Ballesteros, 1983
35	Colombia, Piedras Blancas (Ant.)	Pino	Giraldo, 1989
13 Rango (4,5-22)	Trópico bajo	Bosque natural	Bruijnzeel, L.A., 1990
18 Rango (10-24)	Trópico	Bosque montano	Bruijnzeel, L.A., 1990
12-18	Caldas (Colombia)	Bosque montañoso	Veneklaas & Van Ek, 1990

Interceptación (I):

Este componente contribuyó al balance con 376 mm., 263 mm., y 747 mm. Bajo cobertura de bosque nativo, eucalipto y ciprés respectivamente; estos valores corresponden a los siguientes porcentajes: BN 28%, E 20%, y C 57%. El cuadro 4 compara estos resultados con los obtenidos por otros investigadores. En el grupo de coníferas se destaca el ciprés de San Cristóbal por registrar la tasa más alta de interceptación frente a los datos de **Ballesteros et. al.** (1987) y **Giraldo** (1989). Este resultado es explicable por poseer el ciprés una mayor área foliar. **Lima** (1986), concluye después de la revisión de muchos estudios, que los bosques de coníferas interceptan más agua que los de hoja ancha. También comprobó que las pérdidas por interceptación tienden a aumentar con la edad de la plantación. **Bruijnzeel** (1990) comenta que los valores de interceptación para bosques montañosos se sitúan entre 10 y 24%. **Veneklaas & Van EK** (1990) encuentran rangos similares (12 a 18%) en los bosques montañosos lluviosos de la Cordillera Central de Colombia.

Para estimar la relación entre la precipitación total y la interceptación se elaboraron curvas de regresión lineal para cada una de las coberturas vegetales. Tal relación se ilustra en la figura 4. El coeficiente de determinación R^2 para ciprés resultó altamente significativo y solo significativo para BN y E. Teniendo en cuenta que las pérdidas por interceptación de superficies arboladas dependen de factores como la resistencia aerodinámica y estomática, el tamaño de las hojas, la evaporación, la duración del aguacero, el agua antecedente y los vientos entre otros (**Giraldo**, 1989), las relaciones de regresión obtenidas en la presente investigación merecen mayor escrutinio y deben considerarse preliminarmente válidas sólo para las coberturas y los sitios estudiados.

Escurrimiento superficial:

La cantidad de agua registrada en lisímetros instalados a 20 y 40 cm. bajo la superficie tendió a cero en las muestras seleccionadas como válidas. Por lo tanto, esta fracción no fue considerada en el balance. No obstante, para comparar las tres coberturas, los datos de escorrentía superficial en parcelas de 1 x 2 m se sometieron a un análisis de varianza.

No hubo diferencia significativa entre los tratamientos (coberturas), según la prueba de comparaciones múltiples de Duncan. Estudios realizados en bosques tropicales demostraron que el escurrimiento superficial fue generalmente menor del 1% de la precipitación (**Bruijnzeel**, 1990).

Evapotranspiración (EVT):

Este componente del balance alcanzó valores de 1.001 mm, 1.019, y 1.031 mm para BN, E y C respectivamente. Las tasas de transpiración ascienden a 626 mm (45% de la precipitación), 756 mm (54% de la precipitación) y 283 mm (20% de la precipitación) para las tres coberturas mencionadas en el mismo orden. La baja tasa de transpiración del Ciprés no obstante su gran superficie foliar, sugiere por un lado, una alta saturación de agua en el suelo y una mayor cantidad de energía solar disponible para evaporar un volumen mayor de agua (748 mm). **Lima** (1986) comenta que en condiciones semejantes de sistema radical y de desarrollo, el consumo de agua por diferentes bosques es prácticamente el mismo.

La alta tasa de transpiración del eucalipto puede explicarse por el tamaño de sus hojas (20 - 40 cm²) y el alto número de estomas (4.880/cm²) que están permanentemente abiertos frente al del bosque nativo (1.700/cm²), característica comprobada en la región del Neusa, Cundina-

marca (Ballesteros, 1993). Los datos obtenidos aquí no pueden generalizarse debido a que ni la transpiración ni la evaporación fueron medidas directamente. No obstante, coinciden con los registrados para el balance hídrico en las microcuencas.

Almacenamiento:

El agua almacenada se estimó restando de la precipitación total la evapotranspiración. Esta fracción alcanzó valores prácticamente iguales para BN, E y C en su orden: 391 mm (28%), 374 mm (27%) y 362 (26%). Este hecho tiene su explicación en que los suelos bajo estas tres coberturas exhiben texturas y espacios porosos similares. Los análisis de retención de humedad de muestras tomadas en el espacio intensivo radical del suelo (10 - 50 cm) en las tres coberturas vegetales, indican que el porcentaje de agua almacenada (disponible) en el espacio capilar (0.33 - 15 Bars de presión) es del 46% (BN), 42 (E) y 36 (C); este resultado sugiere una eficiencia hídrica ligeramente mayor del bosque natural. La infiltración, medida con lisímetros de tensión cero colocados a 20, 40 y 80 cm tendió a cero en los horizontes superficiales y no se consideró relevante para el balance hídrico, mientras que la percolación profunda (80 cm) fue errática, sugiriendo un aporte lateral de agua que no pudo determinarse.

5.2 Balance hídrico en la cuenca y en las microcuencas del río San Cristóbal

Para determinar el balance hídrico se tuvo en cuenta el trazado de isoyetas sobre el área de toda la cuenca, y de isothermas sobre el área de las microcuencas. Las isoyetas se delinearon con base en las estaciones pluviográficas de El Delirio, Palo Blanco, El Verjón y Vitelma. Los caudales de salida de cada microcuenca se estimaron mediante limnímetros instalados en el punto de cierre definido para cada una de ellas. Estas secciones de salida se localizaron así:

1. Microcuenca La Osa en El Delirio con limnómetro bajo el puente.
2. Microcuenca Palo Blanco en una sección previa a la confluencia con la quebrada la Upata.
3. Microcuenca la Upata, en sección previa a la confluencia con la quebrada Palo Blanco.

Para estas actividades de medición de caudales se calibraron las estaciones limnimétricas instaladas mediante aforos que permitieron determinar los caudales para los diferentes niveles de acuerdo con sus variaciones periódicas.

Para la superficie total del río San Cristóbal se estimó el balance hídrico a nivel multianual, en el período 1952

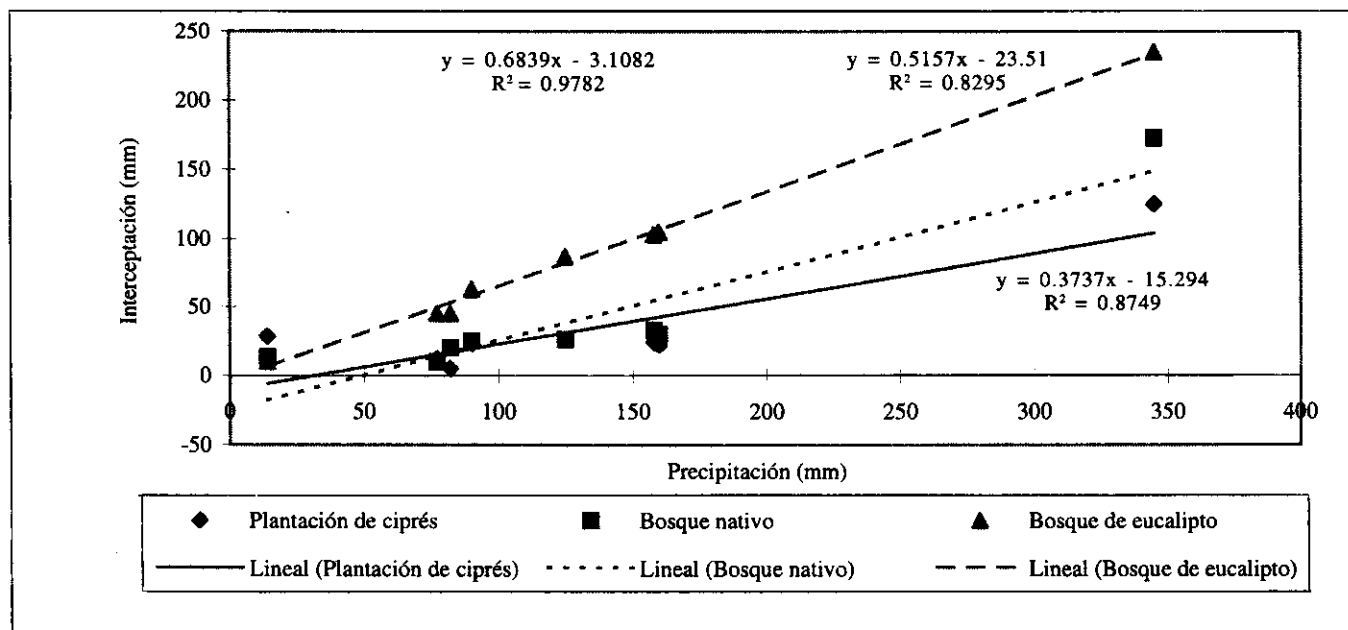


Figura 4. Curvas de regresión lineal para la relación precipitación (mm) - interceptación (mm) en tres tipos de coberturas vegetales de la cuenca del río San Cristóbal

- 1990, considerando el área de la cuenca hasta la estación El Delirio, con 2.360 hectáreas. Para ese período la precipitación anual es de 1.193,7 mm, que permitió alcanzar un caudal medio anual de 651 litros/seg, una evapotranspiración de 323.1 mm, un rendimiento hídrico de 28 litros/seg/Km² y un coeficiente de escurrimiento del 72.8%.

Posteriormente, se realizó el cálculo del balance hídrico y de los indicadores anteriores, en las tres microcuencas en que se dividió la cuenca: Palo Blanco (ciprés), La Osa (Bosque natural) y La Upata (*Eucalyptus*), utilizando los datos obtenidos en el período septiembre de 1995 - agosto de 1996. Dicho balance se ilustra en el cuadro 5.

La precipitación media se evaluó por el método de las isoyetas y los caudales, mediante las estaciones limnimétricas establecidas en cada una de las microcuencas. En estas estaciones se tomaron las lecturas limnimétricas, que luego se transformaron a caudales mediante las curvas de calibración obtenidas para cada una de las estaciones. Estas curvas se determinaron realizando aforos periódicamente.

De acuerdo con los resultados hallados, se observa que los niveles más bajos de evapotranspiración se presentaron en la microcuenca influida por la cobertura de ciprés, hecho que se puede explicar por la alta densidad del dosel que protege el suelo, y evita las pérdidas de agua. Este resultado es coherente con el registrado en el balance hídrico de coberturas vegetales; además, el rendimiento en esta microcuenca es el mayor con un valor de 39 litros/seg/Km², lo que sugiere también una mayor eficiencia hídrica.

Los valores más altos de evapotranspiración se sucedieron en la microcuenca de la quebrada La Upata, donde hay cobertura de Eucalyptus, que demandó (transpiró) las mayores cantidades de agua dada su fisiología.

6. Discusión

Existe controversia sobre el efecto de las plantaciones en el consumo de agua en las cuencas hidrográficas. En

zonas húmedas, **Pereira** (1973) y **Kunkle** (1978) comentan que no existe evidencia de que el bosque nativo consume menos agua que las plantaciones forestales a una misma altitud y que las especies forestales tienen diferentes demandas de agua en plantaciones de la misma densidad sobre sitios similares. **Lima** (1986) afirma que en condiciones semejantes de sistema radical y de desarrollo, el consumo de agua por diferentes coberturas vegetales es prácticamente el mismo. Por otra parte, **Giraldo** (1993) concluyó que el suelo en microcuencas cubiertas con rastrojo, pino y ciprés en el departamento de Antioquia acusó tasas de almacenamiento altas (250 - 500 mm) y similares hasta una profundidad de 60 cm. En el presente estudio estas tasas de almacenamiento en los primeros 40 cm también oscilaron en rangos similares (362 - 391 mm), lo que sugiere que ni las coberturas de eucalipto ni de ciprés influyen negativamente el balance.

Los parámetros del balance hídrico evaluados en la presente investigación presentan las limitaciones siguientes:

- i. Son puntuales y por lo tanto no extrapolables a otras cuencas y coberturas vegetales.
- ii. Necesitan períodos más largos para establecer comparaciones estadísticamente mejor soportadas.
- iii. Su evaluación no siempre se basó en mediciones directas; la evapotranspiración por ejemplo, fue calculada por el método de Thornthwaite debido a la carencia de instrumentos, por lo demás, costosos.

Precipitación interna (PI)

Ningún otro componente del ciclo hidrológico en bosques tropicales ha recibido tanta atención como la medición de la precipitación interna (o efectiva). Más de 100 estudios sobre interceptación en regiones tropicales, 70 de ellos conducidos en bosques naturales difieren grandemente en su confiabilidad por razones mayormente climáticas, vegetales y procedimentales (**Bruijnzeel, L.A.** 1990). La compleja naturaleza de los procedimientos

Cuadro 5. Balance hídrico en las microcuencas del río San Cristóbal

Microcuenca	P(mm)	Q (mm)	ET (mm)	R (lts/seg /km ²)	C.E (%)
Palo Blanco	1443.1	1228.9	214.2	39.0	85
La Osa	1206.1	971.1	235.0	30.8	83
Upata	1435.5	599.1	746.4	19.0	28

R = Rendimiento hídrico

C.E = Coeficiente de escurrimiento

involucrados y la heterogeneidad espacial y algunas veces temporal del dosel de los árboles, requiere la elaboración de diseños confiables de muestreo hasta ahora raramente utilizados. **Bruijnzell** (1990) informa que de 77 estudios sobre precipitación interna (PI) consultados por él, solamente 20 registraron la PI más o menos adecuadamente (con límites de confianza de 10 al 15 por ciento). Utilizando la técnica de la relocalización de pluviómetros (al menos 20) se calculó una PI promedio anual de 85% (rango 77 - 93%) para bosques de bajura y de 81% (rango 75 - 86%) para bosques montanos (**Bruijnzell**, 1990). Esta técnica no fue utilizada en el presente estudio. Sin embargo, el valor arrojado por un solo pluviómetro se encuentra dentro del rango mencionado para bosques montanos.

Interceptación (I)

El conocimiento del proceso de interceptación de la lluvia en el bosque se ha incrementado considerablemente en las últimas décadas. El registro de este componente es esencial en los estudios de balances hídricos. Teniendo en cuenta las observaciones hechas anteriormente, los resultados de estudios de interceptación en bosques tropicales varían entre 4.5% y 45% de la lluvia total (**Bruijnzell**, 1990). Este mismo autor registró valores entre 10 y 24% para bosques montanos seleccionando los estudios más confiables en los cuales utilizaron el 1% de la precipitación interna como contribución del escurrimiento por el tronco.

Si se expresan los valores de (I) como una fracción de la precipitación incidente, pueden compararse resultados entre diferentes localidades. Este procedimiento no suministra información directa sobre las tasas reales de evaporación desde la superficie húmeda del dosel del arbolado. La cantidad de agua que permanece sobre el follaje al final de una lluvia, constituye el grueso de la pérdida por interceptación.

El mayor valor (56%) registrado en el presente estudio para la cobertura de ciprés puede explicarse por la gran capacidad de "humedecimiento" de sus copas. Dado que no conocemos la evaporación desde el follaje, influida a su vez por el efecto secante del viento, la radiación solar, el tipo de hojas y de estomas y la duración de los aguaceros entre los principales factores, no podemos hacer mayores precisiones al balance hídrico.

El nuestro es un estimativo global que amerita por un lado, una mayor precisión (pluviómetros relocalizados temporalmente) y un mayor tiempo (por lo menos dos años) de observación por el otro.

Evapotranspiración (EVT)

Shuttleworth y Stewart (citados por **Bruijnzell**, 1990) revisaron las técnicas para estimar la evapotranspiración (EVT) e hicieron una distinción general entre métodos de balance hídrico y técnicas micrometeorológicas. El primer método estima la EVT por diferencia e incluye medidas de precipitación, flujo de caudales o drenaje y cambio en la humedad del suelo o en su capacidad de almacenamiento. Se aplica comúnmente a las cuencas hidrográficas. Los métodos micrometeorológicos por otro lado, requieren, en la mayoría de los casos, de una sofisticada instrumentación dentro y encima del dosel de la vegetación arbórea y por eso han sido menos utilizados.

El modelo de evapotranspiración de Penman Monteith (**Giraldo**, 1989) por ejemplo, involucra las variables siguientes: presión, temperatura, energía disponible, calor específico del aire, presión de saturación de vapor, presión actual de vapor, resistencia aerodinámica, resistencia estomática, constante psicrométrica y densidad del aire.

En el presente trabajo la EVT real en coberturas vegetales no pudo ser calculada por carencia de una instrumentación adecuada; se recurrió a la fórmula de Thornthwaite y Matter (1.967) que relaciona la evaporación potencial con los índices de retención a baja (0.33 Bars) y alta (15 Bars) presión en el espacio capilar del suelo. El resultado es que la tasa anual de EVT gira en torno a los 1.000 mm en las coberturas del bosque natural (BN), eucalipto (E) y ciprés (C) seleccionadas para el balance hídrico. De esta cifra, 62% corre a cargo de la transpiración en BN, 74% en E y 27% en C. Anteriormente, se discutió por qué la cobertura de eucalipto mostró la más alta tasa de transpiración.

Bruijnzell (1990) comenta que la evapotranspiración anual gira alrededor del 50% de la precipitación para bosques de zonas bajas en Brasil, Panamá y Surinam, mientras que para los bosques naturales montanos este valor oscila entre 13% (río Macho, Costa Rica), y 64% (Sierra Nevada, Colombia).

Conclusiones

1. No se obtuvieron evidencias de que la vegetación natural (BN) en la presente investigación evapotranspire menos que las otras dos coberturas vegetales comparadas (eucalipto (E) y ciprés (C)). Sin embargo, el almacenamiento de agua en el suelo bajo BN (46%) contra E (42%) y C (36%) sugiere una mayor eficiencia hídrica del BN.

Lima (1986) afirma que bajo condiciones semejantes de sistema radical y de desarrollo, el consumo de

- agua por diferentes coberturas forestales es prácticamente el mismo.
2. Los parámetros evaluados en el balance hídrico bajo las tres coberturas vegetales estudiadas presentan las siguientes limitaciones:
 - i. Son puntuales y por lo tanto no extrapolables a otras cuencas y coberturas vegetales.
 - ii. Necesitan períodos más largos para establecer comparaciones estadísticamente mejor sustentadas.
 - iii. Su evaluación no siempre se basó en mediciones directas; la evapotranspiración por ejemplo, fue calculada utilizando la ecuación de Thornthwaite y Matter por carencia de una sofisticada instrumentación dentro y encima del dosel de la vegetación arbórea.
 3. Contrario a lo esperado, el mayor rendimiento hídrico (39 litros/seg/Km²) se registró en la microcuenca Palo Blanco parcialmente cubierta por ciprés. Sin embargo, este resultado amerita un mayor escrutinio por cuanto:
 - i. La superficie arbolada es relativamente pequeña para influir decisivamente el balance hídrico.
 - ii. El tiempo de registro del caudal (1 año) es muy corto.
 4. Las mayores tasas de transpiración se registraron en la cobertura de eucalipto tanto in situ (756 mm/año) como en la microcuenca (746 mm/año) y las más bajas en la de ciprés (in situ, 283 mm/año), (microcuenca, 214 mm/año). Un lugar intermedio ocupó el sitio bajo bosque nativo (626 mm/año), microcuenca (235 mm/año). Este resultado coincide con la apreciación general de que el eucalipto consume mucha más agua. En el balance hídrico, la microcuenca Upata cercana a la plantación de eucalipto, registró el menor rendimiento hídrico (19 litros/seg/Km²).
 5. Las tasas reales anuales de evaporación desde las copas húmedas del dosel de ciprés, eucalipto y bosque nativo, no pudieron calcularse. Sin embargo, los valores de interceptación (I) (20% BN, 28% E y 56% C) concuerdan con los arrojados por otros estudios (Ballesteros, 1983; Ballesteros et. al., 1987; Bruijnzeel 1990; Franken, 1992; Lima, 1976; Grimm & Fassbender, 1981).

Calder (1991), comprobó que las pérdidas por interceptación están determinadas en primer lugar por la capacidad de la copa; es razonable esperar por lo tanto, que tales pérdidas sean menores en la cobertura de eucalipto. De acuerdo con esta apreciación, el alto porcentaje (56% : 745 mm) de pérdida por interceptación arrojado por la cobertura de ciprés, no es insólito. Este valor es compensado por la tasa más baja de transpiración y el mayor rendimiento hídrico.

6. La infiltración del suelo, calculada utilizando lisímetros de tensión cero colocados a 20 y 40 cm por debajo de la superficie, arrojó valores despreciables para el balance hídrico en coberturas vegetales. Teniendo en cuenta la importancia de este parámetro para la regulación del flujo hídrico en las microcuenas, es necesario utilizar una mejor tecnología (p.ej. platos de cerámica).
7. La importancia de obtener registros confiables para un óptimo manejo del agua en las cuencas que surten de agua a Bogotá, no se discute. Por lo tanto esta investigación amerita continuarse por un período no inferior a cinco años.

Agradecimientos

La presente investigación se realizó gracias al aporte financiero del Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis" FEN, Colombia y la Fundación Mc. Arthur. Los autores desean expresar sus agradecimientos a estas instituciones.

Referencias

- Ballesteros M., De las Salas, G. & Cardozo, E. 1987. Introducción al balance hídrico de tres coberturas vegetales en Sabaneta. Fondo FEN Colombia.
- Ballesteros, M.M. 1983. Balance hídrico comparativo de una asociación de *Weinmannia* con los bosques de *Pinus* y *Eucalyptus* en la región del Neusa. Tesis de grado. Departamento de biología. Universidad Nacional. Bogotá.
- Bruijnzeel, L.A. 1990. Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of Knowledge review. Faculty of Earth Sciences. Free University. Amsterdam. The Netherlands. 222 p.
- Calder, I.R. 1991. Water use of Eucalyptus: a review. In: Calder, I.R. & Adlard, P.G. (eds): Growth and water use of forest plantations. Proceedings of an international symposium. Bangalore, India. Forest Department / Oxford Forestry Institute.
- Castillo, S. G. & López, R.M. 1983. Evaluación del efecto de la cobertura vegetal sobre los caudales de la cuenca hidrográfica del río San Cristóbal. Bogotá 132 páginas más anexos.

- DELSA LTDA.** 1986. Plan de aprovechamiento de las plantaciones de ciprés y eucalipto de la cuenca hidrográfica del río San Cristóbal. Bogotá 2 volúmenes.
- Franken, W. et al.** 1992. Estudo da interceptação da água de chuva em cobertura florestal amazônica do tipo terra firme. *Acta Amazônica* 12 (2): 327-331.
- Giraldo, L.G.** 1989. Meteorología: aplicación especial al microclima del bosque. Universidad Nacional de Colombia, seccional Medellín. Departamento de ciencias forestales. 291 p. más apéndices.
- . 1993. Efecto de las coberturas vegetales ciprés, pino y rastrojo sobre la humedad del suelo en dos microcuencas de Piedras Blancas, Antioquia. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. (8): 7-25.
- Grimm, H. & W. Fassbender.** 1981. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes de Venezuela III: Ciclo hidrológico y translocación de elementos químicos en el agua. *Turrialba* (2): 89-99 pp.
- Jordan, C.F.** 1978. Stem flow and nutrient transfer in a tropical rain forest. *Oikos* 31: 257-263.
- Kunkle, S.H.** 1978. Forestry support for agriculture through watershed management, windbreaks and other conservation measurements. In: 8 Th. World forestry congress. Jakarta.
- . 1978. Manejo de cuencas hidrográficas; problemas y oportunidades. En: Zadroga, F. & R. Morales (eds). Taller regional sobre manejo de cuencas hidrográficas y áreas silvestres. UNESCO /PNUD/ ROCKEFELLER b.F. / CATIE. Turrialba, Costa Rica. 78-98 pp.
- Lima, W.P.** 1976. Interceptação da chuva por povoamentos de eucaliptos de pinheiro. *IPEF*. 13 : 75-90
- . 1986. Principios de hidrologia florestal para o manejo de bacias hidrograficas. *ESALQ. Univ. De Sao Paulo. Piracicaba*. 241 p. (Original no consultado).
- Pereira H.C.** 1973. Land use and water resources in temperate and tropical climates. Cambridge University Press. 245 páginas.
- Van der Hammen T. & González E.** 1963 Historia del clima y la vegetación del Pleistoceno superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Boletín Geológico V. XI* (1-3)
- Venegas T.L.** 1958. Aspectos ecológicos del subpáramo en el río San Cristóbal. Tesis de grado. Universidad Distrital "Francisco José De Caldas". Bogotá, 76 páginas.
- Veneklaas, E.J. & Van E.K., R.** 1990. Rainfall interception in two tropical montane rain forest, Colombia. *Hydrological Processes* 4: 311-326. John Wiley.
- Villamizar, C.A.** 1967 Apuntes sobre la hoya hidrográfica del río San Cristóbal. Tesis de grado. Universidad Distrital "Francisco José De Caldas". Bogotá 90 páginas.
- Von Christein, H.** 1981. Consideraciones sobre el manejo de las cuencas hidrográficas con especial énfasis en el papel de la silvicultura. Asociación Colombiana de Reforestadores. 15 p (mimeografiado).
- Witch G.L.** 1981. The management of mountain catchments for forestry. *South African Journal of Forestry*. N° 77.

MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA DE LAS FORMACIONES CORALINAS DEL ARCHIPIÉLAGO DE SAN BERNARDO, CARIBE COLOMBIANO

por

Mateo López-Victoria & Juan M. Díaz*

Resumen

López-Victoria, M. & Díaz Juan M.: Morfología y estructura de las formaciones coralinas del Archipiélago de San Bernardo, Caribe colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 219-230, 2000. ISSN 0370-3908.

El archipiélago de San Bernardo es un extenso complejo arrecifal de origen coralino localizado frente a las costas del Caribe colombiano. Con el objeto de determinar la distribución, rasgos morfológicos, estructura y esquemas de zonación de los ambientes bentónicos de esa área, mediante fotografías aéreas y observaciones de campo, se produjeron mapas temáticos y se obtuvieron datos acerca de la estructura de las comunidades de organismos sésiles del fondo. El complejo abarca un área de más de 250Km², de los cuales más del 60% corresponde a fondos con cobertura coralina alta (> 60% del sustrato), que se extiende hasta casi 30m de profundidad. Se reconocieron tres unidades geomorfológicas y siete tipos principales de hábitats o de unidades ecológicas.

Palabras clave: Áreas coralinas, unidades ecológicas, sistema de información geográfico.

Abstract

The Archipelago of San Bernardo is an extensive reef complex of coralline origin located off the Caribbean coast of Colombia. In order to determine the distribution, morphological features, structure, and zonation patterns of the bottom environments of this area, employing aerial photography and observations in the field, thematic maps were produced and a series of data upon the structure of the sessile benthic biota was gathered. The complex comprises an area of more than 250km², of which more than 60% corresponds to bottoms with notable coral cover (> 60% of the bottom) extending to depths of nearly 30m. Three geomorphological units and seven main types of habitats or ecological units were recognized.

Key words: Coraline areas, ecological units, geographic information system.

* Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, A.A. 1016, Santa Marta, Colombia. E-mail: mateo@invemar.org.co & jmdiaz@invemar.org.co

Introducción

Desde el Terciario Superior el desarrollo de arrecifes coralinos fue considerable en muchas áreas a lo largo de la costa continental del Caribe colombiano. No obstante, las formaciones recientes (Holocénicas) se desarrollan hacia el borde de algunas porciones de costa o conforman bajos y archipiélagos a cierta distancia de la costa sobre la plataforma continental (ver **Prahl & Erhardt, 1985; Wells, 1988**). El área de mayor desarrollo y extensión arrecifal corresponde a una franja en la parte central de la plataforma continental que se extiende por unos 165 km en sentido SW-NE, aproximadamente entre los paralelos 9° 25' y 10° 30' N. Incluidos en este sector se encuentran algunos arrecifes franjeantes, varios bancos coralinos relativamente profundos y formaciones de morfología y estructura diversa alrededor de las islas del Rosario, San Bernardo, Fuerte y Tortuguilla (Figura 1). En la mayoría de los casos se trata de estructuras arrecifales asentadas sobre altorelieves originados por deformación de los estratos sedimentarios de la plataforma, las cuales han quedado parcialmente emergidas a causa de la orogenia y el glacioeustatismo durante el Holoceno (**Vernette, 1989**).

Si bien se han realizado diversos estudios que describen la composición, zonación y distribución de las formaciones coralinas de este sector del Caribe colombiano, particularmente de las Islas del Rosario (**Pfaff, 1969; Werding & Sánchez, 1979; Martínez & Vernette, 1981; Ramírez et al., 1985; Sánchez, 1995**), Islas de San Bernardo (**Erhardt & Meinel, 1975; Prahl & Erhardt, 1985; Laverde et al., 1987; Patiño & Flórez, 1993; Ramírez et al., 1994**) e Isla Fuerte y bajos aledaños (**Díaz et al., 1996a**), sólo unos cuantos de ellos incluyen mapas temáticos y análisis que resalten los rasgos básicos de las formaciones coralinas (ver **Alvarado, 1992**). Es precisamente la información sobre las características de la base natural, acompañada de mapas temáticos, una de las bases fundamentales para diseñar y poner en marcha programas de manejo integrado de las zonas costeras (ver **Olsen, 1997**).

La interpretación de fotografías aéreas y otros productos de sensores remotos permite discriminar diversos tipos de fondos marinos someros en áreas caracterizadas por aguas relativamente transparentes como en las que usualmente se desarrollan las formaciones coralinas (**Hopley, 1978; Bour & Pichon, 1996**). De hecho, no son pocos los estudios geomorfológicos, ecológicos y de zonificación de áreas coralinas que incluyen información obtenida mediante sensores remotos (p.ej. **Rützler & Macintyre, 1982; van Duyl, 1985; Weiss & Multer, 1988; Mumby et al., 1998**). También en Colombia se han

realizado desde años recientes algunos estudios de ese tipo, la mayoría como parte de un programa de evaluación y caracterización de áreas coralinas adelantado por el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR (ver **Sánchez, 1995; Díaz et al., 1995, 1996a,b,c; Geister & Díaz, 1997; Pinzón et al., 1998**).

El objetivo del presente trabajo es, en un contexto ecológico-geográfico regional, interpretar los rasgos geomorfológicos y caracterizar la zonación y estructuras ecológicas de las formaciones coralinas de una de las áreas arrecifales más extensas del Caribe colombiano.

Área de estudio

El Archipiélago de San Bernardo está localizado en la región central de la plataforma continental del Caribe colombiano, frente a las costas del departamento de Sucre, entre las coordenadas 9° 39' y 9° 52' N y 75° 41' y 75° 57' W (Figura 2). Compuesto por nueve islas (Boquerón, Cabruna, Ceycén, Mangle, Maravilla, Múcura, Palma, Panda y Tintipán) y un islote artificial (Santacruz del Islote), que en suma ocupan una superficie de 450 hectáreas, está habitado por cerca de un millar de personas que derivan su sustento de la pesca artesanal y, en menor medida, del turismo. Desde diciembre de 1996 la mayor parte de las áreas coralinas y las islas Maravilla y Mangle hacen parte del Sistema de Parques Nacionales como un anexo del Parque Nacional Natural Corales del Rosario, para entonces preexistente.

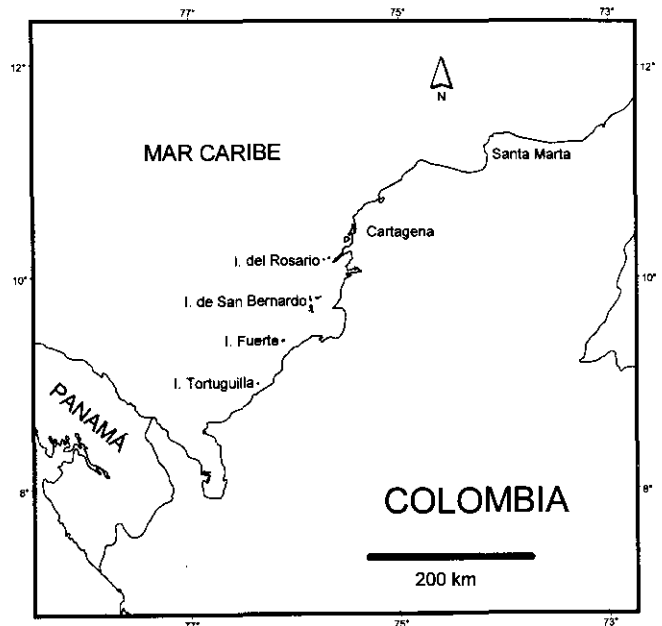


Figura 1. Mapa del Caribe colombiano indicando la localización del archipiélago de San Bernardo.

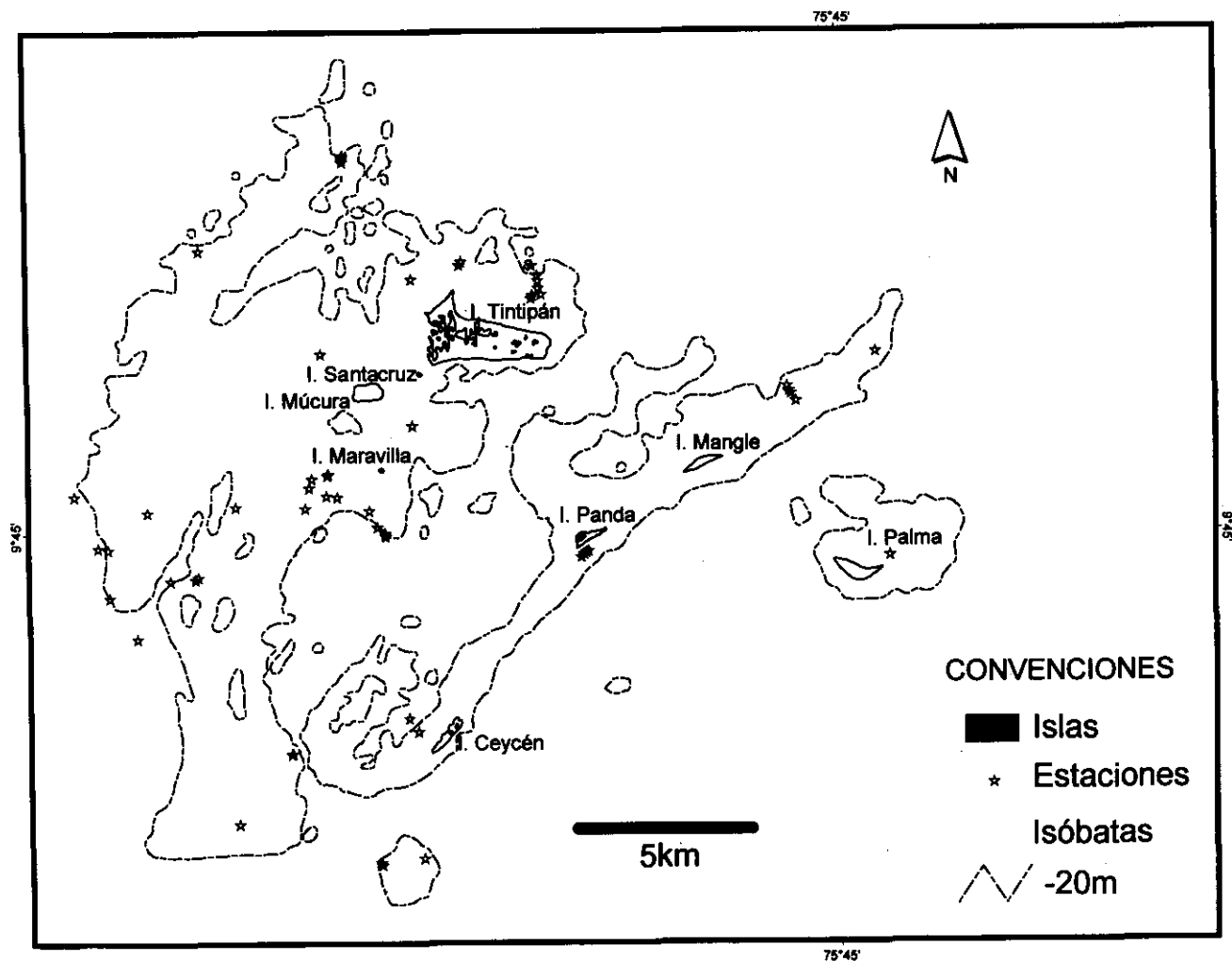


Figura 2. Mapa detallado del archipiélago de San Bernardo con los rasgos batimétricos principales y la ubicación de las estaciones de registro.

Geológicamente, el archipiélago hace parte de una serie de altorrelieves de la plataforma continental, que en conjunto presentan una orientación de 30° con respecto al N, siguiendo la misma tendencia de la mayoría de las serranías y demás estructuras geológicas costeras, y que se distribuyen irregularmente entre los paralelos $9^\circ 01' N$ (Isla Tortuguilla) y $10^\circ 30' N$ (Bajo Salmedina) (ver **Vernette**, 1985). Sobre la cima de algunos de estos altorrelieves, originados desde el Terciario Superior por deformación de los estratos sedimentarios de la plataforma, debido al diapirismo de arcillas (= volcanismo de lodo), se depositaron restos calcáreos biogénicos (conchas y esqueletos de diversos organismos) que sirvieron de sustrato inicial para el asentamiento de corales y otra fauna hermatípica, principalmente durante el Holoceno (**Vernette**, 1985, 1989).

El clima está fundamentalmente determinado por el régimen estacional de los vientos alisios del NE, con una temperatura promedio anual de $27^\circ C$ poco variable a lo largo del año y una precipitación total anual alrededor de 1000 mm distribuida irregularmente en dos estaciones hídricas (una época seca y de vientos de diciembre a abril y una época de lluvias y predominancia de calmas de mayo a noviembre) (**Patiño & Flórez**, 1993). La temperatura superficial del agua oscila muy poco alrededor de $29^\circ C$ y la corriente predominante se da en sentido SW-NE, y se conoce como la contracorriente de Panamá (**Pujos et al.**, 1986). El oleaje dominante proviene del NE, pero en la segunda mitad del año son frecuentes las marejadas del S y SW. Las mareas, al igual que en el resto del Caribe colombiano son semidiurnas, con una amplitud inferior a 0.5m (**Javelaud**, 1986). Aunque por su localización el

archipiélago está bañado por aguas relativamente claras y de salinidad poco variable (alrededor de 35), recibe ocasionalmente la influencia de aguas provenientes de la desembocadura del río Sinú, localizada unos 30km al S del extremo sur del archipiélago.

Materiales y métodos

Inicialmente se hizo una recopilación y un análisis de la información secundaria disponible sobre el área, incluyendo series de fotografías aéreas pancromáticas a escala aproximada 1:50.000, tomadas en 1954, 1957 y 1987 por el Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", la carta náutica a escala 1:80.000 (U.S. DMA #24511, 1995), así como documentos publicados e inéditos y testimonios verbales de buzos e investigadores conocedores de la región. Como complemento se efectuó un sobrevuelo de reconocimiento en noviembre de 1997 para tomar fotografías oblicuas e imágenes de video. Dicha información se empleó para elaborar los mapas preliminares que se utilizaron para pre-determinar los lugares de registro y toma de muestras y los puntos de control. Un total de 60 estaciones y 171 puntos de control fueron visitados en enero, abril y septiembre de 1998 (Figura 2).

Los puntos de control consistieron en reconocimientos rápidos tendientes a determinar la posición geográfica (GPS, margen de error aprox. 40m) y la profundidad (mediante una ecosonda manual), haciendo anotaciones sobre las características del fondo (cobertura relativa estimada de sustratos y elementos de la biota sésil dominante). En algunos casos se registraron las especies de coral dominantes y el porcentaje aproximado de cobertura de coral vivo. En las estaciones propiamente dichas, además de lo anterior, se hicieron estimaciones de la intensidad del oleaje o turbulencia, intensidad y dirección de la corriente (en ambos casos mediante apreciación subjetiva: en una escala arbitraria: 1=intensidad mínima, 5=intensidad máxima). La estructura de la comunidad del fondo fue evaluada dentro de una parcela imaginaria con características homogéneas y un área de unos 400 m², estimando visualmente los valores de cobertura relativa de las variables consideradas siguiendo la siguiente secuencia: Sustrato duro (D) vs. blando (B) (considerando el porcentaje de cobertura de corales vivos, corales muertos y material duro parental como sustrato duro, y fondos de arena y arena-cascajo como sustrato blando), coral vivo (CVI) (con respecto al sustrato duro, teniendo en cuenta el porcentaje de cobertura de las principales especies de corales pétreos), coral muerto (CMU) (con respecto al sustrato duro, teniendo en cuenta el porcentaje del fondo cubierto por

coral muerto), especies de coral (porcentaje de cobertura de cada una de las principales especies de coral presentes) y por último otros organismos sésiles sobre coral muerto y material duro parental. Las observaciones se hicieron empleando equipo autónomo de buceo (SCUBA) en las estaciones en las que en el fondo se encontraba a profundidades superiores a 5 m.

La información espacial fue digitalizada en un sistema de información geográfica (SIG-ILWIS 2.1) con una resolución de escala de 1: 50.000. Los mapas de unidades geomorfológicas y ecológicas se digitalizaron con base en la carta náutica y las fotografías aéreas pancromáticas, complementando la información con detalles observables en las fotografías oblicuas y/o las imágenes de video. Los esquemas de zonación y las unidades ecológicas fueron definidas con base en el modelo de "wave zones" de Geister (1975, 1983) de acuerdo con la composición coralina y el relieve del fondo, adaptando los protocolos comúnmente empleados en estudios de ecología del paisaje (ver Andrade & González, 1995). El nombre con que se designaron las distintas unidades ecológicas se basó en la(s) especie(s) dominante(s) de coral, esto es, aquellas que en suma constituían al menos el 50% de la cobertura total de coral vivo en cada estación. En aquellos casos en los que la cobertura de coral vivo no superó el 10% del total del fondo, las unidades fueron definidas con base en otros atributos bióticos o físicos del fondo. La distribución de las unidades por debajo de los 10-13 m de profundidad (límite aproximado de resolución de las fotografías aéreas) fue inferida de observaciones puntuales y extrapoladas a toda el área de estudio de acuerdo con los rasgos topográficos y batimétricos. Así, los límites entre las unidades corresponden a franjas con rangos batimétricos definidos.

Resultados

El área total ocupada por el archipiélago de San Bernardo, incluyendo los bajos coralinos aledaños es de unos 250 km² (sin incluir las islas Cabrera y Boquerón). Las islas y fondos más someros representan las porciones más elevadas de una serie de altorelieves ondulados de la plataforma continental. Aunque el rango máximo de profundidad no alcanza a ser superior a 40 m, el relieve general de los fondos en el área es heterogéneo y variado, con gradientes verticales pronunciados debido principalmente a la topografía kárstica y en menor grado a la acreción arrecifal (Figura 3). El área ocupada por las islas es de 4,5 km², equivalentes al 1,8% de la superficie total del complejo.

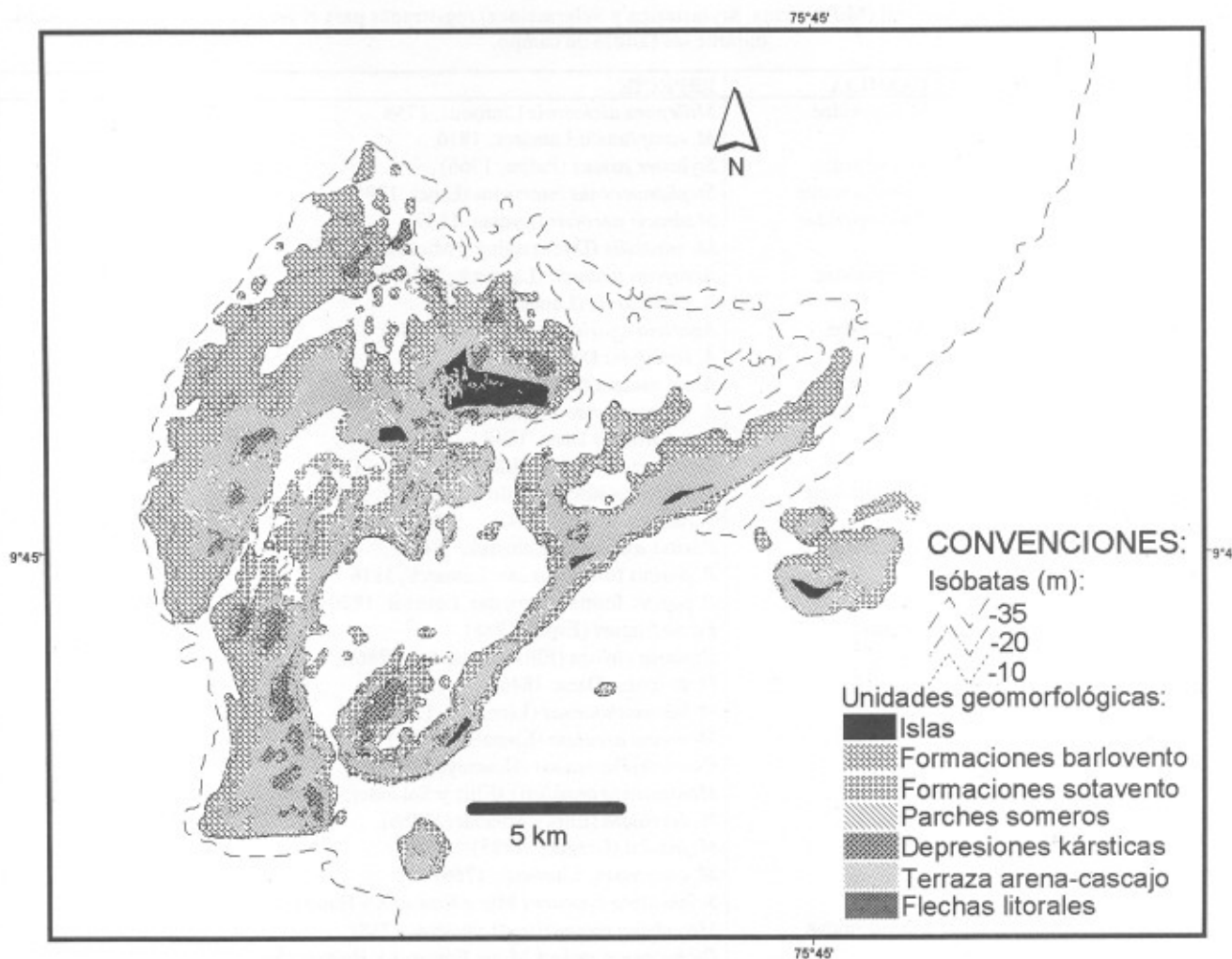


Figura 3. Mapa de las unidades geomorfológicas definidas para el archipiélago de San Bernardo.

Aunque las formaciones coralinas recientes se distribuyen irregularmente por toda el área del complejo (Figura 3), las que alcanzan un mayor desarrollo arrecifal se localizan preferencialmente sobre los planos someros y vertientes del sector de barlovento (Formaciones barlovento; partes W, NW y N), desde unos pocos metros por debajo de la superficie hasta cerca de los 30 m de profundidad. En las porciones más elevadas de los bajos Minalta y Tio Solda se insinúa incluso un sistema de espolones y canales (spur and groove system) orientado en sentido NE-SW, conforme con la dirección del oleaje predominante. Por otro lado en forma dispersa y sin alcanzar a conformar un verdadero andamiaje arrecifal, en la parte central y a sotavento del complejo bordeando los flancos S y E, se observaron formaciones coralinas conspicuas que por lo general se extienden hasta profundidades de

25 m (Formaciones sotavento). Finalmente, sobre los planos superiores que rodean las islas se desarrollan discretamente parches o montículos coralinos aislados de forma irregular y tamaño variable, que generalmente están constituidos y dominados por especies del género *Porites* (Parches someros).

Las unidades geomorfológicas restantes son el sistema de depresiones kársticas diseminado por todo el complejo, la plataforma somera (5m de profundidad) del sistema de bajos, las islas y las flechas litorales. Las depresiones kársticas presentan formas ovaladas de diversos diámetros, con diferencias de profundidad entre el borde (superior) y el fondo (en su parte central) de más de 15 m. Este paisaje kárstico es muy conspicuo desde el aire a cierta altura (Figura 4) y se presenta incluso en el interior

Tabla 1. Lista de las especies de coral (Milleporina, Stylasterina y Scleractinea) registradas para el archipiélago de San Bernardo durante las salidas de campo.

CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE		
HIDROZOA	Milleporina	Milleporidae	<i>Millepora alcicornis</i> Linnaeus, 1758 <i>M. complanata</i> Lamarck, 1816		
	ANTHOZOA	Stylasterina	Stylasteridae	<i>Stylaster roseus</i> (Pallas, 1766)	
Scleractinia		Astrocoeniidae	<i>Stephanocoenia intersepta</i> (Esper, 1795)		
		Pocilloporidae	<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859) <i>M. mirabilis</i> (Duchassaing y Michelotti, 1861)		
		Acroporidae	<i>Acropora palmata</i> (Lamarck, 1816) <i>A. cervicornis</i> (Lamarck, 1816)		
			Agariciidae	<i>Agaricia agaricites</i> (Linnaeus, 1758) <i>A. tenuifolia</i> Dana, 1848 <i>A. c.f. undata</i> (Ellis y Solander, 1786) <i>A. c.f. grahamae</i> Wells, 1973 <i>A. c.f. fragilis</i> Dana, 1848	
		Siderastreidae		<i>Leptoseris cucullata</i> (Ellis y Solander, 1786) <i>Siderastrea siderea</i> (Ellis y Solander, 1786) <i>S. radians</i> (Pallas, 1766)	
				Poritidae	<i>Porites astreoides</i> Lamarck, 1816 <i>P. porites</i> forma <i>furcata</i> Lamarck, 1816 <i>P. porites</i> forma <i>divaricata</i> Lesueur, 1820
		Faviidae			<i>Favia fragum</i> (Esper, 1788) <i>Diploria clivosa</i> (Ellis y Solander, 1786) <i>D. strigosa</i> (Dana, 1846) <i>D. labyrinthiformis</i> (Linnaeus, 1758) <i>Manicina areolata</i> (Linnaeus, 1758) <i>Colpophyllia natans</i> (Houttuyn, 1772) <i>Montastraea annularis</i> (Ellis y Solander, 1786) <i>M. faveolata</i> (Ellis y Solander, 1786) <i>M. franksi</i> (Gregory, 1895) <i>M. cavernosa</i> (Linnaeus, 1766) <i>Solenastrea bourmoni</i> Milne Edwards y Haime, 1849
			Meandrinidae		<i>Meandrina meandrites</i> (Linnaeus, 1758) <i>Dichocoenia stokesi</i> Milne Edwards y Haime, 1848
				Mussidae	<i>Scolymia c.f. cubensis</i> (Milne Edwards y Haime, 1849) <i>S. c.f. lacera</i> (Pallas, 1766) <i>Mussa angulosa</i> (Pallas, 1766) <i>Isophyllia sinuosa</i> (Ellis y Solander, 1786) <i>Isophyllastrea rigida</i> (Dana, 1848) <i>Mycetophyllia lamarckiana</i> Milne Edwards y Haime, 1848 <i>M. c.f. danaana</i> Milne Edwards y Haime, 1849 <i>M. c.f. ferox</i> Wells, 1973 <i>M. c.f. aliciae</i> Wells, 1973
			Caryophylliidae		<i>Eusmilia fastigiata</i> (Pallas, 1766)
					Dendrophyllidae

de las islas Tintipán, Ceycén y Panda, donde forma lagunas de agua salada o salobre, generalmente bordeadas por vegetación de manglar (*Rhizophora mangle*). La mayor parte de la plataforma somera está dominada por planos de arena parcialmente cubiertos por fanerógamas marinas, particularmente alrededor de las islas, con algún de-

sarrollo coralino en forma de colonias masivas dispersas. Las islas, cuya altura sobre el nivel medio del mar varía entre 80 cm y 2 m aproximadamente (Múcura y Tintipán que son las de mayor elevación), representan las porciones emergidas de estructuras coralinas subfósiles y acumulaciones de escombros calcáreos. Por último, las fle-

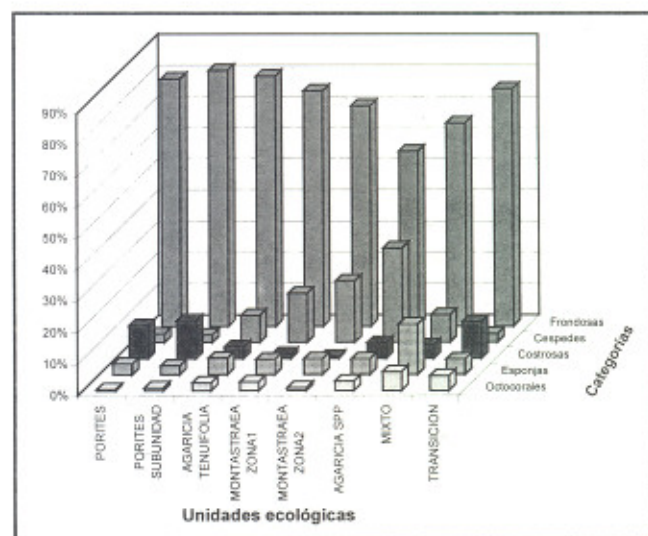
Tabla 2. Valores de las distintas variables empleadas para caracterizar las unidades ecológicas de los fondos coralinos del archipiélago de San Bernardo

Unidad ecológica	N	Relación sustrato duro/blando	% coral vivo promedio	Rango Batimétrico (m)	Pendiente aprox. (x°)	Relieve	Nº de especies de coral	Grado de Exposición al oleaje	Área aprox. km ²	% de cobertura
<i>Porites porites</i>	19	96/4	51.6	0-7	0-30	ondulado	16	4	19	7,7
-Subunidad										
<i>P. astreoides</i>	4	100/0	30.0	3-15	0-30	plano	11	4	-	-
-Subunidad										
<i>M. alvicornis</i>	1	100/0	30.0	2.5	0-30	plano	3	4+	-	-
<i>Agaricia tenuifolia</i>	4	85/15	30.0	9-13	30-60	ondulado	20	3	23	9,5
<i>Montastraea spp.</i>	12	76/24	60.1	-	-	-	24	2	79	31,6
-Zona1				4.5-12	0-30	plano	-	2+	-	-
-Zona2				12-21	30-60	ondulado	-	2-	-	-
<i>Agaricia spp.</i>	1	90/10	30.0	10-24	60-90	escarpado	13	1	0.02	0,01
Mixto	8	68/32	41.7	3-25	30-60	plano	25	1-3	37	14,9
Transición	8	87/13	44.4	5-12	0-60	ondulado	20	2-3	-	-
Fanerógamas-arena	-	<5/95	<10	0-10	<30	plano	-	1	76	30,6

**Figura 4.** Fotografía aérea oblicua mostrando las depresiones kársticas alrededor de Santacruz del Islote, sector central del archipiélago de San Bernardo.

chas litorales de las islas Tintipán, Múcura, Mangle y Palma están compuestas principalmente por arena y exhiben la misma forma desde 1954, según se deduce de las fotografías del Instituto Geográfico.

Se registró la presencia de 43 especies de corales pétreos, tres de ellas hidrocorales (Milleporina y Stylasterina) y 40 escleractínios, pertenecientes a 11 familias (Tabla 1). Las especies más frecuentes fueron *Porites astreoides* (en 43 de las 60 estaciones), creciendo por lo general en forma de costras sobre esqueletos viejos y escombros de otras especies, *P. porites* forma *furcata* (43 estaciones), formando frecuentemente extensos parches monoespecíficos en zonas someras, *Colpophyllia natans* (34 estaciones),

**Figura 5.** Cobertura relativa de algas, esponjas y octocorales sobre coral muerto y material parental en el archipiélago de San Bernardo.

Siderastrea siderea (33 estaciones) y *Montastraea annularis* (31 estaciones). Esta última especie, junto con *Montastraea faveolata* y *M. franksi* conforma una de las asociaciones más típicas en la mayoría de formaciones coralinas entre 4 y 21 m de profundidad. Aunque la cobertura viva relativa de *Acropora cervicornis* sólo fue considerable en una estación, fragmentos y escombros de esta especie se observaron en muchas localidades.

De acuerdo con la dominancia en cobertura de las especies coralinas y otros elementos de la biota sésil, se

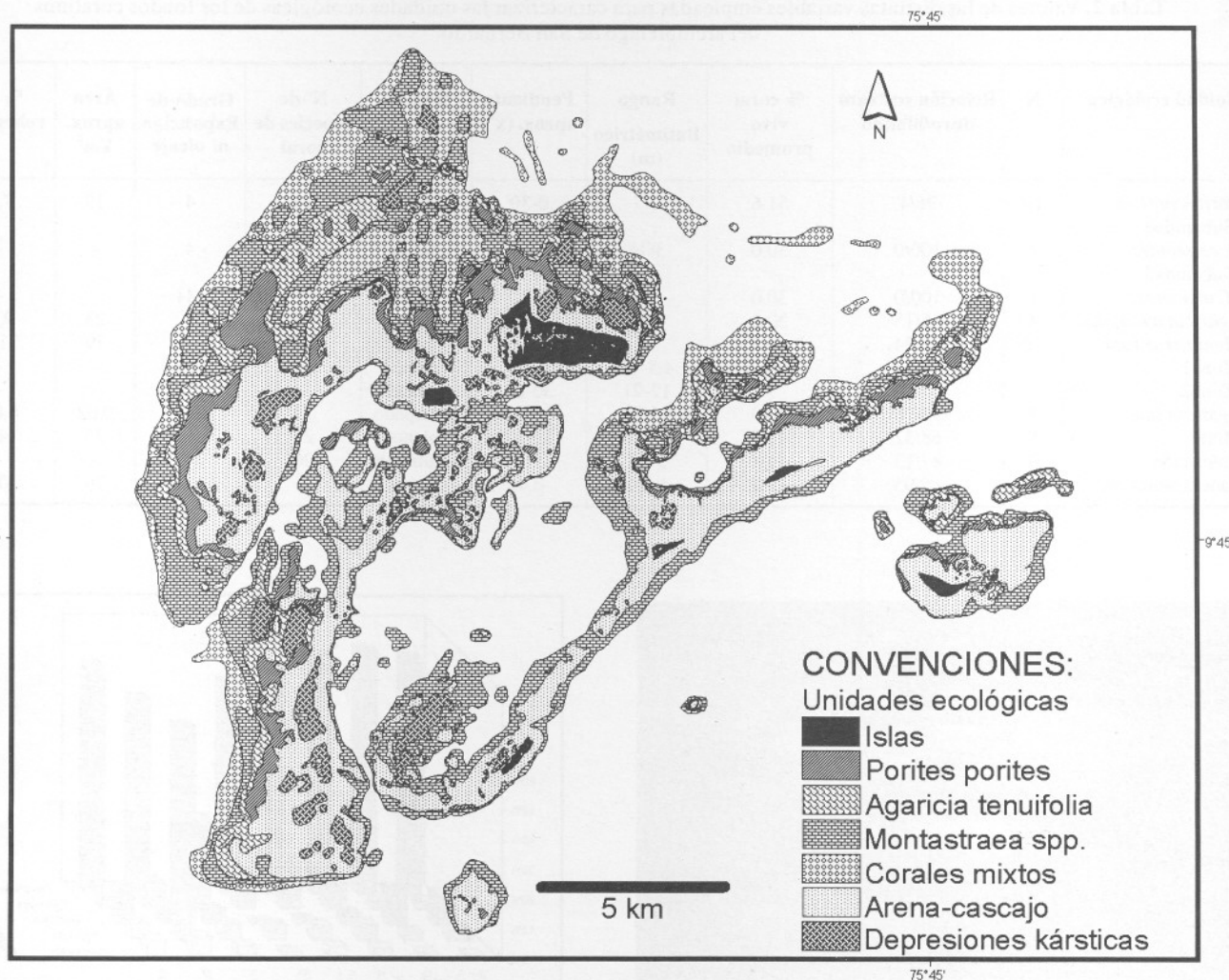


Figura 6. Mapa de las unidades ecológicas definidas para el archipiélago de San Bernardo.

discriminaron siete unidades ecológicas o tipos de hábitats bentónicos principales, cuyos rasgos más característicos se presentan en la Tabla 2 y en la Figura 5. La distribución general de esas unidades en el complejo se muestra en el mapa de unidades ecológicas (Figura 6) mientras que su zonación vertical, con base en el modelo de zonación propuesto, se presenta en la Figura 7.

El promedio de cobertura relativa de coral vivo determinado para toda el área con base en las estaciones de registro fue de 46.2%. Dado que las estaciones fueron escogidas de manera selectiva, omitiéndose algunas localidades muy deterioradas cuya cobertura coralina viva era insignificante, esta estimación tiende a sobrevalorar el estado actual de la comunidad coralina, y por lo tanto debe tomarse con reservas.

Discusión

El área ocupada por los arrecifes, bajos coralinos, islas y planicies sedimentarias del complejo de San Bernardo es de unos 250 km², sin incluir las zonas aledañas a las islas Cabrera y Boquerón, localizadas a escasa distancia de la costa continental. De esta extensión, aproximadamente el 60% corresponde a formaciones arrecifales con alguna cobertura coralina viva y el 30% a fondos arenosos con cobertura de fanerógamas marinas, siendo el 10% restante ocupado por las islas y depresiones kársticas. Ramírez *et al.* (1994) aseveraron que las áreas ocupadas por comunidades de fanerógamas constituían la unidad más extensa en el área del archipiélago, seguramente porque en sus estudios no se consideró el total de las áreas coralinas. Los resultados del presente estudio revelan, por

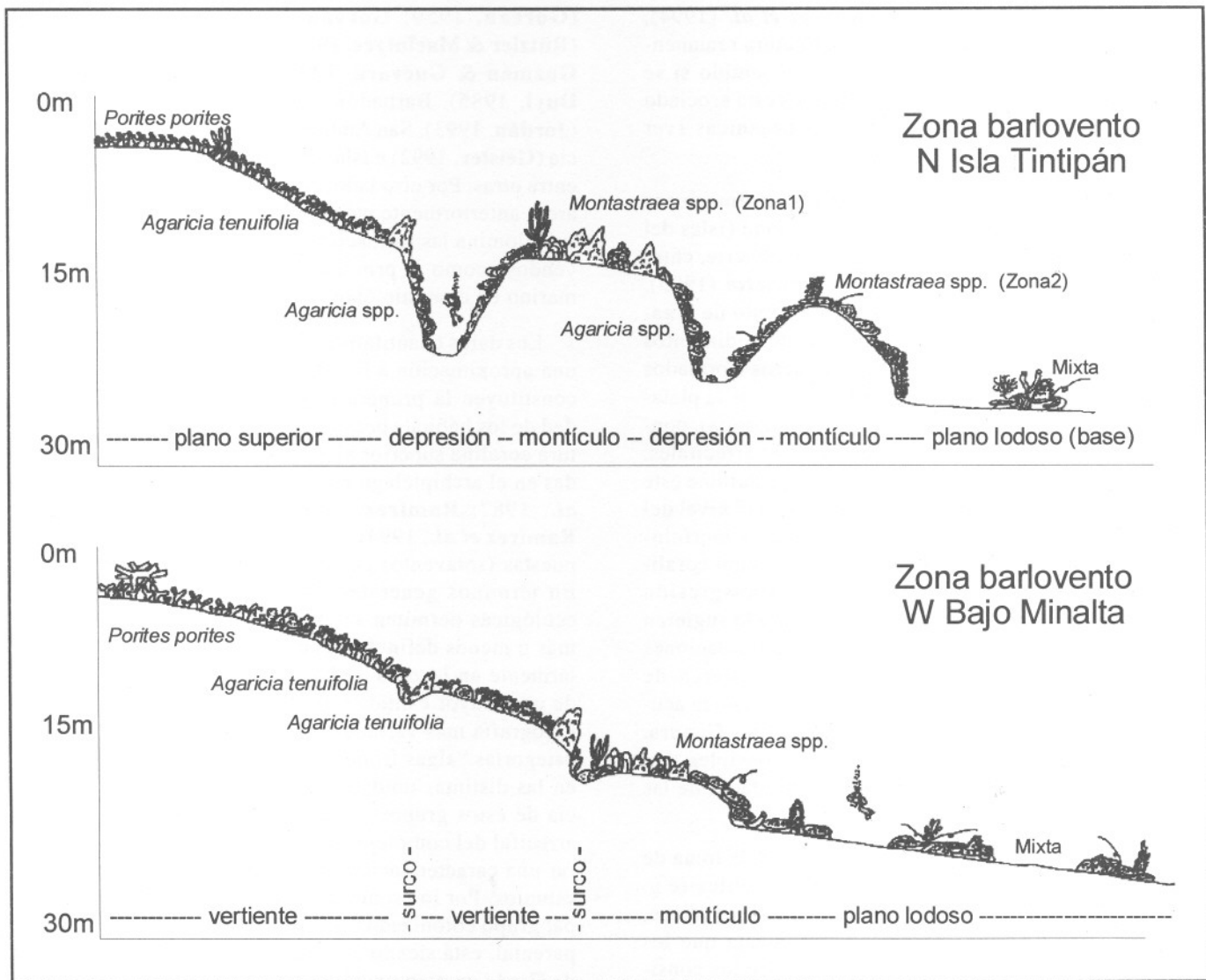


Figura 7. Esquema idealizado de la distribución batimétrica de las unidades ecológicas y geomorfológicas en las zonas expuestas (barlovento) y protegidas (sotavento) del archipiélago de San Bernardo.

el contrario, que son los fondos cubiertos primordialmente por corales los que mayor extensión ocupan.

Uno de los rasgos geomorfológicos más característicos en el complejo arrecifal de San Bernardo es la topografía kárstica, resultado del colapsamiento parcial de los techos de un antiguo sistema de galerías subterráneas ocurrido en una época de un nivel del mar inferior al actual, probablemente durante la última glaciación (Würm o Wisconsin; + o - 110.000 años A.P.), tal y como ha sido señalado para otras regiones (ver Hamblin, 1992; White *et al.*, 1995).

En conformidad con los criterios de Geister (1983), el archipiélago de San Bernardo corresponde a un banco coralino parcialmente emergido, compuesto por un complejo de arrecifes franjeantes, arrecifes de parche, tapetes coralinos (coral carpets, Korallenrassen) y corales dispersos (coral community, Korallengemeinschaft) sobre fondos sedimentarios. En forma similar, Laverde *et al.* (1987) se refirieron al archipiélago como un complejo de arrecifes de franja o borde y parches poliespecíficos. Prahl & Erhardt (1985), Ramírez (1990) y Ramírez & Viña (1992) interpretaron el origen de este complejo arrecifal como el remanente de una antigua barrera de coral ante-

puesta a la costa. Por otro lado **Ramírez et al.** (1994), sugirieron que podría tratarse de una estructura remanente de un antiguo atolón, lo cual carece de sentido si se atiende a que el origen de tales formaciones está asociado con la subsidencia de islas volcánicas oceánicas (ver **Darwin**, 1842; **Schumacher**, 1976).

El origen más probable de ésta y de otras formaciones coralinas en esta región del Caribe colombiano (Islas del Rosario, Bajo Bushnell, Bajo Tortugas, Isla Fuerte, entre otras) fue sugerido originalmente por **Vernette** (1985). Según ese autor, la colonización y asentamiento de organismos hermatípicos y la acumulación de sedimentos biogénicos sobre los altorelieves más someros (formados por deformación de los estratos sedimentarios de la plataforma continental a causa de la actividad diapírica), condujeron a la consolidación de las estructuras arrecifales. Evidencias fósiles y observaciones recogidas durante este estudio, sugieren que debido a los cambios en el nivel del mar, sumados a procesos tectónicos, el origen y morfología actual de las islas son el resultado de acreción coralina reciente ocurrida durante la última transgresión Holocénica (+ o - 3500 años A.P.), tal y como lo sugieren **Burel & Vernette** (1982) para el caso de las formaciones coralinas fósiles en el área de Isla Barú (cerca de Cartagena) y **Pérez-Preciado** (1988) para el caso de acumulaciones de moluscos marinos fósiles en la Guajira. Conclusiones sobre este aspecto sólo son posibles una vez se determinen con mayor precisión las edades de las formaciones fósiles.

A pesar de las limitaciones de tiempo para la toma de un mayor número de datos potencialmente útiles (e.g. velocidad de la corriente, descarga energética por oleaje, incidencia lumínica, etc.) y teniendo en cuenta que los protocolos utilizados son una modificación de los considerados para definir unidades de paisaje terrestres, la identificación y definición de las unidades ecológicas parece ser acertada, pues en su mayoría coinciden con las descritas por otros autores para otras formaciones del Caribe. De esta manera, las unidades *Porites porites*, *Agaricia tenuifolia*, *Montastraea* spp., *Agaricia* spp. y Mixta, son homólogas con formaciones coralinas de Jamaica

(**Goreau**, 1959; **Goreau & Goreau**, 1973), Belize (**Rützler & Macintyre**, 1982), Panamá (**Greb et al.**, 1996; **Guzmán & Guevara**, 1998), Curaçao y Bonaire (**van Duyl**, 1985), Barbados (**Stearn et al.**, 1977), México (**Jordán**, 1993), San Andrés (**Díaz et al.**, 1995), Providencia (**Geister**, 1992) e Islas del Rosario (**Schönwald**, 1998), entre otras. Por otro lado, al igual que en la mayoría de las áreas anteriormente mencionadas, la unidad *Montastraea* spp. domina las formaciones coralinas actuales, constituyéndose como el principal componente del paisaje submarino en el archipiélago de San Bernardo.

Los datos cuantitativos de las unidades ecológicas son una aproximación a los distintos valores de cobertura, y constituyen la primera información que cubre la totalidad de los hábitats bentónicos de esta área con una cobertura coralina superior al 10%. Las observaciones realizadas en el archipiélago en estudios anteriores (**Laverde et al.**, 1987; **Ramírez**, 1990; **Ramírez & Viña**, 1992; **Ramírez et al.**, 1994) se concentraron en zonas poco expuestas (sotavento) por encima de 10m de profundidad. En términos generales, los límites entre las unidades ecológicas permiten ser trazados a lo largo de isóbatas más o menos definidas, con algunas variaciones particularmente en la zona de barlovento debida a la presencia de una mayor cantidad de unidades ecológicas y de una topografía más variada. La acentuada abundancia de las categorías "algas frondosas", "octocorales" y "esponjas" en las distintas unidades ecológicas reitera la importancia de estos grupos en la composición de la comunidad arrecifal del complejo, así como la necesidad de considerar una caracterización más detallada de ellos en futuros estudios. Por lo pronto, el caso de las algas como principal grupo colonizador del coral muerto y el material duro parental, está siendo estudiado (**J. C. Márquez**, Trabajo de Grado en preparación).

El número de especies de corales escleractinios (40 especies) e hidrocorales (3 especies) encontrados en el área equivale a cerca del 70% del total de especies de corales pétreos someros conocidas hasta ahora del Caribe colombiano (cerca de 60). Ese número es similar a los registrados en otras áreas como Islas del Rosario (47 espe-

Tabla 3. Valores para los distintos rangos en que fueron ubicadas las 60 estaciones muestreadas

Rangos	N° de estaciones	% promedio de coral vivo	% de estaciones por rango
buen estado	17	71,8	28,3
regular estado	29	41,6	48,3
mal estado	14	24,7	23,3

cies), San Andrés (41 especies) y la región de Santa Marta (40 especies) [datos modificados a partir de **Prahl & Erhardt** (1985)]. Sin embargo, las especies más abundantes y que por ende pueden considerarse como las mayormente responsables de la construcción del andamiaje arrecifal son apenas unas cuantas (primordialmente *Acropora palmata* y *Montastraea* spp.). Estas mismas especies son también las de mayor importancia en la acreción arrecifal en otras regiones del Caribe (cf. **Goreau**, 1959; **Geister**, 1983; **Jordán**, 1993). Es de destacar, sin embargo, la muy escasa cobertura viva actual de las especies del género *Acropora*. Escombros de *A. cervicornis* cubiertos por macroalgas se observaron por doquier en la zona de barlovento del complejo, especialmente al norte de la isla Tintipán, entre los 4 y 10 m de profundidad, lo que sugiere uno o varios eventos de mortandad de acropóridos en las últimas décadas. La enfermedad epidémica de la banda blanca y eventos recurrentes de blanqueamiento coralino han sido los principales causantes de la generalizada mortandad de acropóridos en el Mar Caribe desde comienzos de la década de los 80 (cf. **Williams & Bunkley-Williams**, 1990). La presencia de una relativamente amplia zona con escombros de *A. palmata* en la parte N y W del complejo, sugiere la existencia, en tiempos pasados, de estructuras arrecifales considerables constituidas por esta especie, las cuales se disponían como una cinta que bordeaba la parte somera de los bajos, perpendicularmente a la dirección del oleaje predominante. No obstante, y pese a que **Prahl & Erhardt** (1985) mencionaron la presencia de una barrera constituida por *A. palmata* al N de la isla Tintipán, nuestras observaciones sugieren que, si bien el desarrollo de *A. palmata* en el complejo alcanzó a ser significativo, distó mucho de conformar una barrera con rompiente.

Aunque las formaciones coralinas del archipiélago de San Bernardo exhiben un desarrollo estructural poco avanzado, los resultados arrojados por este estudio las ubican como las de mayor extensión sobre la plataforma continental colombiana, superadas únicamente por algunos de los complejos oceánicos del archipiélago de San Andrés y Providencia (comparación basada en datos no publicados).

Agradecimientos

Los autores expresan sus agradecimientos a los colegas que colaboraron durante las salidas de campo (Gloria H. Ospina, Lina M. Barrios, Sven Zea, Jaime Garzón-Ferreira, Fernando Parra y María H. Cendales), así como al personal del INVEMAR por su apoyo logístico y a COLCIENCIAS por la financiación del Trabajo de Grado a partir del cual este artículo fue escrito. De igual forma

expresan su gratitud hacia los habitantes del archipiélago de San Bernardo de quienes recibieron valiosa ayuda y colaboración.

Bibliografía

- Alvarado, E. M.** (Ed). 1992. Sistemas arrecifales en Colombia: Investigación y manejo. Bol. Ecotrópica, Supl. 1.
- Andrade, A. & A. González.** 1995. Base de datos para la zonificación ecológica: Una propuesta. SIG-PAFC. Año 2. (5-6):30-85. Bogotá.
- Bour, W. & M. Pichon.** 1996. Discrimination of scleractinian-dominated from other reef communities using SPOT satellite imagery. Proc. 8th Int. Coral Reef Sym. Panamá. 2: 1487-1489.
- Burel, T. & G. Vernet.** 1982. Huellas de la última transgresión marina en la región de Cartagena. Bol. Cient. CIOH. (4): 33-47.
- Darwin, Ch.** 1842. The structure and distribution of coral reefs. (Reproducido en 1962 por University of California Press, Berkeley, 214 p.).
- Díaz, J. M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea.** 1995. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: Estado actual y perspectivas para su conservación. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Alvarez Lleras No. 7. 150p.
- Díaz, J. M., J. A. Sánchez & G. Díaz-Pulido.** 1996a. Geomorfología y formaciones arrecifales recientes de Isla Fuerte y Bajo Bushnell, plataforma continental del Caribe colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost. 25: 87-105.
- _____, **J. A. Sánchez, S. Zea & J. Garzón-Ferreira.** 1996b. Morphology and marine habitats of two southwestern Caribbean atolls: Albuquerque and Courtown. Atoll Res. Bull. 435: 1-27.
- _____, **G. Díaz-Pulido, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, J. A. Sánchez & S. Zea.** 1996c. Atlas de los arrecifes del Caribe Colombiano. I. Complejos arrecifales oceánicos, INVEMAR, Publ. Esp., (2). Santa Marta, 83p.
- Erhardt, H. & W. Meinel.** 1975. Die Scleractinen Korallen der Isla Ceypén, Islas San Bernardo, von der kolumbianischen Atlantikküste. Philippia, (2): 236-247.
- Geister, J.** 1975. Riffbau und geologische Entwicklungsgeschichte der Insel San Andrés. Stuttgarter Beiträge Naturkunde (Geol. Paleönt.), (15): 1-203.
- _____. 1983. Holozäne westindische Korallenriffe: Geomorphologie, Ökologie und Fazies. Facies, (9): 173-284.
- _____. 1992. Modern Reef Development and Cenozoic Evolution of an Oceanic Island/Reef Complex: Isla Providencia (Western Caribbean Sea, Colombia). Facies, (27): 1-70.
- Geister, J. & J. M. Díaz.** 1997. A field guide to the oceanic barrier reef and atolls of the southwestern Caribbean (archipiélago of San Andrés and Providencia, Colombia). Proc. 8th Int. Coral Reef Sym. 1: 235-262.
- Goreau, T. F.** 1959. The ecology of Jamaican coral reefs. I. Species composition and zonation. Ecology. 40 (1): 67-90.
- _____, & **N. I. Goreau.** 1973. The ecology of Jamaican coral reefs. II. Geomorphology, zonation, and sedimentary phases. Bull. Mar. Sci. 23 (2): 399-464.

- Greb, L., B. Saric, H. Seyfried, T. Broszonn, S. Brauch, G. Gugau, C. Wiltshcko & R. Leinfelder.** 1996. Ökologie und Sedimentologie eines rezenten Rampensystems an der Karibikküste von Panamá. *Profil* 10: 1-168, Stuttgart.
- Guzmán, H. M. & C. A. Guevara.** 1998. Arrecifes coralinos de Bocas del Toro, Panamá: I. Distribución, estructura y estado de conservación de los arrecifes continentales de la Laguna de Chiriquí y la Bahía Almirante. *Rev. Biol. Trop.*, 46(3): 601-623.
- Hamblin, W. K.** 1992. *Earth's Dynamic Systems*. Sixth Edition. Macmillan Publishing Company. New York. 647p.
- Hopley, D.** 1978. Aerial photography and other remote sensing techniques. En D. R. Stoddart y R. E. Johannes. *Monographs on oceanographic methodology* 5. UNESCO. pp. 23-44.
- Javelaud, O.** 1986. Sedimentología de la plataforma continental del Caribe colombiano. *Bol. Cient. CIOH*, (6): 17-39.
- Jordán, E.** 1993. Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe Mexicano. Parte I. El sistema continental. Centro de investigaciones de Quintana Roo, Chetumal, México. 110p.
- Laverde, J., R. Araújo, G. Vargas & E. Patiño.** 1987. Monitoreo del golfo de Morrosquillo. 1ª parte. Aspecto biológico. Informe Especial Asociación Cravo Norte.
- Martínez, S. H. de & G. Vernet.** 1981. El complejo arrecifal de las Islas del Rosario, zonación coralina, sedimentos y foraminíferos bentónicos. *Rev. CIAF, Bogotá*, 6(1-3): 329-345.
- Mumby, P. J., E. P. Green, C. D. Clark & A. J. Edwards.** 1998. Digital analysis of multispectral airborne imagery of coral reefs. *Coral Reefs*. Springer-Verlag. 17(1):59-69.
- Olsen, S. B.** 1997. A framework for the contribution of the sciences to effective coral reef management. *Proc. 8th Int. Coral reef Sym., Panamá*, 2: 1973-1976.
- Patiño, F. & F. Flórez.** 1993. Estudio ecológico del Golfo de Morrosquillo. Universidad Nacional de Colombia y fondo FEN-COLOMBIA, Bogotá, 295p.
- Pérez-Preciado, A.** 1988. Evolución paleogeográfica y dinámica actual de los medios naturales de la Península de la Guajira (Colombia). *Colombia Geográfica*, 14 (1): 7-43.
- Pinzón, J., A. Perdomo & J. M. Díaz.** 1998. Isla Arena, una formación coralina saludable en el área de influencia de la pluma del río Magdalena, plataforma continental Caribe colombiano. *Bol. Inv. Mar. y Cost.* 27 (1): 21-37.
- Pfaff, R.** 1969. Las Scleractinia y Milleporina de las Islas del Rosario. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Inv. Cient.* (3): 17-24. (Hoy *Bol. Inv. Mar. y Cost.*)
- Prahl, H. von & H. Erhardt.** 1985. Colombia: corales y arrecifes coralinos. Fondo FEN-COLOMBIA, Bogotá, 295p.
- Pujos, M., J. Pagliardini, R. Steer, G. Vernet & O. Weber.** 1986. Influencia de la contra-corriente norte colombiana para la circulación de las aguas en la plataforma continental: su acción sobre la dispersión de los efluentes en suspensión del río Magdalena. *Bol. Cient. CIOH*, (6): 3-15.
- Ramírez, A.** 1990. Monitoreo de los ecosistemas coralinos del Golfo de Morrosquillo y el Archipiélago de San Bernardo, Fase II. Informe Final. ECOPEPOTOL. Bogotá.
- _____. & G. Viña. 1992. Estructura de las formaciones coralinas de las Islas de San Bernardo. En E.M. Alvarado, Taller de arrecifes coralinos. *Bol. Ecotrópica*, supl.1.
- _____. D. Miranda & G. Viña. 1994. Estructura arrecifal del archipiélago de San Bernardo (Mar Caribe, Colombia). Estudio de línea base. Trianea (Act. Cien. Tecn. INDERENA), (5): 189-219.
- _____. I. B. de Ramírez & J. E. Correal. 1985. Ecología descriptiva de las llanuras madreporarias del Parque Nacional submarino Los Corales del Rosario (Mar Caribe), Colombia. Fondo FEN-COLOMBIA. 71p.
- Rützler, K. & I. G. Macintyre.** 1982. The habitat distribution and community structure of the barrier reef complex at Carrie Bow Cay, Belize. (In) *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize*, I. Smithsonian contribution to the marine science. No.12. Smithsonian Institution Press. Washington. pp.9-45.
- Sánchez, J. A.** 1995. Benthic communities and geomorphology of the Tesoro Island coral reef, Colombian Caribbean. *An. Inst. Inv. Punta Betín*, (24): 55-77.
- Schönwald, N.** 1998. Distribución y Composición de los Hábitats Marinos Asociados a las estructuras Arrecifales del Área de Isla Grande, Archipiélago del Rosario, Caribe Colombiano. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Bogotá. 57p.
- Schumacher, H.** 1976. *Korallenriffe, ihre Verbreitung, Tierwelt und ökologie*. BLV Verlagsgesellschaft, München, 275 p.
- Stearn, C. W., T. P. Scoffin & W. Martindale.** 1977. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. Part I. Zonation and productivity. *Bull. Mar. Sci.* 27 (3): 479-510.
- van Duyl, F.C.** 1985. Atlas of the living reefs of Curaçao and Bonaire (Netherlands Antilles). The Fundation for Cultural Cooperation (Sticusa). Netherlands. 38p.
- Vernet, G.** 1985. La plate-forme continentale caraibe de Colombie importance du diapirisme argileux sur la morphologie et la sedimentation. Tesis de Doctorado en Ciencias. Universidad de Burdeos, 385 p.
- _____. 1989. Examples of diapiric control on shelf topography and sedimentation patterns on the Colombian Caribbean continental shelf. *J. South American Earth Sci.*, 2 (4): 391-400.
- Weiss, M. P. & H. G. Multer.** 1988. Map of Modern reefs and sediments of Antigua, West Indies. Department of geology Northern Illinois University, Illinois.
- Wells, S.** 1988. *Coral Reefs of the World*. Vol. 1: Atlantic and Eastern Pacific. UNEP/IUCN, Gland, Suiza, 373 p.
- Werding, B. & H. Sánchez.** 1979. Situación general de las estructuras arrecifales. En informe faunístico y florístico de las islas del Rosario en la costa norte de Colombia. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín*. (11): 7-20.
- White, B. W., D. C. Culver, J. S. Herman, T. C. Kane & J. E. Mylroie.** 1995. *Karst Lands*. Amer. Scient., 83 (5): 451-459.
- Williams, E. H. & L. Bunkley-Williams.** 1990. The world-wide coral reef bleaching cycle and related sources of coral mortality. *Atoll. Res. Bull.*, 335: 1-71.

ASPECTOS DE HISTORIA Y ECOLOGÍA DE LA BIODIVERSIDAD NORANDINA Y AMAZÓNICA

por

Thomas Van der Hammen*

Resumen

Van der Hammen, T.: Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 231-245, 2000. ISSN 0370-3908.

La gran biodiversidad del neotrópico es el resultado de su historia geológica y ambiental. En el Mioceno ya existe en la zona baja tropical una gran diversidad vegetal, que parece haber sido aún mayor que actualmente. El levantamiento progresivo de los Andes creó nuevas zonas de vida, que se poblaron por evolución adaptativa e inmigración desde las regiones austral-antártico y laurasiático-holarctico. El enfriamiento de la tierra durante el Neogeno y los períodos glaciales-interglaciales del Cuaternario, con cambios considerables de temperatura y precipitación en combinación con la topografía, tuvieron un efecto profundo, ambos en la zona baja tropical como en la zona Andina, sobre la vegetación, la flora y la fauna, la distribución de especies y el endemismo.

En la actualidad, la densidad de especies vegetales tiene una relación positiva con la temperatura (altitud) y con la precipitación, y en parte con la humedad relativa del aire.

Palabras clave: Cuaternario, Neogeno, cambio climático, orogénesis andina, neotrópico.

Abstract

The mega-biodiversity of the neotropics is the result of the geological and environmental history. A considerable biodiversity, higher than at present, existed in the Miocene in the low-elevation tropics. The progressive upheaval of the Andes created new life zones, that were populated by adaptive evolution and immigration from the Austral - Antarctic and Laurasiatic-Holarctic regions. The cooling of the earth during the Neogene and the glacial - interglacial cycles of the Quaternary, and the consonant changes of temperature and rainfall, in combination with the topography, had a profound effect on vegetation, flora and fauna, the distribution of species and endemism, both in the low tropical area and in the Andean zones. Presently there is a positive relation of species-density with temperature (altitude) and with rainfall, and partly with relative humidity.

Key words: Quaternary, neogene, climatical change, upheaval of the Andes, neotropics.

* (Academia Colombiana de Ciencias; Tropenbos-Colombia, Bogotá y Laboratorio Hugo de Vries, Universidad de Amsterdam).

Introducción

Un análisis de la flora neotropical actual muestra dos grupos principales de taxones, los que tienen como centro la Amazonia, y los que tienen como centro la región Andina (**Gentry**, 1982). Juntos forman la extraordinaria biodiversidad vegetal del norte de América del Sur, dos veces más grande que la de África Tropical o Asia Tropical. Este hecho parece ser causado principalmente por la gran riqueza de la flora Andina, lo que tiene relación, sin duda, con la historia geológica (**Van der Hammen & Cleef**, 1983; **Van der Hammen**, 1994; 1995). Vamos entonces a seguir las principales etapas de la historia geológica, en relación con el origen y desarrollo de la diversidad vegetal neotropical, para luego considerar los patrones espaciales actuales de esta diversidad y su relación con factores medio-ambientales.

De Gondwana al Neotrópico

En el Cretáceo Inferior y Medio los continentes de África y América del Sur se encuentran todavía unidos o a distancia todavía corta y las floras son muy parecidas, formando claramente una provincia fitogeográfica (**Herngreen**, 1975; **Van der Hammen & Burger**, 1966; **Muller et al.**, 1987; **Regalí et al.**, 1974). En el Albiense-Aptiense hay una palinoflora muy característica con abundantes *Ephedripites*, *Gnetaceapollenites* y *Elateropollenites* y aparece con cierta abundancia polen de angiospermas como tricolpados (psilados, reticulados y estriados) (**Herngreen**, 1975; **Regalí et al.**, 1974).

La abundancia de plantas relacionadas con los Gnetinae, hoy día en buena parte plantas de estepas y medios semidesérticos, podrían indicar un clima relativamente seco, lo que no sería de extrañar para la parte central de un continente tan grande.

En el Cenomaniano aparece polen triporado y tricolporado psilado, en el Santoniano-Coniaciano tricolporado reticulado y en el Campaniano tricolporado estriado (**Regalí et al.**, 1974), mostrando el rápido desarrollo y la diversificación de las Angiospermas, que en el Cretácico superior ya son el grupo dominante. No obstante, es difícil saber con seguridad a cuales familias pertenecen, y todavía más difícil imaginarse el aspecto de la vegetación en la que crecían.

En el Maastrichtiano existían en el noroeste extensas turberas en planicies bajas, donde el mar podía entrar durante fases transgresivas. En estas turberas había tipos de vegetación dominados por lo que probablemente eran palmas, otros dominados por helechos y otros

dominados por angiospermas con polen triporados y tricolporados. Se vuelve cada vez mayor la distancia entre África y Sur América, ya se pueden reconocer varias familias (como Myrtaceae, Proteaceae y Fabaceae) y divergen cada vez más las floras cuya evolución sigue caminos independientes. En el Paleoceno existen todavía relaciones evidentes, aparecen el grupo de palmas *Mauritia* y la familia Ctenolophonaceae en ambos continentes, pero luego el primero se extingue en África y tiene un gran desarrollo en Sur América, y la otra se extingue en Sur América. En el Paleoceno aparecen también las Bombacaceae, que tienen representantes en África pero que presentan una gran diversificación en Sur América. También aparecen granos de polen del tipo *Nipa* (palmas de manglar) y el género de polen *Proxapertites* (**Van der Hammen**, 1957; **Van der Hammen & García**, 1965; **Leidelmeyer**, 1966; **Sarmiento**, 1993). Esta última se puede presentar como localmente dominante y parece ser un elemento de la costa y posiblemente de manglar (como lo fueron probablemente especies con polen de tipo *Classopollis* en el Cretáceo Inferior). **Sarmiento** (1993), pudo diferenciar una zonificación de vegetación en la zona costera con base en asociaciones de polen y sedimentología.

En el Eoceno aparece ya una flora bastante diversa (**González**, 1967; **Van der Hammen & Wymstra**, 1964; **Leidelmeyer**, 1966). Se pudo reconocer cierta zonificación de la vegetación costera, de dentro hacia fuera una zona de palmas, tipo *Psilamonocolpites*, una zona de palmas tipo *Mauritia* y una zona de manglar con los tipos de polen *Brevitricolpites* y *Retribrevitricolpites*; estas zonas se desplazaban con los movimientos del nivel relativo del mar. En el Eoceno aparecen muchos nuevos tipos de polen, en la parte inferior, pero también cerca al límite del Eoceno Inferior y Medio, y luego del Medio y Superior, llegando ya a una gran diversidad. Aparecen entre otros las Malpighiaceae, *Alchornea*, *Ilex* y *Rhizophora*, que más tarde será un elemento dominante en los manglares. También se encuentran algunos granos de Gramineae, Malvaceae y *Podocarpus*.

En el Mioceno Inferior hasta Medio parece haber ya una máxima diversidad. En el Mioceno (parte superior) aparecen nuevas familias como los Asteraceae (Compositae) y comienzan a abundar las Gremineae, indicando el desarrollo de tipos de vegetación abierta como sabanas (**Germeraad et al.**, 1968; **Regalí et al.** 1974; **Muller et al.**, 1987; **Lorente**, 1986; **Hoorn**, 1994). Es el período de grandes cambios geológicos, medio-ambientales y climáticos.

El desarrollo de la Región Andina y su flora

Con el comienzo de la separación de África y Sur América, y con el movimiento del continente americano hacia el oeste, comienza también la historia andina, que continúa luego por todo el Terciario (Van der Hammen, 1960, 1961; Van der Hammen et al., 1973; Van der Wiel, 1991; Taylor, 1991). Se forma un geosinclinal a lo largo del oeste del continente, zona de subsidencia, pero donde se presentan movimientos tectónicos resultando en levantamientos locales y parciales cada vez más frecuentes. Ya en el Cretáceo, entre 100 y 80 millones de años antes del presente, el macizo precámbrico de Garzón sufría levantamiento diferencial y podría haber formado una zona montañosa de colinas de altitud desconocida (Van der Wiel, 1991). En el límite Maastrichtiano-Paleoceno se presenta compresión y cierto levantamiento en el Norte y Oriente Andino resultando en el retiro del mar y la formación de cuencas de sedimentación continental. Ya existe una proto-Cordillera Central, baja todavía. Durante el Terciario alternan fases de sedimentación con fases de compresión y cierto levantamiento de zonas anticlinales a lo largo de fallas: en el comienzo del Eoceno Inferior y el Eoceno Medio (fase Pre-andina), y probablemente en el comienzo del Oligoceno Superior (fase Proto-andina), (Van der Hammen, 1960, 1961). No sabemos la altura de los cerros que se deben haber formado localmente, pero parece que durante el Paleógeno no se formaron cadenas continuas y las alturas quizá nunca sobrepasaron los 1000 metros. Durante el Neógeno se intensificaron los movimientos y el levantamiento (fases Eu-andinas; Van der Hammen, 1960, 1961).

Hace aproximadamente 12 millones de años, el macizo de Garzón y la Cordillera Central sufren levantamientos y se forma una cadena de montañas donde antes sólo habían colinas aisladas. Después de aproximadamente 6 millones de años hay nuevos levantamientos. En total hubo un levantamiento de unos 6.5 km en el área de Garzón y naturalmente erosión continua de las zonas en levantamiento (Van der Wiel, 1991). Los levantamientos de hace 12 millones de años parecen haber formado ya una Cordillera Oriental casi continua y, aunque no disponemos de datos precisos, localmente se podrían quizá haber presentado altitudes de entre 1000 y 2000 metros (la aparición o aumento de *Podocarpus*, *Hedyosmum* y *Weinmannia*, aunque localmente se pueden encontrar a niveles bajos tropicales menores de 1000 m, podrían ser una indicación).

Durante el Plioceno, entre 5 y 3 millones de años, se presenta el levantamiento principal de los Andes septen-

trionales, alcanzando las altitudes actuales hasta de 4000 a 6000 metros (Van der Hammen et al., 1973; Van der Hammen, 1995; Helmens, 1990; Andriessen et al., 1993).

Actualmente se pueden diferenciar en los Andes septentrionales una zona (montana) baja tropical entre 0 y aproximadamente 1000 m de altitud, una zona montana baja subandina entre aproximadamente 1000 m y 2300 m, una zona montana alta andina entre aproximadamente 2300 y 3500 m y una zona alta andina de páramo, arriba de los 3500m, hasta la zona nival (>5000m).

La flora subandina, de gran diversidad, podría haber comenzado su desarrollo en las cimas de colinas localmente presentes ya durante el Cretáceo, y durante el Paleogeno. En el Mioceno se pueden haber formado ya áreas subandinas más grandes donde se puede haber continuado e intensificado el desarrollo en zonas relativamente aisladas, y en el Plioceno se formaron las extensas y relativamente continuas áreas subandinas, permitiendo el intercambio de especies entre áreas antes aisladas, pero manteniendo cierta separación por los valles interandinos tropicales en el norte, de los valles del Cauca y del Magdalena, separando las cordilleras Oriental, Central y Occidental.

La flora de la zona andina podría haber comenzado en las cimas de los cerros más altos del Paleogeno, pero especialmente del Mioceno, llegando también a su actual extensión durante el Plioceno.

La vegetación del Páramo alto-andino, podría haber empezado en las cimas más altas durante el Mioceno, llegando a su actual extensión durante el Plioceno.

Es en el comienzo del Plioceno que se restablece el contacto entre Norte América y Sur América, por la formación del Istmo de Panamá, facilitando cierto intercambio de especies.

La flora subandina contiene entonces muchos taxones con centro en la zona andina, que tuvieron su origen en la flora baja tropical y sus comienzos pueden ser bastante antiguos, quizás Cretáceo (Taylor, 1991; 1995) y Paleógeno, llegando a su pleno desarrollo en el Mioceno. Contiene también elementos fitogeográficos distintos, anfi-pacíficos, austral-antárticos y holárticos, que en parte parecen ser de introducción tardía, especialmente ciertos elementos anfi-pacíficos y holárticos, siendo los primeros elementos de la flora tropical-subtropical Terciaria Laurasiática y los segundos de la flora Laurasiática templada hasta fría, que pudieron entrar en Sur América montana-andina con más facilidad cuando había conexión

terrestre entre el continente del Norte y del Sur, es decir, desde el Plioceno Inferior (quizá elementos Terciarios Laurasiáticos tropicales pudieron entrar también durante el Eoceno (Van der Hammen & Cleef, 1983; Van der Hammen, 1989).

La flora de la zona de Bosque Andino debe entonces tener menos antigüedad, contiene elementos de origen subandino, y una proporción mayor de elementos anfipacíficos y de origen austral-antárticos y holárticos. Ciertos elementos "foráneos" podrían ser de introducción bastante temprana (por lo menos en el Mioceno Tardío o Plioceno Temprano), como *Weinmannia* de origen austral, ya que han formado un nuevo centro de diversidad en los Andes, y *Podocarpus*.

El porcentaje de elementos genéricos de origen templado aumenta hacia arriba de subandino, vía andino hacia el páramo, de un 5% hasta 50%. Un análisis del bosque andino (entre 2500 y 3500 m) en la Cordillera Oriental Colombiana mostró que aproximadamente 85% es de origen tropical, 10% es de origen holártico y 5% de origen austral. Géneros del norte incluyen *Alnus*, *Quercus*, *Myrica*, *Juglans*, *Ribes*, *Berberis*, *Vaccinium* y probablemente *Viburnum* y *Rhamnus*. Géneros del sur son *Weinmannia*, *Podocarpus*, *Drimys*, *Gaultheria* y *Pernettya*.

Un análisis de los 85% de géneros de origen tropical muestra que 35% son de la zona baja neotropical, 15% son tropical-andinos, 20% pantropical, 10% anfipacífico (América y sureste de Asia) y 5% de América y África.

Algunos ejemplos son (Van der Hammen, 1989):

Neotropical: *Panopsis*, *Remigia*, *Ladenbergia*, *Hieronima*, *Geonoma* y *Freziera*.

Andino: *Mauria*, *Gaiadendron*, *Bucquetia*, *Vallea*, *Polylepis*, *Aragoa* y *Cinchona*.

Pantropical: *Cyathea*, *Phyllanthus*, *Croton*, *Ficus*, *Eugenia*, *Piper* y *Thernstroemia*.

Tropical anfipacífico: *Meliosma*, *Saurauia*, *Hedyosmum*, *Turpinia*, *Bocconia*, *Styrax*, *Symplocos*, *Murraya*, *Dicksonia* y *Trigonobalanus*.

América/Africa: *Guarea*, *Lantana*, *Lippia*, *Miconia*, *Hypericum* (Sección leñosa).

De datos palinológicos sabemos que *Hedyosmum* ya estaba presente en el Mioceno (Hoorn, 1994; Wijninga, 1996), pero no llegó a extenderse sino en el Plioceno Medio; *Symplocos* está presente en el Plioceno Medio y *Myrica* en el Plioceno Superior. *Alnus* entra por primera

vez en los Andes durante el Pleistoceno, hace 1'000.000 de años. *Quercus* entra hace unos 300.000 de años y no ha pasado los límites de los Andes colombianos (Van der Hammen, 1974; Andriessen et al, 1993 etc.)

Lo que ocurre cuando un nuevo elemento es introducido, lo podemos ver bien en el caso de *Quercus*. Siendo un gran productor de polen, vemos que después de su inmigración muestra solo muy bajos porcentajes en los análisis de polen, durante decenas de miles de años. Una vez bien establecido en la Cordillera Oriental Colombiana, aumenta rápidamente los porcentajes, formando bosques como dominante y reemplaza agresivamente y en poco tiempo otras comunidades, ayudado quizá por la destrucción local de ecosistemas durante los cambios climáticos glacial-interglacial y mezclándose con ciertas especies de las comunidades reemplazadas.

Es entonces, con base en el análisis fitogeográfico de la flora actual de los Andes, de la historia geológica-tectónica y de los datos palinológicos-paleobotánicos, que nos podemos formar una visión aproximada de la formación de la gran diversidad de la flora andina. Esa visión tendrá que ser completada y corregida por futuras investigaciones palinológicas-paleobotánicas.

Consecuencias del levantamiento de los Andes y del cambio climático global para la zona baja tropical

El levantamiento sucesivo y final de los Andes, causó la separación progresiva de zonas de vegetación tropical en el oeste, de la gran zona que actualmente llamamos Amazonia s. l., como por ejemplo las selvas del lado pacífico (del Chocó y del Ecuador) y del valle medio del Magdalena.

El clima se volvió también más húmedo por el levantamiento de las cordilleras (como es el caso del Chocó), y se desarrollaron, en relativo aislamiento, unas floras de extraordinaria riqueza con abundantes elementos endémicos.

El efecto sobre la región Amazónica fue dramático. Por un lado se formó una zona de altas precipitaciones en el Oeste de Amazonia, y por otro tuvo que cambiar profundamente el sistema fluvial. En el Mioceno Inferior este sistema en el oeste amazónico era dirigido parcialmente hacia el oeste y noroeste, dirigiéndose hacia el Caribe y posiblemente hacia el Pacífico. En el Mioceno Medio cambia hacia el este y comienza a formarse el actual sistema fluvial Amazónico. En el Mioceno se presentan también, durante ciertos intervalos, niveles muy altos del mar, causando la llegada (por zonas de estuarios) de agua salo-

bre en una gran parte del oeste amazónico. Agua salada a salobre pudo también penetrar en el continente desde el este, del Atlántico. Este hecho causó la extensión local de bosques de manglares en el oeste amazónico (Hoorn 1993, 1994).

La palinoflora del Mioceno inferior hasta Medio del oeste amazónico tiene gran diversidad: el número de tipos de polen encontrados en sedimentos fluviales (valle de inundación) de esta edad en la zona del medio Caquetá es casi el doble del número de tipos en sedimentos holocénicos del valle de inundación actual del río Caquetá. Por un lado puede ser que el impacto negativo de la introducción del agua salobre haya sido considerable, pero por otro lado sabemos que en el Mioceno comenzaban también importantes cambios globales del clima. Se comienza a formar casquete de hielo en el continente Antártico y el mundo comenzó a enfriarse, reduciéndose la zona de vegetación tropical, sus límites latitudinales desplazándose hacia el ecuador. Eso podría tener relación con la aparición y extensión en el norte del continente, de vegetación con abundantes gramíneas y con Compositae (Asteraceae). La presencia de cutículas de gramíneas carbonizadas, parece también confirmar que se trata de extensión local de vegetación de sabanas, es decir ubicación de zonas de clima con menos precipitación y fuerte estacionalidad, cercano a su posición actual. No obstante, hay que anotar que valores relativamente altos de gramíneas se encuentran también asociados con las así llamadas praderas flotantes de las zonas inundables de los ríos tropicales.

El clima global continúa enfriándose durante el Plioceno, hasta que, hace aproximadamente 2.4 millones de años, comienza el Cuaternario.

El impacto de los cambios climáticos del cuaternario

En el altiplano de Bogotá, a una altitud de 2500 m en la Cordillera Oriental, hay un registro extraordinario de los cambios de vegetación y clima del Cuaternario, en los 600 metros de sedimentos lacustres del antiguo lago de la Sabana de Bogotá. Con base en estos sedimentos recuperados por medio de perforaciones profundas, se han elaborado diagramas de polen, que cubren hasta los últimos 3 millones de años, es decir, el final del Plioceno y todo el Cuaternario (Van der Hammen & González, 1960, 1964; Hooghiemstra, 1984; Hooghiemstra et al., 1993; Hooghiemstra & Sarmiento, 1989; Hooghiemstra & Ran, 1994; Van der Hammen 1995). Los diagramas de polen de este intervalo muestran un fuerte enfriamiento en el tope del Plioceno, y un primer período muy frío al comenzar el

Cuaternario. Luego sigue una gran cantidad de fluctuaciones de tipo glacial-interglacial, con frecuencias de 20.000, 40.000 y 100.000 años que corresponden a las variables astronómicas de Milanchovich. Durante el último millón de años domina la frecuencia de 100.000 años y se presentan unos 10 grandes ciclos interglaciales y glaciales. Durante los interglaciales, las zonas altitudinales de vegetación se encuentran aproximadamente en la posición actual, o ligeramente más altas.

Durante los glaciales el límite altitudinal del bosque se baja hasta unos 1.500 m, bajando de la altitud de 3.500 a aproximadamente 2.000 m y las temperaturas medias anuales pueden haber sido hasta unos 8°C más bajas que hoy en día. Durante el Pleistoceno, podemos observar un gradual enriquecimiento de la flora del bosque andino y la del páramo con elementos inmigrados del Norte o del Sur y especiación.

Estos procesos se favorecieron respectivamente por el gran aumento de superficie del bosque andino y especialmente del páramo durante las glaciaciones, y la reducción y el fraccionamiento del páramo, formando lo que se podrían llamar "refugios", como la situación actual, durante los interglaciales (Van der Hammen & Cleef, 1986).

El resultado de la larga historia de la vegetación del páramo, con temprana adaptación-evolución de taxones en las cimas de los cerros y montañas durante el Mioceno y Plioceno, e inmigración y evolución-adaptación de taxones desde el Sur y desde el Norte durante el Plioceno y Cuaternario, es una flora muy rica en especies endémicas y una composición genérica con casi 50% de origen de las zonas templadas de la tierra, y 50% de origen neotropical (7% endémicas del páramo) (Van der Hammen & Cleef, 1986)

De la última glaciación y el Holoceno en los Andes disponemos de mucha más información (Van Geel & Van der Hammen, 1973; Van der Hammen, 1974; Van der Hammen et al., 1980, 1981; Van der Hammen, 1992, 1995). Durante el Pleniglacial Medio (aproximadamente 60.000-28.000 años A.P.) el clima era frecuentemente muy húmedo y relativamente frío. El límite del bosque se hallaba alrededor de 2600 metros; en la zona de Bosque Andino en la cordillera Oriental abundaba el bosque de *Quercus* y había una amplia zona de bosque alto-andino, con *Polylepis* y *Escallonia*. La zona de páramo era relativamente estrecha y la extensión del hielo máxima. Durante la segunda parte del Pleniglacial Superior (entre aproximadamente 21.000 y 14.000 años A.P.), el clima era muy frío y además seco, el límite del bosque se hallaba alrededor de 2000 m; había una amplia zona de páramo

seco y los hielos ya se habían ya retirado bastante. Localmente en las laderas hacia los valles interandinos, el páramo podía hacer contacto con vegetación seca semi-abierta del piso inferior, así que existían en la región norandina grandes áreas de vegetación abierta o semiabierta, donde abundaba una megafauna de mastodontes, caballos y/o megaterios.

En el curso del Tardiglacial y del Holoceno Temprano, sube el límite del bosque, primero con fluctuaciones, hasta aproximadamente su posición actual, y con un clima parecido al actual.

En las zonas bajas tropicales las temperaturas durante las fases de máxima glaciación eran también más bajas, aunque menos que en la alta montaña. Se puede estimar un descenso de temperatura de entre 2 y 6°C ($4 \pm 2^\circ\text{C}$). Eso quiere decir (y datos de zonas altitudinales intermedias lo confirman; Bakker, 1990), que el gradiente térmico era algo mayor que hoy, lo que puede tener relación con el hecho de que este gradiente es mayor en aire seco. Du-

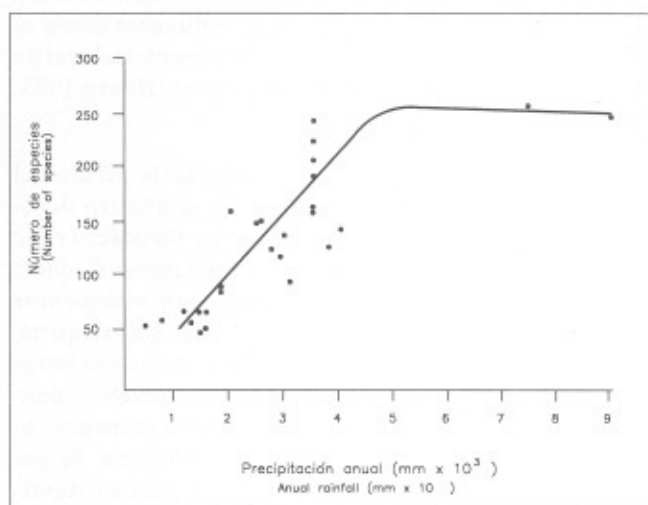


Figura 1. Relación del número de especies de diámetro $\geq 2,5$ cm en 0.1 ha del bosque bajo tropical, con la precipitación anual. Tomado de Gentry, 1986.

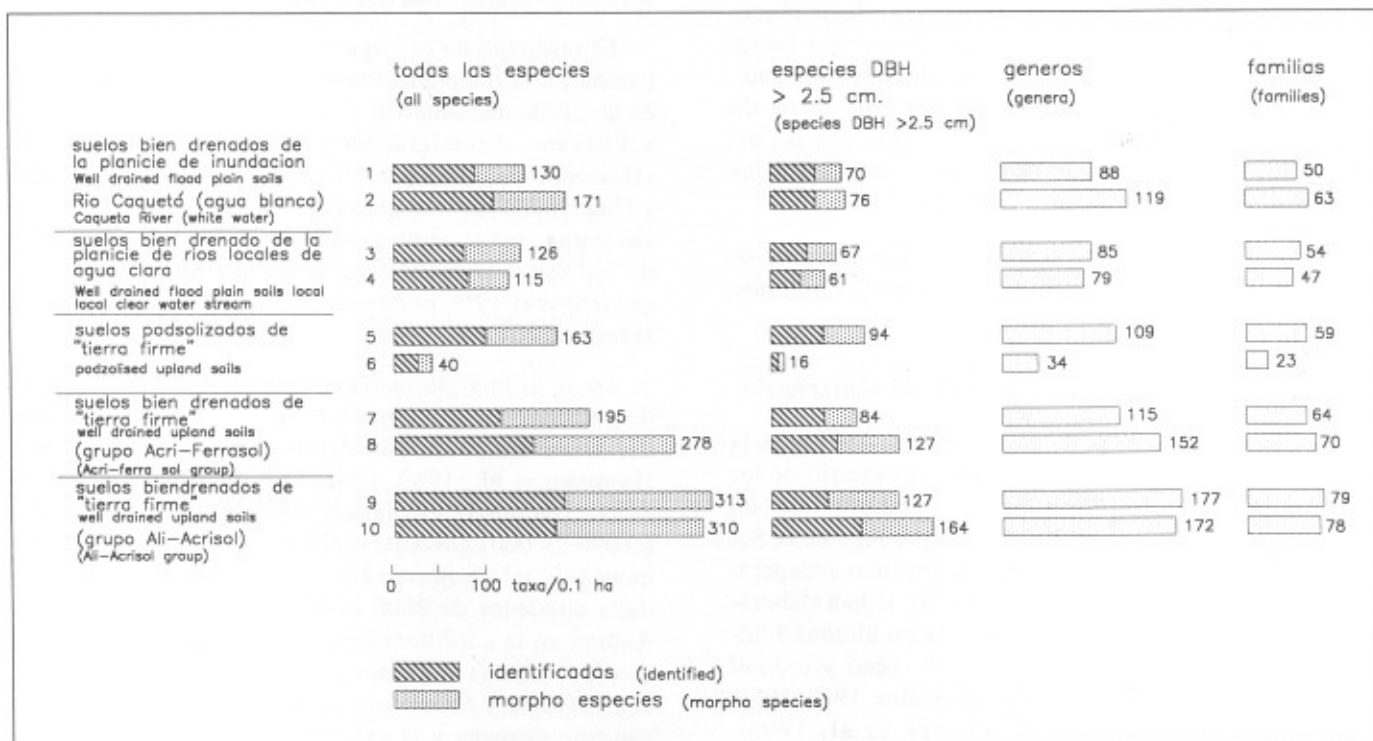


Figura 2. Número de especies en 0.1 ha. en selvas sobre diferentes tipos de suelo en el bajo río Caqueté, Amazonia colombiana. Tomado de Duivenvoorden & Lips, 1995.

rante las fases de máxima glaciación, el clima era también más seco (como en los Andes) en el nivel bajo tropical, por lo menos en buena parte del continente.

De la zona de la costa caribeña de las Guayanas tenemos datos de una larga secuencia del Cuaternario, que muestra la extensión de sabanas, cuando se presentan niveles bajos del mar durante los glaciales (Van der Hammen, 1963; Wijmstra, 1971). Del sur tenemos datos de clima más seco de Brasil Central (sitio El Salitre; Ledru, 1992). Los datos sobre el clima y la vegetación de la Amazonia durante la última época glacial, son resumidos e interpretados en Van der Hammen & Absy, 1994,

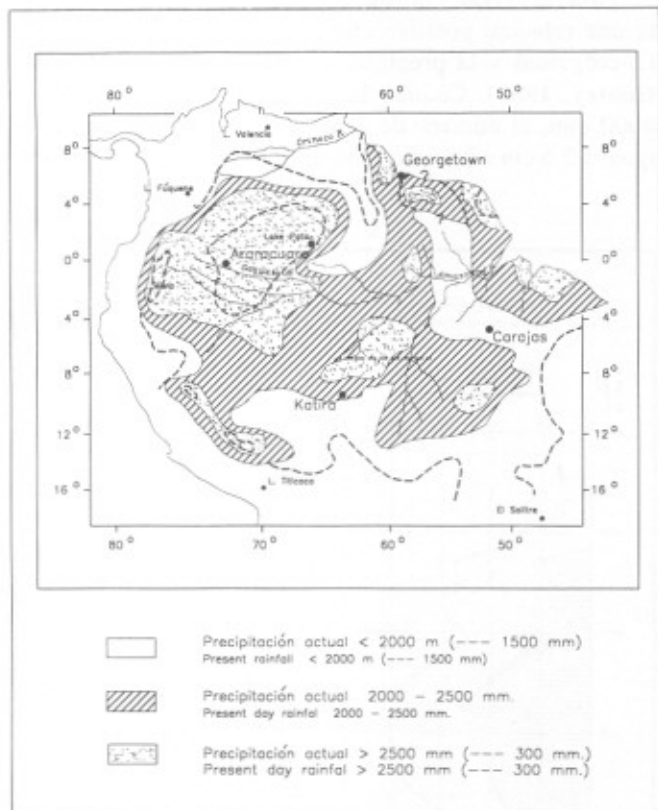


Figura 3. Precipitación actual en el norte de Sur América (zona Andina excluida). La densidad de especies vegetales es mayor en las áreas de mayor precipitación, menor en la de menor precipitación (ver Fig. 1). La zona de precipitación <math>< 2000\text{ mm}</math> correspondería a Sabana, con bosque seco o cerrado, si la precipitación se redujera en 500 mm. Las áreas con precipitación >math>> 2500\text{ mm}</math> serían "refugios" de selva húmeda aunque se redujera la precipitación entre 500 y 1000 mm. Tomado de Van der Hammen & Absy, 1994 (adaptado).

Hooghiemstra & Van der Hammen, 1998 y Van der Hammen & Hooghiemstra, 1999.

Datos de todo el norte del Continente alrededor de la Amazonia indican un clima más seco durante el Pleniglacial Superior. En las Guayanas, en Carajas (Este de Brasil) y en Katira (Rondonia, Brasil), datos palinológicos y fechas de radiocarbono, demuestran la extensión de vegetación de sabana a costo de la selva durante el máximo del último glacial (Pleniglacial Superior) y en Carajas además alrededor de 40000 y ≥ 60000 años A.P. Esa situación se puede alcanzar cuando las precipitaciones bajan entre 25 y 40% (entre 500 y 1000 mm). Si este es el caso, es probable que se haya mantenido la selva húmeda en buena parte del occidente andino y en varios "refugios" en el centro y el este de la Amazonia. El impacto de los

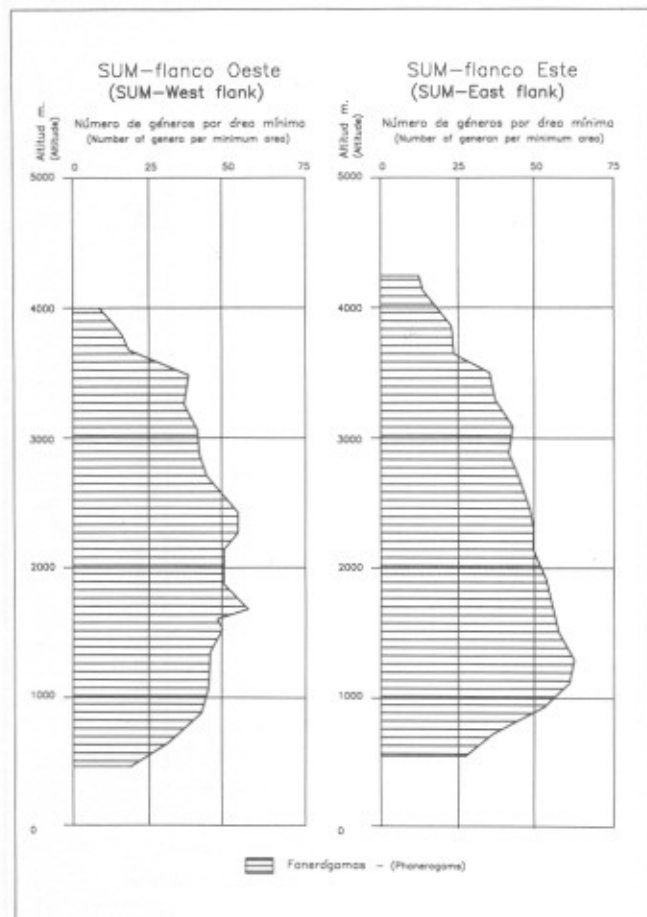


Figura 4. Número de géneros de fanerógamas, por área mínima de comunidad vegetal zonal, en relación con la altitud, en las vertientes occidental y oriental de la cordillera Oriental colombiana. Los datos de la parte más baja son de vegetación de tipo sabana. Datos del proyecto Ecoandes (Sección Sumapaz).

cambios climáticos de precipitación y temperatura en las zonas bajas tropicales debe haber sido bastante fuerte y bien puede haber conducido a extinciones (sin excluir la posibilidad de especiación en aislamiento en los "refugios"). La reducción de la diversidad vegetal desde el Mioceno que mencionamos antes, podría entonces ser causada por el enfriamiento general de la tierra desde entonces y por el gran impacto de los cambios climáticos del Cuaternario.

Durante los últimos 10.000 años (el Holoceno) se han presentado cambios y fluctuaciones de precipitación y temperatura, que son menos impactantes que los de los glacia-

les e interglaciales, pero que alcanzan a influir en la vegetación. Un ejemplo son los cambios de precipitación que influyen considerablemente en las inundaciones de los valles de los grandes ríos (Magdalena, Amazonas y afluentes) (Van der Hammen & Cleef, 1992). Análisis de series de tiempo de los datos disponibles, muestran posibles periodicidades en estos fenómenos, en el orden de decenas, centenares y miles de años. Ese tipo de cambios se presenta hoy día en forma cíclica \pm cada 10 años, en el fenómeno del Niño (variaciones de precipitación anual en el orden del 50%), y es posible que las fluctuaciones de precipitación del pasado que acabamos de mencionar sean una especie de macrofenómeno del Niño.

Aspectos de ecología de la diversidad vegetal

Para las selvas y bosques de la zona baja tropical, existe una relación positiva entre el número de especies de fanerógamas y la precipitación de las lluvias (figura 1; Gentry, 1986). Cuando la precipitación sube de 500 a 4000 mm, el número de especies con diámetro mayor o igual a 2.5 cm aumenta de 50 hasta aprox. 250. El número

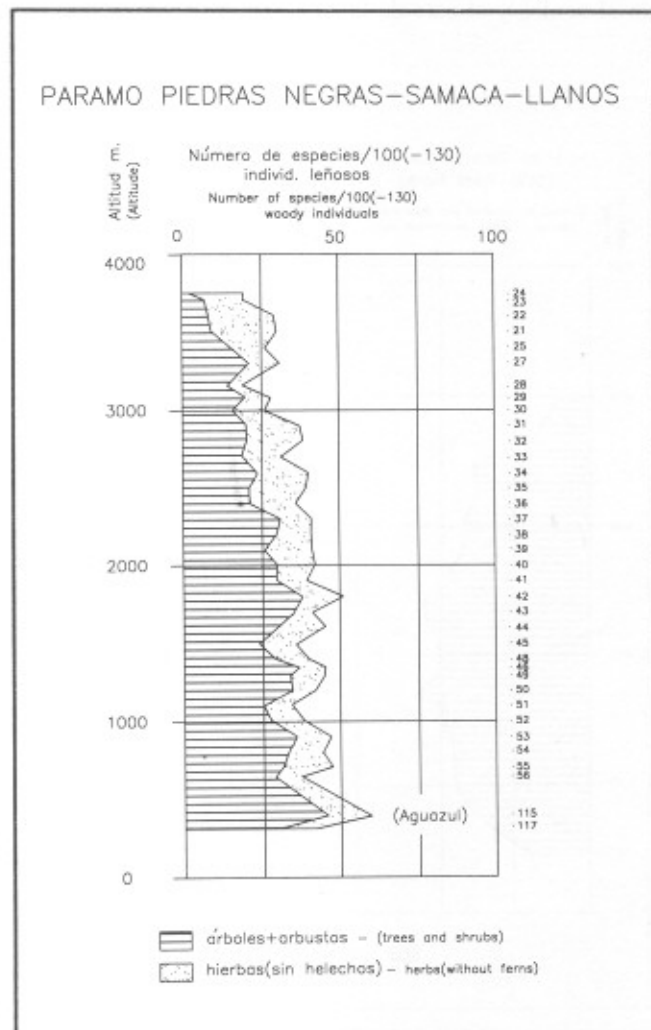


Figura 5. Número de especies de árboles, arbustos y hierbas (helechos excluidos) en vegetación zonal (área mínima), en relación con la altitud en el flanco oriental de la cordillera Oriental. Datos inéditos del autor.

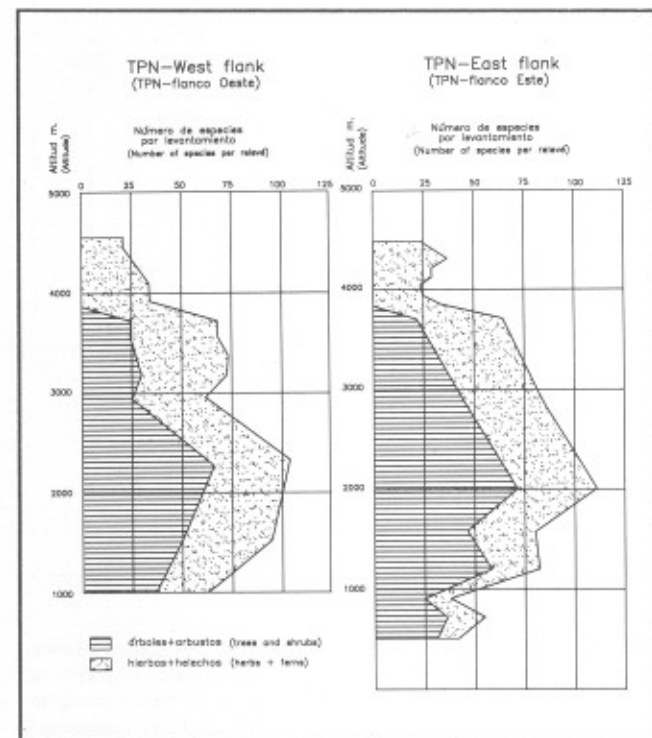


Figura 6. Número de especies de árboles, arbustos y hierbas en vegetación zonal (área mínima), con relación a la altitud en los flancos occidental y oriental de la Cordillera Central colombiana. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Parque Los Nevados.

total de especies por 0.1 ha. en "terra firme" de la amazonia occidental llega a aprox. 300 hasta 350, mientras que en la planicie inundable ésta llega hasta aprox. 150 (figura 2; **Duivenvoorden & Lips, 1995; Urrego, 1996**). Esta figura ilustra claramente la relación del número de especies por área y factores de suelo. En suelos podsolizados de tierra firme el número de especies por 0.1 ha puede ser tan bajo como 40, solo una octava parte del número máximo de especies en tierra firme en las mismas condiciones climáticas.

En cuanto a la relación de pluviosidad y número de especies en la Amazonia, un mapa de lluvias (figura 3), podría también ser un mapa de densidad de especies y de "refugios" para ciertas especies, y de "refugios" pleistocénicos en caso de una reducción general de la pluviosidad

como en ciertos intervalos del Pleistoceno (**Van der Hammen & Absy, 1994; Hooghiemstra & Van der Hammen, 1998; Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000**).

En los Andes (**Van der Hammen & Ruiz, 1984; Van der Hammen & Dos Santos, en prensa; Rangel, 1995**) existe una relación entre el número de especies por área mínima (el área que abarca la mayoría de las especies de la comunidad) y la altitud (o temperatura media anual), claramente visible en las figuras 5 y 7, lados exteriores oriental de la cordillera Oriental y occidental de la cordillera Occidental, con alta pluviosidad desde la base; la diversidad disminuye desde la base hasta arriba. En las vertientes interiores de las tres cordilleras del norte andino, hacia los valles interandinos relativamente secos, el pa-

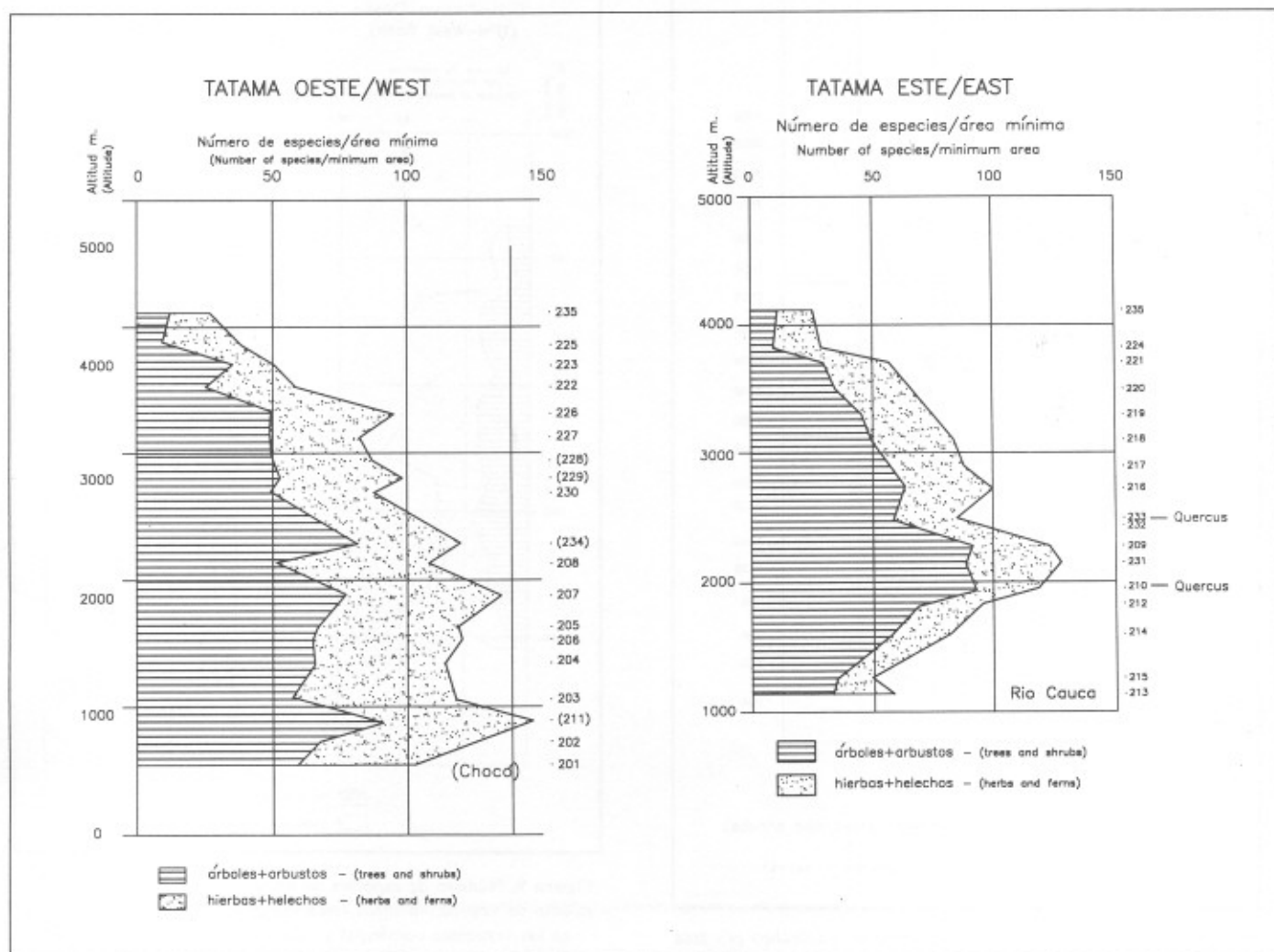


Figura 7. Número de especies de árboles y hierbas en vegetación zonal (área mínima), en relación con la altitud, en los flancos occidental y oriental de la Cordillera Occidental colombiana. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Tatamá.

trón es algo diferente (figuras 4, 6, 7 y 8) con valores máximos entre 1500 y 2500 m de altitud (entre 75 y 100 especies) y valores mínimos en la base y la parte más alta (valores alrededor de 25 especies o menos). En estos casos la distribución altitudinal de la diversidad debe ser el

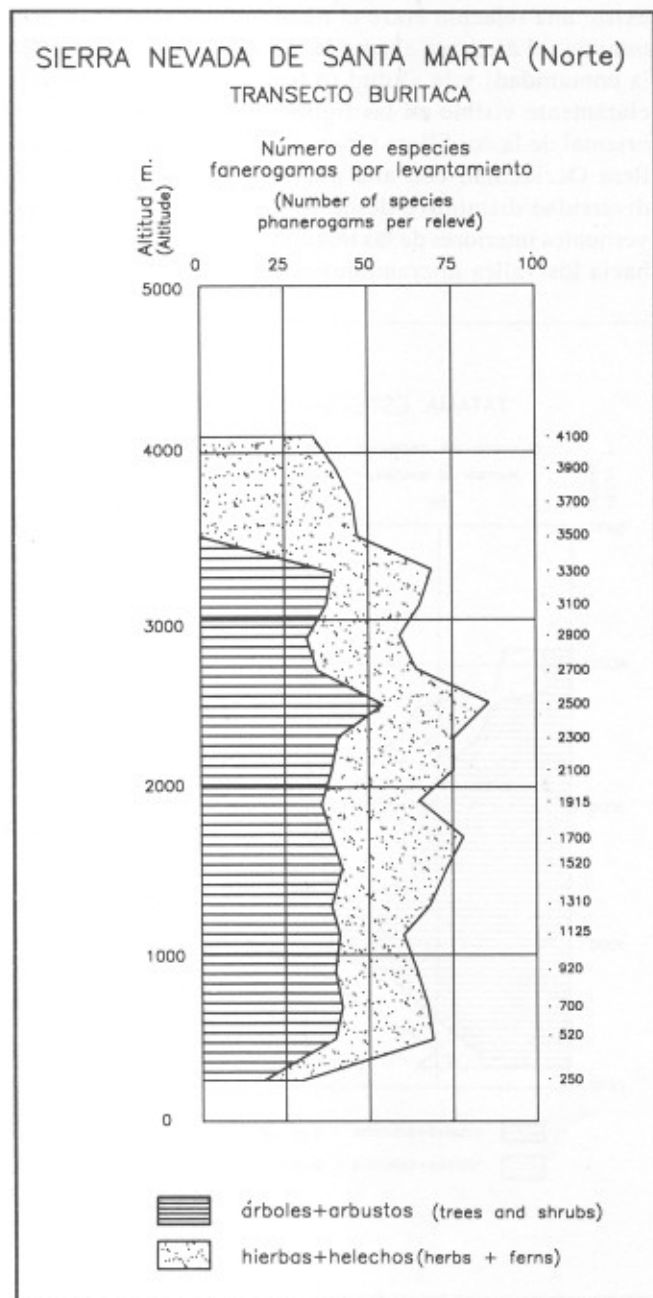


Figura 8. Número de árboles, arbustos, hierbas y helechos por área mínima de vegetación zonal en relación con la altitud, vertiente norte de la Sierra Nevada de Santa Marta. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Buritacá (Van der Hammen & Ruiz, 1984).

resultado de la relación positiva con dos factores climáticos: la precipitación y la temperatura. El patrón altitudinal del número de especies de musgos y hepáticas por levantamiento de vegetación es algo diferente pero similar. Para las dos vertientes de la cordillera Central hacia los valles interandinos hay un máximo de número de especies (hasta más de 50) entre aprox. 2000 y 3800 m, y mínimos en la parte alta y baja (figura 9). En este caso de los musgos y especialmente las hepáticas, la relación es en primer lugar con la humedad relativa del aire (relación positiva), probablemente combinada con alta pluviosidad. Importante parece ser en primer lugar la constancia de una humedad atmosférica alta.

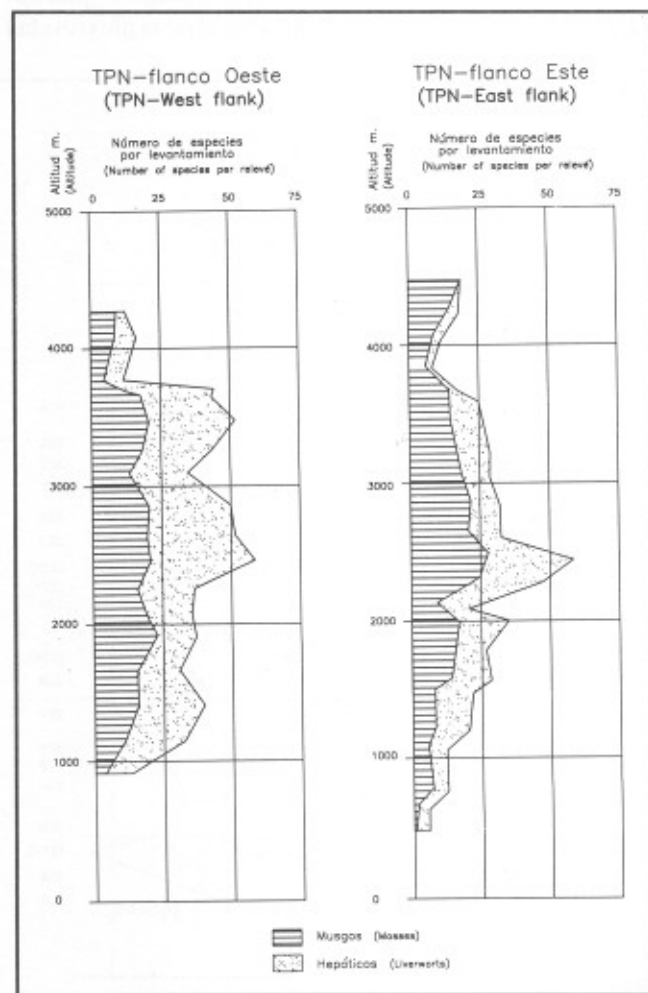


Figura 9. Número de especies de musgos y hepáticas por levantamiento de vegetación zonal (área mínima) en relación a la altitud, en las vertientes occidental y oriental de la Cordillera Central colombiana. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Parque Los Nevados (según Van Reenen, en Van der Hammen & Dos Santos, 1995).

Otro aspecto de la diversidad vegetal es la diversidad de comunidades, que es relativamente alta arriba del límite del bosque, gracias a la diversidad de suelos, las condiciones del nivel freático y de la luz, resultando en un número considerable de especies en la zona del páramo.

Rangel (1995 a&b), calcula valores aproximados probables del número total de especies en ciertas grandes regiones de Colombia. Para la Amazonia colombiana llegó a una cifra de 11000 especies, para el Pacífico de 9000 y para la zona Andina de 8000. Para la zona Atlántica llegó a una cifra de 3500 y para la Orinoquia de 3500. Estas últimas cifras parecen confirmar el hecho de un número menor de especies en áreas relativamente secas.

Aspectos de endemismo

El endemismo tiene relación con aspectos históricos y con el relativo aislamiento físico –geográfico y/o medio-ambiental (clima - suelo). En el caso de la Amazonia se ha indicado la relación del endemismo con posibles refugios pleistocénicos de selva húmeda (separados por vegetación de sabana). A esta posibilidad hay que añadir las diferencias de precipitación anual actual cuyos límites podrían corresponder en buena parte con los posibles refugios (**Van der Hammen & Absy**, 1994). Estas diferencias, que tienen relación con el número de especies, podrían también incluir barreras actuales. Al lado de estas barreras climáticas también podrían jugar un papel importante las diferencias de tipos de suelos. En el caso de la flora de los tepuyes y otras mesetas de arenisca con un endemismo alto, juega sin duda un papel importante el aislamiento geográfico y pedológico, junto con el factor histórico, como también en el caso de las floras del Magdalena Medio y del Chocó colombiano y Pacífico ecuatoriano, separadas de la Amazonia por el levantamiento de los Andes.

En la región andina el factor de aislamiento geográfico y climático juega un papel importante. Este hecho es especialmente evidente en el caso de los páramos, que forman "islas" separadas en las áreas altas arriba del límite del bosque. Son como refugios interglaciales actuales, ya que muchos se juntaron durante épocas glaciales cuando el límite del bosque se hallaba mucho más bajo, especialmente en la cordillera Oriental colombiana. Un ejemplo de especiación en aislamiento nos lo dan los géneros *Espeletia* y *Diplostephium* (**Cuatrecasas**, 1986). Tienen respectivamente 6 y 5 especies endémicas en el macizo de los Páramos Almorzadero-Romeral, 2 y 0 en el Nevado del Cocuy, 11 y 10 en el macizo Bogotá-Sumapaz, 1 y 9 en los páramos de Puracé, etc.

El aislamiento geográfico entre las cordilleras Oriental y Central del norte andino, separadas por el valle tropical del Magdalena, pero en parte conectadas con la cordillera ecuatoriana, ha llegado a diferencias florísticas considerables. La cordillera Oriental tiene 38 especies de *Espeletia*, y 17 de *Espeletiopsis*, todas endémicas, 18 de *Puya* (15 endémicas), y 31 de *Diplostephium* (25 endémicas), mientras que para la cordillera Central estos valores son respectivamente 4(3), 5(2) y 17(9). En la cordillera Oriental colombiana hay además un número considerable de géneros, que no se encuentran en la Central. En todo esto, al lado del aislamiento de las cordilleras, deben haber jugado un papel la continuidad de la zona del páramo en la cordillera Central (pocas "islas") y el volcanismo activo (**Salamanca**, 1991; **Van der Hammen et al.**, 1994; **Van der Hammen**, 1998).

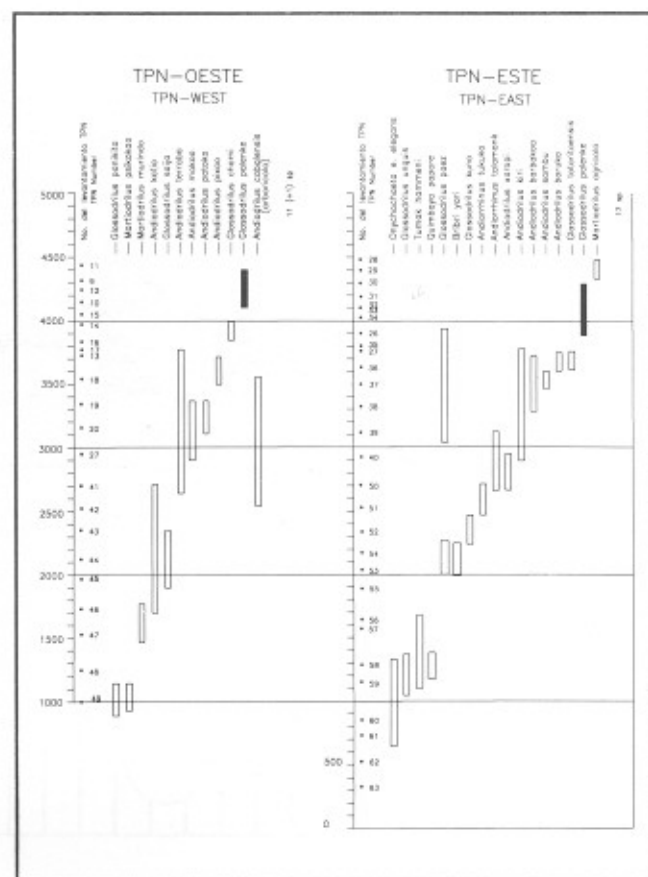


Figura 10. Distribución vertical de especies de lombrices en las vertientes occidental y oriental de la Cordillera Central colombiana, Sección Parque Los Nevados. Las dos vertientes no tienen ninguna especie en común (exceptuando una en el páramo). Datos del Proyecto Ecoandes; de **Righi & Van der Hammen**, 1995.

Existen también especies endémicas en las zonas de Bosque Andino y Subandino de las cordilleras y macizos relativamente aislados, (las tres cordilleras norandinas, el macizo de Santa Marta), como también en las dos vertientes de cada cordillera, en caso de aislamiento relativo (como es el caso en buena parte de la cordillera Central) por una zona continua de páramos. Un ejemplo impresionante nos lo da la distribución de las lombrices (Fig. 10); las dos vertientes muestran una clara distribución zonal vertical pero, fuera de una en el páramo, no tienen ninguna especie en común (Righi & Van der Hammen, 1995).

Conclusiones

Los actuales patrones de densidad de especies y de biodiversidad en general, y en especial de la diversidad

vegetal, son el resultado de una larga historia geológica y climática, de evolución-especiación, de migración y de extinción, y también de los actuales patrones climáticos. La separación y aislamiento de los continentes y el levantamiento de las cordilleras son los aspectos históricos de mayor importancia, siendo la causa respectivamente del desarrollo de una flora tropical de gran riqueza en el norte de Sudamérica, con centro en Amazonia, y una flora tropical montana igualmente rica en especies en la zona andina. Juntas forman la flora neotropical, con una diversidad de especies muy grande, mucho mayor que la de Africa o SE de Asia. Se ha desarrollado un endemismo considerable en partes aisladas por barreras, en los Andes, pero también en los Tepuyes y en la propia Amazonia.

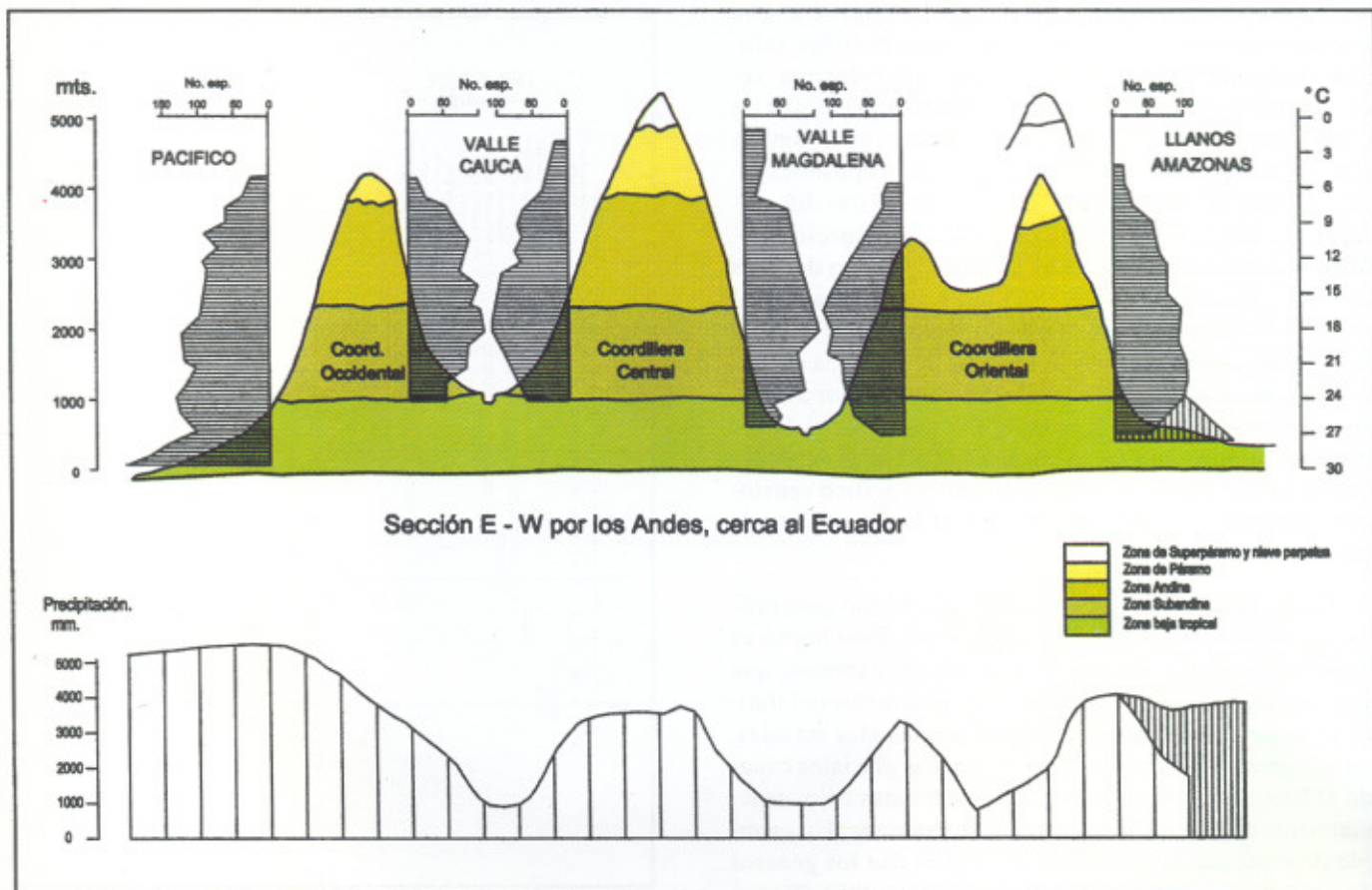


Figura 11. Sección esquemática Oeste-Este por las tres cordilleras de los Andes colombianos, con representación esquemática del número de especies por área mínima en las vertientes occidental y oriental de cada una según las figuras 4-8. Abajo: curva esquemática de la precipitación en la sección. La parte con rayas verticales a la derecha (arriba y abajo) representa respectivamente el número de especies y la precipitación en la parte sur (selva húmeda).

El impacto de los cambios climáticos del Terciario Superior y especialmente del Cuaternario, fue considerable; por un lado pueden haber estimulado la especiación y la inmigración, y por otro lado podrían haber causado una extinción considerable en la zona baja tropical, ya que parece que la diversidad de especies en los valles de inundación y sedimentación de los ríos puede haber sido mayor en el Mioceno que en el Holoceno.

En cuanto a la densidad de especies (número por área mínima), sabemos que existen relaciones positivas con la precipitación, con la temperatura (relacionada con la altitud) y con la humedad relativa del aire. Además, puede existir una relación positiva con la fertilidad y estructura favorable de los suelos y una relación con el nivel y la dinámica del agua en el suelo.

En la zona andina, hay una combinación de factores dominantes de precipitación y temperatura, que lleva al patrón que esquemáticamente es presentado en la Fig. 11:

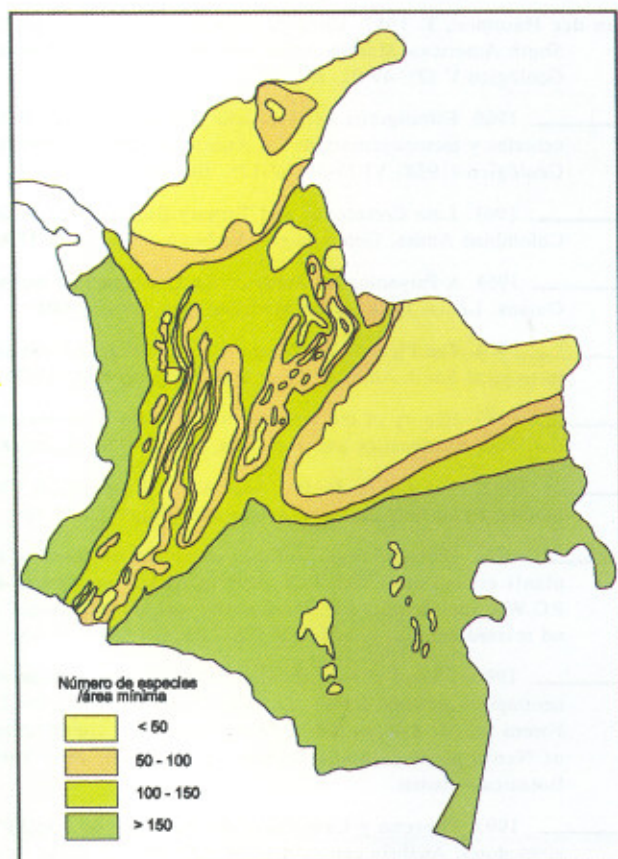


Figura 12. Ensayo de un mapa esquemático del número de especies de plantas (fanerógamas) por área mínima de vegetación zonal para Colombia.

en las vertientes exteriores húmedas domina el factor temperatura, en las vertientes interiores con sequía en la parte baja, la distribución vertical de la densidad de especies es el resultado de la combinación de los factores temperatura y precipitación.

Los datos sobre estos tipos de relaciones con factores climáticos, permiten un primer ensayo esquemático de un mapa de densidad de especies (o número de especies por área mínima) de comunidades zonales (Fig. 12).

Una vez mejorado, con base en datos más precisos y más abundantes, este tipo de mapas puede ayudar a entender mejor los patrones de diversidad y sus causas, y podría ser uno de los instrumentos para planear su conservación.

Referencias

- Andriessen, P.A.M., K.F. Helmens, H. Hooghiemstra, P.A. Riezebos & T. Van der Hammen. 1993. Absolute chronology of the Pliocene-Quaternary Sediment sequence of the Bogotá area, Colombia. *Quaternary Science Reviews* 12: 483-501.
- Bakker, J. 1990. Tectonic and climatic controls on the Late Quaternary sedimentary processes in a neotectonic intramontane basin. Thesis Ph. D. Univ. de Wageningen. También en: *El Cuaternario de Colombia*, 16: 169pp Hugo de Vries Lab., Amsterdam.
- Cuatrecasas, J., 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), "High Altitude Tropical Biogeography", p. 267-303 Oxford Univ. Press.
- Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae, in the Andes. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), "High Altitude Tropical Biogeography", p. 267 - 303. Oxford University Press.
- Duivenvoorden, J. & J.M. Lips. 1995. A land-ecological study of soils, vegetation and plant diversity in Colombian Amazonia. Tropenbos Series 12. The Tropenbos Foundation, Wageningen.
- Gentry, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phylogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *An. Missouri Bot. Garden*, 69: 557-593.
- . 1986. Species richness and floristic composition of Choco region plant communities. *Caldasia* 15: 71-91.
- Germeraad, J.H., C.A. Hopping & J. Muller, 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Review of Paleobotany and Palynology*, 6:189-348.
- Gonzalez Guzmán, E., 1967. A palynological study of the Los Cuervos and Mirador Formations (lower and middle Eocene); Tibú area, Colombia. Brill, Leiden.
- Helmens, K.F., 1990. Neogene-Quaternary Geology of the high plain of Bogotá, Eastern Cordillera, Colombia. *Dissertationes Botanicae* 163: 202 pp. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart. También en: *El Cuaternario de Colombia* 17, Hugo de Vries Lab., Amsterdam.

- Hergreen, C.F.W.**, 1975. Palynology of Middle and Upper Cretaceous strata in Brazil. *Meded. Rijks Geologische Dienst, N.S.* 26(3): 39-91.
- Hooghiemstra, H.**, 1984. Vegetational and climatic history of the High Plain of Bogota, Colombia. *Dissertationes Botanicae* 79: 368 pp. (J. Cramer, Vaduz). También en: *El Cuaternario de Colombia* 10. (Hugo de Vries Lab., Amsterdam).
- _____. & **E.T.H. Ran.** 1994. Late Pliocene-Pleistocene High resolution pollen sequence of Colombia: an overview of climatic change. *Quaternary International* 21: 63-80.
- _____. & **G. Sarmiento.** 1989. New long continental pollen record from a tropical intermontane basin: A Pliocene and Pleistocene history from a 540 m core. *Episodes* 14: 107-115.
- _____. & **T. van der Hammen.** 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rainforest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44:147-183.
- _____. **J.L. Melice, A. Berger & N. J. Shackleton,** 1993. Frequency spectra and paleoclimatic variability of the high resolution 30-1450 Ka Funza pollen record (Eastern Cordillera, Colombia). *Quaternary Science Reviews* 12:12 141-156.
- Hoorn, C.** 1993. Marine incursions and the influence of Andean Tectonics on the Miocene depositional History of northwestern Amazonia; results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 105: 267-309.
- _____. 1994. Miocene palynostratigraphy and paleoenvironments of northeastern Amazonia. PhD thesis, Univer. de Amsterdam, 156 pp. (publicado).
- Ledru, P.M.** 1992. Modifications de la végétation du Brésil Central entre la dernière époque glaciaire et l'époque interglaciaire actuel. *C.R. Acad. Sc. Paris, Ser II*, 314: 117-123.
- Leidelmeyer, P.** 1966. The Paleocene and Lower Eocene pollen flora of British Guyana. *Leidse Geologische Mededelingen* 38: 49-78.
- Lorente, M.A.** 1986 Palynology and palynofacies of the Upper Tertiary in Venezuela. PhD Thesis, Univer. Amsterdam. *Dissertationes Botanicae* 99. 222 pp. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- Muller, J., E. de Diacomo & A. W. Van Erve.** 1987. A palynological zonation for the Cretaceous, Tertiary and Quaternary of Northern South America. *American Association of stratigraphic palynologists, A.A.S.P. Contributions series* 19: 76 pp.
- Rangel, J.O.** 1995a. Diversidad y frecuencia de las familias, géneros y especies de plantas vasculares en el transecto Parque Los Nevados. En: *Estudios de ecosistemas tropandinos* 4: 419-430. J. Cramer. (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- _____. 1995b. Colombia, diversidad biótica. 442pp, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Regalí, M.S., N. Uesegui & Santos, A.** 1974. Palinología dos sedimentos, meso-cenozoicos do Brasil. *Boletim técnico da Petrobras* 17(3):177-171 y 17(4): 263-301.
- Righi, G. & T. Van der Hammen.** 1994. Distribución de especies de lombrices en las dos vertientes de la Cordillera Central (Transecto Parque los Nevados, Colombia). En: *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 4: 475-483. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- Salamanca, S.** 1991. The vegetation of the paramos and its dynamics in the volcanic massif Ruiz-Tolima (Cordillera Central, Colombia) (Ph.D. Thesis, Universidad de Amsterdam, 122 pp). También en: *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 5. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- Sarmiento Pérez, G.** 1993. Estratigrafía, Palinología y Paleocología de la Formación Guaduas (Maastrichtiano Paleoceno: Colombia). Tesis Universidad Amsterdam, e INGEOMINAS-Bogotá.
- Taylor, D.W.**, 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean Angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 88: 69-84.
- _____. 1995. Cretaceous to Tertiary geologic and angiosperm paleobiogeographic history of the Andes. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds). "Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests", p. 3-9. New York Botanical Garden.
- Urrego, L.E.** 1996. Los bosques inundables del Medio Caquetá (Amazonia Colombiana); caracterización y sucesión. *Estudios en la Amazonia Colombiana. Tropenbos Colombia, Bogotá.*
- Van der Hammen, T.** 1957. Climatic periodicity and evolution of South American Maestrichtian and Tertiary floras. *Boletín Geológico* V (2): 49-91. Bogotá.
- _____. 1960. Estratigrafía del Terciario y Maastrichtiano continentales y tectonogénesis de los Andes colombianos. *Boletín Geológico* (1958) VI (1-3): 67-125. Bogotá.
- _____. 1961. Late Cretaceous and Tertiary Stratigraphy of the Colombian Andes. *Geologie en Mijnbouw* 40 (5): 181-188.
- _____. 1963. A Palynological Study of the Quaternary of British Guiana. *Leidse Geologische Mededelingen*, 29:125-180.
- _____. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.
- _____. 1989. History of the montane forest of the Northern Andes. *Plant systematics and evolution*, 62: 109-114. Springer.
- _____. 1992. Historia, ecología y vegetación. Corporación Colombiana para la Amazonia, Aracacura (Bogotá). 411 pp.
- _____. 1994. Global change, shifting ranges and biodiversity in plants ecosystems. En: O.T. Solbrig, H.M. van Endem & P.G.W.J. van Oordt (eds). "Biodiversity and Global change" 2nd revised edition; p. 161-168. CAB International - TUBS.
- _____. 1995. Global change, biodiversity and conservation of neotropical montane forests. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.), "Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests" p. 603-608. New York Botanical Garden.
- _____. 1995. Plioceno y Cuaternario del Altiplano de Bogotá y alrededores. *Análisis geográficos* 24: 142 pp. y 2 mapas. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá.
- _____. 1998. Páramos. En: M.E. Chávez & N. Arango (eds). "Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad Colom-

- bia 1997". Tomo I Diversidad Biológica, p. 10-37 & 186-205. Instituto Alexander Von Humboldt, Bogotá.
- _____. & M. L. Absy. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 247-261.
- _____. & D. Burger. 1966. Pollen flora and age of the Takutu Formation (Guayana). *Leidse Geol. Meded.* 38: 173-180.
- _____. & A. M. Cleef. 1983. Trigonobalanus and the tropical amphipacific elements in the North Andean forest. *Journal of Biogeography* 10: 437-440.
- _____. & _____. 1986. Development of the high Andean Paramo flora and vegetation. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography* (Oxford University Press): 153-201.
- _____. & _____. 1992. Holocene changes of rainfall and river discharge in northern South America and the El Niño phenomenon. *Erdkunde* 46:252-256.
- _____. & A.G. Dos Santos, en prensa. La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque Los Nevados (cuarta parte y conclusiones). *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 5. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- _____. & C. García Mutis. 1965. The Paleocene pollen flora of Colombia. *Leidse Geol. Meded.* (1966) 35: 105-116.
- _____. & E. González. 1960. Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the Sabana de Bogotá (Colombia, South America) *Leidse Geol. Meded.* 25: 261-315.
- _____. & _____. 1964. A. pollen diagram from the Quaternary of the Sabana de Bogotá (Colombia) and its significance for the geology of the Northern Andes. *Geologie en Mijnbouw* 43 (3): 113-117.
- _____. & H. Hooghiemstra. 2000 Neogene and Quaternary history of vegetation, climate and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews* 19:725-742.
- _____. & P.M. Ruiz (eds). 1984. La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecto Buriticá. La Cumbre. *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 2:603 pp. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- _____. & T.A. Wijmstra, 1964. A palynological study on the Tertiary and Upper Cretaceous of British Guiana. *Leidse Geol. Meded.* 30: 183-241.
- _____. J. Barends, H. de Jong & A.A. de Veer, 1980/81. Glacial sequence and environmental history in the Sierra Nevada del Cocuy (Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 32: 247-340. También en: *El Cuaternario de Colombia*, 8. (T. Van der Hammen, editor; Amsterdam).
- _____. A. M. Cleef & G.W. Noldus. 1994. A palynological record of the Rosarito stratigraphical sequence of soils and tephra (Cordillera Central, Colombia): vegetational history of the last 35,000 years. En *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 4: 431-439. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- _____. J. H. Werner & H. van Dommelen, 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 16:1-122.
- Van der Wiel, A.M. 1991. Uplift and volcanism of the SE Colombian Andes in relation to Neogene Sedimentation in the Upper Magdalena Valley. Tesis Universidad de Wageningen. También en: *el Cuaternario de Colombia* 18 (208pp) (Amsterdam; T. Van der Hammen, editor).
- Van Geel, B & T. Van der Hammen. 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern-Cordillera, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14: 9-92. También en: *el Cuaternario de Colombia* 2 (Amsterdam).
- Wijmstra, T.A. 1971. The Palynology of the Guiana Coastal Basin. Tesis Universidad de Amsterdam, 62 pp.
- Wijninga, V.M. 1996. Paleobotany and Palynology of Neogene Sediments from the high plain of Bogotá (Colombia). Evolution of the Andean flora from a paleoecological perspective. Ph.D. Thesis. Univ. Amsterdam. También en: *El Cuaternario de Colombia*, vol. 21; (Lab. Hugo de Vries, Amsterdam).

CARLOS CUERVO MÁRQUEZ, EL BOTÁNICO

por

Santiago Díaz -Piedrahita*

Resumen

Díaz-Piedrahita, S.: Carlos Cuervo Márquez, el botánico. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 247-254, 2000. ISSN: 0370-3908.

Carlos Cuervo Márquez (Bogotá 2-VIII-1858, Méjico 11-IX-1930) sobresalió como botánico, antropólogo, militar, político, periodista, diplomático, estadista e historiador. Se presentan algunos datos biográficos y se hace un análisis de sus trabajos botánicos, en particular del libro "*Tratado Elemental de Botánica*" publicado en 1913.

Palabras clave: Carlos Cuervo Márquez, Botánica, Colombia, Historia.

Abstract

Carlos Cuervo Márquez is known as a botanist, anthropologist, military officer, politician, journalist, public officer, diplomatist and historian. Some biographical data are presented as well as an analysis of his botanical publications, especially his book "*Tratado elemental de Botánica*" published in 1913.

Key words: Carlos Cuervo Márquez, Botany, Colombia, History.

La personalidad

El 2 de agosto de 1948, como un homenaje a su memoria, la Academia Colombiana de Historia descubrió un retrato del general Carlos Cuervo Márquez. El mismo, obra del maestro Delio Ramírez pasó a engrosar la galería de historiadores de la Corporación. Su inauguración se llevó a cabo al cumplirse noventa años del nacimiento de tan distinguido naturalista, educador, militar y hombre de

estado, y como reconocimiento a una vida consagrada al servicio de la ciencia y del país. La vida de Cuervo Márquez presenta dos facetas: la del investigador y la del hombre de estado; polifacético en su personalidad, supo alternar con tino las actividades de botánico, antropólogo, militar, político, periodista, estadista e historiador.

Primogénito del matrimonio de don Luis María Cuervo Urizarri y de doña Carolina Márquez del Castillo, el

* Miembro de número de las Academias Colombiana de Historia y Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

futuro general, nació en Bogotá el 2 de agosto de 1858¹ en el seno de una de las más distinguidas familias de la ciudad, notable por haber aportado a la nación destacados hombres de ciencia, literatos y políticos, entre quienes cabe citar a sus abuelos, don Rufino Cuervo Barreto y don José Ignacio de Márquez, así como a sus tíos Rufino José, el gran filólogo, Angel, distinguido literato y Antonio, político y militar. Su padre sobresalió como educador y militar, además de prestar importantes servicios a la ciudad capital a través de la "Junta de Ornato", de la que fue uno de sus promotores. Con tales antecedentes, no resulta extraño que don Carlos contase con una formación cultural y con una capacidad intelectual tales, que le permitieron desempeñar con igual éxito los cargos públicos, el periodismo y la milicia.

A lo largo de su vida, Cuervo Márquez supo alternar su vocación natural de investigador en los campos científico e histórico, con su voluntad de servicio a la patria; por ello aceptó sin reserva elevados cargos públicos y diplomáticos que desempeñó con responsabilidad; sin embargo, durante las crisis políticas, no vaciló en tomar partido al lado de quienes propendían por la legalidad con el fin de defender sus convicciones; por ello participó con entusiasmo como militar en las contiendas civiles de 1876, 1885, 1894 y 1899, alcanzando con merecimientos el cargo de general. En la de 1876 hizo parte de las guerrillas que combatían contra el gobierno de Aquileo Parra en Cundinamarca, Boyacá y Santander. Superado el conflicto se dedicó a las labores agrícolas y a la redacción del trabajo del que luego nos ocuparemos. En 1887, en compañía de varios amigos realizó un interesante viaje a Tierradentro, periplo durante el cual ascendieron al Nevado del Huila; posteriormente, en 1869, hizo un viaje a los Llanos de San Martín en compañía de Francisco Javier Vergara y Velasco. En 1892, y dado su gran interés por la prehistoria, viajó a San Agustín, donde completó el cuadro de sus observaciones etnográficas, botánicas, geológicas y arqueológicas; allí estudió en forma individual muchas de las estatuas, comparándolas con figuras similares de otras culturas de Perú y México; sus aportes al conocimiento en este campo fueron novedosos y enriquecedores. El testimonio de Cuervo sobre la estatuaria de San Agustín es valioso no sólo por sus apreciaciones, sino por el inventario de las estatuas, en el cual aparece la localización de los lugares donde fueron halladas por Codazzi. Tal censo ha servido a los investigadores posteriores para determinar, a partir de 1893, cuán-

tas estatuas han sido rotas, removidas o sustraídas de su sitio original². Fruto de sus cuidadosas observaciones y análisis fue el trabajo titulado "*Arqueología agustiniana*", publicado en el Boletín de Historia y Antigüedades en 1941 y reproducido luego en "*Estudios Arqueológicos y Etnográficos*".

De personalidad tan polifacética quiero recordar, no al político que ocupó en propiedad o como encargado varios ministerios como los de Instrucción Pública, Relaciones Exteriores, Gobierno y Guerra durante las administraciones de Manuel Antonio Sanclemente, Rafael Reyes y Carlos E. Restrepo; tampoco evoco al gobernador y al Secretario de Gobierno de su departamento, ni al parlamentario que ocupó una curul por Cundinamarca en el Congreso de la República o una silla en su Asamblea legislativa por el círculo de Sopó. No quiero destacar al diplomático que representó a su país ante la Santa Sede o ante gobiernos como los de Argentina, Brasil, Venezuela, Cuba y México, ni al periodista que fundó "*El Imparcial*" o que dirigió "*El Nuevo Tiempo*". Tampoco voy a evocar al catedrático de historia del Colegio Mayor de Nuestra Señora del Rosario y autor de una importante biografía de su abuelo, que corresponde a los volúmenes 17 y 18 de la Biblioteca de Historia Nacional, ni al académico, miembro destacado de varias entidades científicas y culturales. Bien conocida es su trayectoria como fundador de la Comisión de Historia y Antigüedades Patrias, más tarde Academia Colombiana de Historia, entidad a la que presidió durante el período 1915-1916. A quien deseo recordar es al botánico, al profesor de dicha asignatura en la Escuela de Medicina de la Universidad Nacional; al hombre que recorrió, movido por su inteligente curiosidad apartadas regiones del territorio nacional, tomando atenta nota de sus bellezas naturales, de sus particularidades y de su rica y exuberante flora; a quien deseo destacar es al investigador que durante varias etapas de su vida se dedicó con esmero, a la que el gran Linneo calificara como la "*ciencia amable*".

Pese a sus múltiples ocupaciones, Cuervo Márquez contó con el tiempo suficiente para cultivar la botánica y para incursionar en la geología, la arqueología y la etnografía, ello gracias al germen recibido en el Colegio de San José, establecimiento educativo fundado por su padre, germen que encontró terreno propicio para su desarrollo en la Escuela de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional, en

1 En algunos escritos aparece como fecha de su nacimiento el 1 de julio y, en otros, como año del mismo el de 1857. La fecha correcta es la que se cita en el texto.

2 Al respecto puede verse Preuss, T. 1974. Arte Monumental Prehispánico. Excavaciones hechas en el Alto Magdalena y San Agustín. (Colombia). Dirección de Divulgación Cultural de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, páginas 34 y 68.

cuyas aulas recibió el estímulo necesario para madurar su vocación de estudioso de la naturaleza. Entonces era rector de la Universidad don Santiago Pérez. La Escuela era regentada por el doctor Andrés María Pardo, y entre su planta docente figuraban personalidades tales como José Francisco Bayón Fernández, Liborio Zerda, Nicolás Sáenz, Camilo Michelsen, Francisco Montoya y Carlos Balén. Los estudios botánicos los inició bajo la tutela del profesor Francisco Gómez Calvo, quien como buen pedagogo, supo inculcar en su discípulo el amor y el respeto por las plantas y por la naturaleza. Estos estudios emprendidos con entusiasmo durante su juventud, nunca fueron del todo abandonados; por el contrario, don Carlos supo continuarlos en el transcurso de su vida, alternándolos con las campañas militares y con el desempeño de los cargos públicos y del servicio diplomático, aunque con el tiempo se orientaron más hacia el campo antropológico.

Estos antecedentes nos aclaran el por qué este funcionario público, militar destacado y periodista erudito pudo escribir obras tan disímiles en su temática como el *“Tratado elemental de Botánica”*, libro del cual hablaremos luego con detenimiento, y *“Prehistoria y Viajes”*, obra publicada en Bogotá en 1893 y reeditada bajo el título de *“Estudios arqueológicos y etnográficos”*, primero en Madrid en 1920 y luego en Bogotá en 1956. Dicho libro, en su versión corregida y aumentada, recoge interesantes observaciones sobre Tierradentro, los Llanos de San Martín y del Ariari, y la Serranía de la Macarena, las grandes razas sudamericanas, los caribes, los orígenes del pueblo chibcha, los paeces, los tayronas y el régimen altimétrico de la flora colombiana. Este último texto fue previamente publicado en la *“Nueva Geografía Colombiana”* de Vergara y Velasco, y también como anexo en un censo nacional de población dado a conocer a comienzos del siglo XX. Dicho trabajo igualmente apareció en 1913 como capítulo final del *“Tratado Elemental de Botánica”*. Cierra la obra un original trabajo sobre la percepción de los colores entre algunas tribus indígenas de Colombia. Los *“Estudios arqueológicos y etnográficos”* constituyen quizás la obra más importante y original de nuestro personaje en el campo de las ciencias. Por haber centrado esta lectura en la actividad botánica de Cuervo, no me detendré en su análisis; además, el mismo ya fue hecho en forma magistral por el Dr. Luis Duque Gómez, bajo el título de *“Significado de una tarea científica”*³. En el campo



Figura 1. Carlos Cuervo Márquez, Bogotá, 2 de agosto 1858, México 11 de septiembre 1930. Retrato de Delio Ramírez, Pinacoteca de la Academia Colombiana de Historia.

de las ciencias naturales es igualmente interesante el estudio titulado *“Las conmociones geológicas de la Epoca Cuaternaria en la Sabana de Bogotá y sus alrededores”*, folleto publicado en 1923.

Desde el punto de vista político, y como lo han señalado algunos de sus biógrafos⁴ Cuervo Márquez se identificaba con el ideario de la Regeneración; para él la política conservadora debía ser tolerante con el fin de garantizar sus derechos a todos los ciudadanos. Por tal motivo, en más de una oportunidad se retiró de las actividades públicas, al encontrar en desacuerdo sus ideales y sus con-

3 Estos comentarios críticos aparecieron como prólogo de la edición de los *“Estudios arqueológicos y etnográficos”* publicada en 1956 como volumen 27 de la Biblioteca de la Presidencia de Colombia.

4 Véanse al respecto las reseñas publicadas por Guillermo Otero Muñoz en 1942 y Nicolás García Samudio en 1948.

vicciones con las políticas gubernamentales. Carlos Cuervo contaba 72 años cuando le sorprendió la muerte el 11 de septiembre de 1930; entonces ocupaba el cargo de embajador ante Méjico.

La obra botánica

Como naturalista, Cuervo Márquez es conocido por ser el autor del "*Tratado elemental de Botánica*", obra aparecida en 1913, pero publicada previamente y por entregas en los Anales de Instrucción Pública a lo largo de 1887. Sin embargo, lo que casi todos ignoran, es que desde las aulas escolares se inició en tal actividad, no como un simple participante de los cursos regulares, sino enfrentando dos retos de magnitud: nada menos que la elaboración de una flora de Cundinamarca, y de un catálogo de la flora de Colombia. Con los años lograría parcialmente ambos propósitos. El primero de estos trabajos se corresponde en el sentido exacto con la acepción flora, puesto que se trata de una obra completa, aunque no exhaustiva, sobre las plantas de una región delimitada; el segundo es una lista completa de los géneros y especies de plantas entonces registrados para el país. Como es obvio, tales trabajos culminaron años más tarde con el manuscrito del "*Tratado Elemental de Botánica*". El mismo, según advierte el autor, fue redactado en ratos de ocio y cuando se dedicaba a labores agrícolas, en una época ya lejana.

Advertía el Dr. Cuervo, en una nota introductoria escrita en septiembre de 1912, que el estudio de la botánica debía ser esencialmente objetivo y que los textos europeos, únicos a disposición de los estudiantes colombianos, adolecían del defecto de tratar exclusivamente plantas propias de la zona templada, muchas de ellas desconocidas en nuestro suelo y en las regiones tropicales. Por ello los jóvenes al salir de las aulas, conocían la teoría, pero desconocían la flora de su propia región, siendo incapaces de clasificar las plantas con las que habían convivido desde niños, y con las que estaban en contacto permanente. Por ello, su propósito era el de ofrecer una obra útil en el estudio de la flora intertropical americana y en particular de la de Colombia, "*tan rica, tan variada y exuberante*". Este vacío lo apreció Cuervo en su condición de estudiante y lo ratificó cuando regentaba la cátedra de botánica en la Escuela de Medicina y Ciencias Naturales de la Universidad Nacional. Uno de los objetivos de la obra era el de prestar especial atención a las plantas más importantes desde el punto de vista de sus propiedades, sus usos y aplicaciones en la terapéutica, la industria y la economía doméstica, con indicación de los lugares donde crecen espontáneamente y de los nombres vulgares con que se conocen en las distintas regiones.

El "*Tratado*", como efectivamente sucedió, debía despertar en la juventud patria el interés en el estudio de la flora nacional. Para cumplir con tal propósito, en 1883 el autor cedió sus derechos a la Secretaría de Instrucción Pública. Para honrarlo por "*su talento ilustrado y por su generoso patriotismo*", la Secretaría sometió los dos volúmenes manuscritos al veredicto del Consejo Académico de la Universidad Nacional. El evaluador designado por la corporación fue don Liborio Zerda. El informe respectivo se cierra con la recomendación de que se apruebe el siguiente proyecto de resolución:

"Dense las gracias al señor Carlos Cuervo Márquez y solicítese al Señor Secretario de Instrucción Pública ordene la publicación del TRATADO ELEMENTAL DE BOTÁNICA, que el señor Cuervo ha obsequiado a esa Secretaría".

El Consejo Académico acogió tal recomendación y dio curso a la publicación de la parte taxonómica en los Anales de Instrucción Pública.

El informe del Dr. Zerda señala al doctor José Francisco Bayón Fernández, catedrático de botánica de la Universidad Nacional, como la persona más competente para juzgar los méritos de la obra de Cuervo; Bayón previamente y por solicitud del propio autor, había hecho una elogiosa evaluación, en la que destaca los méritos, la claridad conceptual y el ordenamiento lógico de las materias tratadas, así como el uso de ejemplos prácticos tomados de la flora colombiana. Tales apreciaciones fueron compartidas plenamente por Zerda, quien destacó cómo el trabajo de Cuervo se correspondía con los esfuerzos gubernamentales tendientes a impartir una instrucción verdaderamente científica en la Universidad Nacional.

El plan primitivo de la obra, tal como fue concebido en 1872, era más ambicioso, puesto que comprendía el estudio detallado de todas las familias naturales con la expresión de los géneros más importantes, pero fue reducido para adaptarlo a los programas de los cursos que se seguían en las facultades universitarias y en los colegios públicos y privados. En la obra definitiva se da prelación al estudio de la botánica aplicada, que a juicio de su autor era la más importante, principalmente para los estudiantes de medicina; por ello, los capítulos destinados a la histología, la organografía y la fisiología vegetales se redujeron sustancialmente. En el "*Tratado*", además de varios capítulos de índole general y obviamente basados en otras obras, se destacan interesantes observaciones de primera mano sobre la distribución de las especies vegetales, sobre sus nombres vernáculos y sobre los usos populares dados a muchas de ellas en nuestro medio.

Como ya se indicó, la afición a la botánica la adquirió Cuervo Márquez en el Colegio de San José, donde recibió las enseñanzas de Francisco Gómez Calvo, personaje a quien no hemos podido seguir la pista, pero bajo cuya dirección preparó dos impresionantes escritos, que aunque de carácter preliminar, sirvieron como base para la elaboración del "*Tratado Elemental de Botánica*". Sea este el momento de rendir un tributo de admiración a tal maestro, quien logró con creces ser superado ampliamente, al menos por uno de sus discípulos.

La primera obra botánica de nuestro personaje fue realizada en 1872, cuando Cuervo apenas contaba 14 años. La tarea, ambiciosa por demás, consistió en la redacción del texto titulado "*Ensayos sobre la flora cundinamarquesa*". El manuscrito correspondiente se conserva en los archivos de la Academia Colombiana de Historia; se trata de un libro de 45 cm de largo, por 32 cm de ancho en el cual están consignadas las descripciones de los caracteres distintivos de 124 familias, con ejemplos de cada una de ellas, tomados entre las plantas más representativas del departamento. El mismo sigue el sistema de clasificación de Antonio Lorenzo de Jussieu, un sistema de tipo natural, en el cual las plantas se consideran como un todo atendiendo a su organización íntima; por ello se inicia con las acotiledóneas o plantas celulares (algas, hongos, líquenes, hepáticas, musgos, y helechos), a las que se oponen las plantas vasculares, que a su vez se dividen en monocotiledóneas y dicotiledóneas, divisiones que se corresponden con los vegetales de crecimiento endógeno y de crecimiento exógeno del sistema propuesto por Alphonse De Candolle, otro de los métodos de corte natural que precedieron a los sistemas filogenéticos utilizados en la actualidad.

En este manuscrito, admirable para ser hecho por un adolescente, encontramos algunas observaciones bastante curiosas, como la siguiente:

"nosotros tenemos dos especies de *Carica*, la papaya de Bogotá y la de tierra caliente, que se deben considerar como una sola especie, pues las semillas de la papaya calentana sembradas en Bogotá producen la papaya común; la diferencia tal vez no proviene sino de la influencia del clima".

Bastante rara es esta apreciación, donde el parecido morfológico de las especies confundió a Cuervo, haciéndole ver una enorme influencia del clima sobre tales especies, al punto de confundirlas como una sola. Es posible que haya redactado este párrafo teniendo fresca la lectura del trabajo de Francisco José de Caldas "*Del influjo del clima sobre los seres organizados*" o alguna obra filosófica de índole pascaliana.

El segundo trabajo, emprendido un año más tarde, es decir en 1873, se titula "*Apuntes sobre la Flora Colombiana*" y corresponde a un completo catálogo de las familias y los géneros registrados hasta entonces para la flora colombiana. El manuscrito se compone de una lista de 1872 géneros, 1320 especies y 85 familias con sus respectivos índices. En el campo de la taxonomía vegetal, la única novedad propuesta por Cuervo Márquez fue un binomio publicado en 1920 dentro de la descripción del Llano (Parte IX: El Ariari) y como parte de los "*Estudios Arqueológicos y Etnográficos*". Se trata de un nuevo concepto genérico monotípico distinguido con el nombre de *Ariaria superba*. La descripción correspondiente aparece en el texto explicativo de la vegetación de las selvas de galería del río Ariari, concretamente del área cercana a la desembocadura del río Iracá. El nombre genérico *Ariaria* alude al río en cuyas márgenes prospera la especie, y el

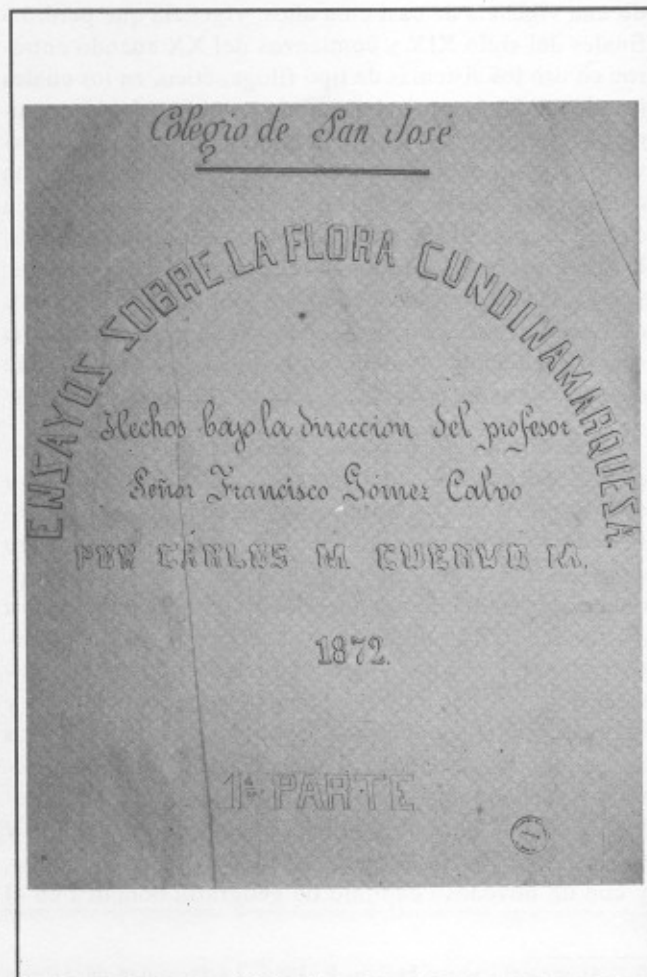


Figura 2. Carátula del "*Ensayo sobre la flora cundinamarquesa*". Archivos de la Academia Colombiana de Historia.

epíteto *superba* se refiere a la belleza de las flores, caracterizadas por presentar grandes pétalos, en parte colgantes, y estambres muy vistosos. Infortunadamente, este hermoso árbol de llamativas flores y perteneciente a la caesalpináceas fue descubierto previamente en el río Tarapoto, tras lo cual fue descrito bajo el nombre *Bauhinia tarapotensis* por George Benthham, quien lo dio a conocer en 1870 en la "*Flora Brasiliensis*". Cuervo encontró la planta en cuestión en 1869, pero la publicación de su propuesta fue posterior, razón por la cual, tanto el nombre *Ariaria* como el epíteto *superba*, aplicado a *Bauhinia* pasaron a la sinonimia.⁵

La obra botánica de Carlos Cuervo Márquez cuenta con el mérito de haber sido hecha venciendo las dificultades propias de un trabajo científico, en una época en la que se carecía de suficiente documentación. La parte taxonómica del "*Tratado*" sigue el sistema de clasificación de Alphonse De Candolle, un sistema que había tenido una vigencia de casi cien años, vigencia que perdió a finales del siglo XIX y comienzos del XX cuando entraron en uso los sistemas de tipo filogenético, en los cuales las plantas se agrupan de acuerdo con la evolución natural y el parentesco de las especies. Aunque la obra de Cuervo ignora la evolución y carece de ilustraciones, cuenta con el mérito de ser clara en sus conceptos, pedagógica en su concepción, motivos por los cuales sirvió como libro de consulta forzosa para los estudiosos de las plantas, y se utilizó como texto regular por largos años en muchos establecimientos educativos del país. A pesar de ello, ha sido parcialmente olvidada por algunos de quienes se han ocupado de la historia de las ciencias en nuestro medio.

En realidad, aparte de este libro, los textos de botánica al alcance de los estudiantes de finales de siglo XIX y de comienzos del XX eran pocos; se contaba con el "*Ensayo de Jilolojía colombiana*" de Francisco Bayón, libro cuyo contenido se centra en la clasificación y descripción de las cualidades de algunas maderas; con la "*Flora de Colombia*" de Santiago Cortés, obra orientada a la parte terapéutica y pobre o carente de contenido en los capítulos relativos a la citología, la histología, la fisiología y la organografía, aunque rica en datos relativos a los usos de las plantas y extensa en la parte pertinente a las leguminosas, contando además con un capítulo de paleontología donde se hace un bosquejo de la geología del país y se clasifican los fósiles existentes en el Museo Nacional, y con un novedoso capítulo de geografía botánica en el

cual se subdivide el país en trece regiones biogeográficas. Otro trabajo, comparable con el de Cuervo Márquez en su contenido es el del tunjano Ceferino Hurtado, quien por haber editado su "*Compendio de Botánica elemental*" en Curaçao, y por haberlo redactado cuando residía en Caracas, junto con su obra, un total desconocido en nuestro medio. El "*Tratado elemental de Botánica*" de Cuervo Márquez mantuvo su vigencia por un buen tiempo, siendo desplazado poco a poco por los libros de texto redactados por los Hermanos de las Escuelas Cristianas, así como por algunas obras menores y de alcance apenas regional como la de Joaquín Antonio Uribe. Finalmente fue relegado por una obra de mayor envergadura y originalidad como lo es "*Plantas útiles de Colombia*", texto de Enrique Pérez Arbeláez que llegaría a convertirse en la "biblia" de los estudiosos de las plantas durante la segunda mitad del siglo XX.

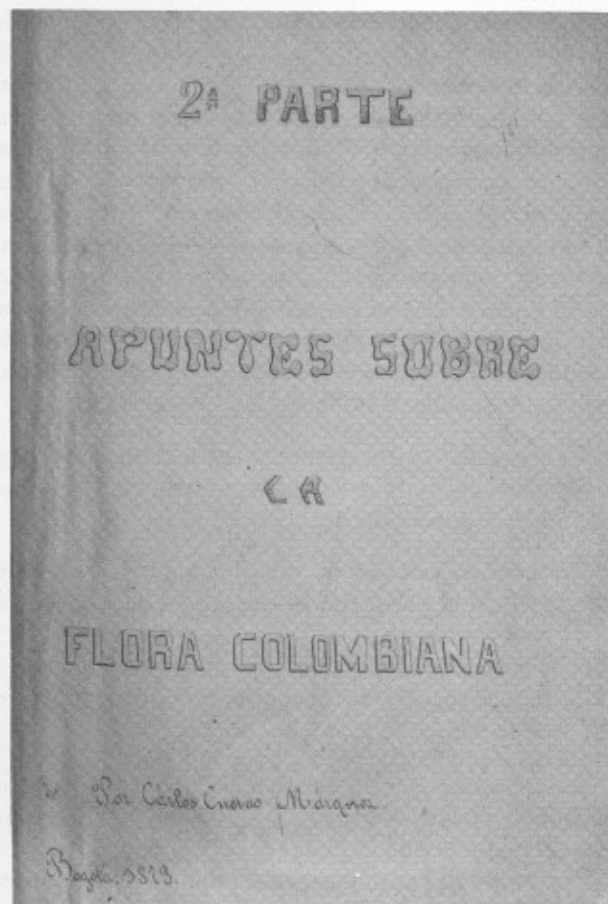


Figura 3. Carátula de "*Apuntes sobre la flora colombiana*". Archivos de la Academia Colombiana de Historia.

5 Al respecto véase Forero, E. 1966. La identidad de *Ariaria superba* Cuervo Márquez (Caesalpinaceae - Bauhiniaceae). Mutisia, Acta Botánica Colombiana 30: 1 - 4.

La tabla de materias o plan de la obra de Cuervo Márquez abarca tres partes: la primera se ocupa de la organografía, la segunda trata la fisiología vegetal y la tercera abarca la taxonomía. La parte organográfica incluye la citología, la histología y los órganos vitales o fundamentales, así como los órganos accesorios. Los distintos capítulos cubren completamente el tema siendo exhaustivos en particularidades relativas a la fitografía del tallo, la hoja, la flor, el fruto y la semilla. La germinación de la semilla y el grupo de las criptógamas merecen capítulos separados. La segunda parte se ocupa de la fisiología y trata procesos tales como la absorción de agua y nutrientes, el metabolismo, el crecimiento, las secreciones y excreciones, la reproducción, la transpiración y la respiración, proceso que divide, acorde con lo que se sabía entonces, en respiración diurna y respiración nocturna, ignorando, como resulta obvio, el proceso de la fotosíntesis. Aunque en algunos aspectos carece de la suficiente actualidad, el texto aclara creencias populares como las presuntas emanaciones de algunas plantas, que en realidad corresponden a efectos alérgicos o tóxicos producidos por el polen o por algunos exudados emanados por especies como el manzanillo y el Juan Fernández.

El tratamiento pone de presente excelentes conocimientos botánicos y bastante erudición en el manejo de la terminología; el texto no deja de lado ninguna de las particularidades del reino vegetal y es profuso en ejemplos tomados de la flora colombiana, los que se citan con su nombre científico y con el nombre vulgar respectivo. Adolece, como ya se indicó, de la falta de figuras explicativas, por entonces una limitante tanto de tipo técnico como económico. Obviamente el contenido está acorde con los conceptos manejados en la época, teniendo tan solo el vacío de la parte evolutiva, la cual no se trata ni en forma tangencial. Otra falla menor es la de no distinguir claramente entre las condiciones epífitas y parásita al referirse a algunas especies de orquídeas y moráceas. Sin embargo, el error más curioso aparece en todas las ediciones de la geografía botánica o régimen altimétrico de la flora; se trata de una imprecisión de tipo idiomático, rara en la pulcra redacción de Cuervo, quien califica las variaciones del clima como condiciones "*climatéricas*", término claramente alusivo al ocaso de la actividad sexual, y no como condiciones "*climáticas*"; esta equivocación es frecuente en los actuales "comunicadores" pero resulta rara en un personaje con una tradición lingüística tan refinada como la de don Carlos.

En el campo científico los conceptos evolucionan permanentemente, y se producen avances que quitan vigencia a las nociones previas. Esto, inexorablemente afecta

cualquier obra botánica, situación de la que no escapa el libro de Cuervo Márquez. Al cerrar estos comentarios relativos al mismo, quiero destacar como su parte más valiosa la relativa al "*Índice alfabético de algunos de los nombres vulgares de las plantas citadas*". Aunque los fitónimos también evolucionan, cayendo en desuso o siendo reemplazados por nuevos apelativos, la lista presentada agrupa 1018 nombres con sus respectivas equivalencias. Tales nombres son de gran utilidad para localizar plantas, para estudiar su distribución geográfica y para analizar la evolución del lenguaje.

Indudablemente, la obra botánica de Cuervo está basada en libros de su época. Como era usual entonces, no se citaba la bibliografía pertinente; los autores simplemente traducían, adaptaban y modificaban algunos textos para elaborar sus propios trabajos, confiriéndole al

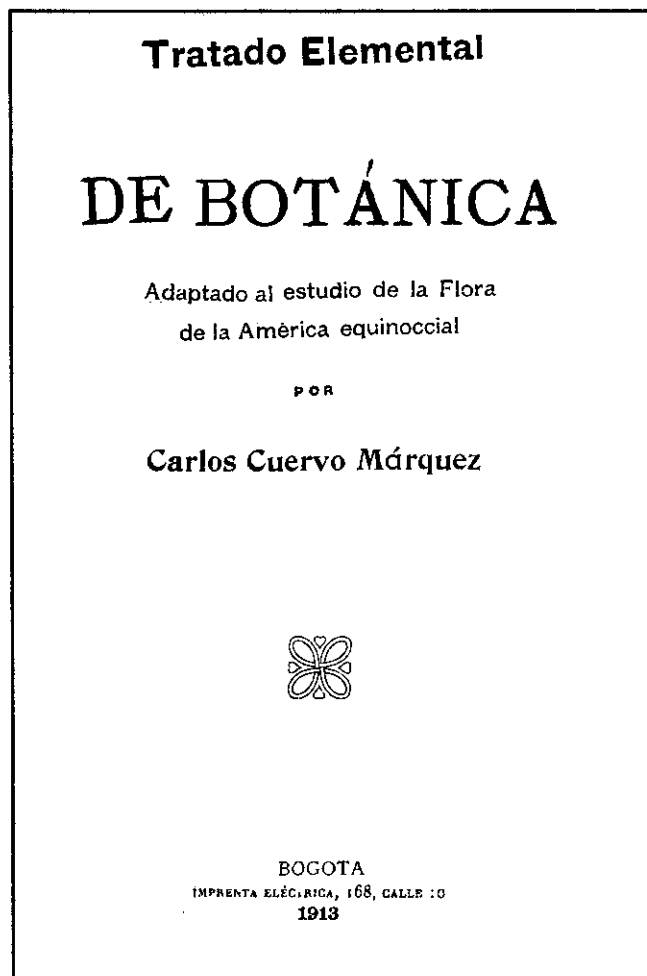


Figura 4. Facsímil de la portada del "*Tratado Elemental de Botánica*".

tema un toque muy personal. En el caso del "*Tratado elemental de Botánica*" es obvia una vasta consulta de la literatura pertinente, especialmente en relación con los usos dados a las plantas y con su distribución en el territorio nacional; el texto pone de presente un amplio conocimiento del tema, tanto desde el punto de vista botánico como del farmacológico. Cuervo cita variados autores: dentro de los botánicos menciona una o varias veces a Linneo, Jussieu, De Candolle, Adanson, Brown, Karsten, Endlicher, Figuier, Matís, Cortés, Goudot, André, Lindley, Mutis, Humboldt, Bonpland, Kunth, Saint Hilaire, Darwin, Planchon, Decaisne y Triana; igualmente cita a varios médicos, químicos y farmacólogos como Schleiden, Morin, Delile, Hoedler, Stenhouse, Bretschneider, Herbold, Montegazza, Liebig, Descot, Chevreuil, Cook, Martius, Pelouse, Descourtils, Grosourdy, Mirbel, Magendie, Faiden, Payen, Allegre, Vaukelin, Nicolás Osorio y el Dr. Martínez. De manera anecdótica menciona a John Winter, viajero del siglo XVI, al padre Acosta y a su "*Historia Natural de las Indias*", a Napoleón y al Cardinal Richelieu.

Mucha de la información proporcionada por Cuervo Márquez es de primera mano, y fue metódicamente recogida durante sus viajes a distintos puntos de la geografía nacional. No conocemos de la existencia de un herbario que respalde sus aseveraciones, aparte de algunos fragmentos de plantas que se conservan entre las hojas de sus primeros trabajos; a pesar de ello son indudables sus conocimientos en relación con las plantas y con la composición y distribución de la flora colombiana. El "*Tratado elemental de Botánica*" es el fruto de sus trabajos juveniles, enriquecidos con el estudio detenido y cuidadoso de las plantas y con el ejercicio de la cátedra en la Universidad Nacional. Esta obra sirvió como texto de consulta y de enseñanza a varias generaciones de colombianos y constituye un testimonio del desarrollo científico alcanzado a finales del siglo XIX y principios del XX. Por ello merece ser rescatada del olvido y tenida en cuenta como uno de los pilares del desarrollo botánico colombiano.

Bibliografía

- Cuervo Márquez, C. 1872. Ensayos sobre la flora cundinamarquesa, hechos bajo la dirección del profesor Señor Francisco Gómez Calvo. Colegio de San José, 1ª parte. Manuscrito inédito conservado en los archivos de la Academia Colombiana de Historia.
- _____. 1873. Apuntes sobre la flora colombiana. 2ª Parte. Manuscrito inédito conservado en los archivos de la Academia Colombiana de Historia.
- _____. 1887. Tratado elemental de Botánica. Publicado por entregas en los "Anales de Instrucción Pública". Imprenta de la Luz, Bogotá.
- _____. 1913. Tratado elemental de Botánica, adaptado al estudio de la flora de la América equinoccial. Imprenta Eléctrica, Bogotá.
- _____. 1956. Estudios arqueológicos y etnográficos. Biblioteca de la Presidencia de Colombia 27. Editorial Kelly, Bogotá.
- Cuervo Márquez, L. 1940. Carlos Cuervo Márquez. Nota biográfica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 3(11): 351-355.
- Díaz Piedrahita, S. 1991. La Botánica en Colombia. Hechos notables en su desarrollo. Colección Enrique Pérez Arbeláez 6. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Santafé de Bogotá.
- _____. 1996. Notas para la biografía de cuatro botánicos bogotanos del siglo XIX. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 20(76): 111-119.
- _____. 1999. La Escuela de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. (1867-1902). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 23(Suplemento especial) 513-525.
- García Samudio, N. 1948. El General Carlos Cuervo Márquez, en Homenaje a la memoria del General Carlos Cuervo Márquez. 15-40. Academia Colombiana de Historia. Bogotá.
- López de Mesa, L. 1942. Historia de la Cancillería de San Carlos. I. Imprenta del Estado Mayor General, Bogotá.
- Ortega Ricaurte, E. 1953. Bibliografía Académica. Academia Colombiana de Historia. Bogotá.
- Otero Muñoz, G. 1942. Bocetos biográficos de cien cancilleres colombianos, en Historia de la Cancillería de San Carlos, volumen I: Pórtico. Imprenta del Estado Mayor, Bogotá.

SÍNTESIS HISTÓRICA DE LA BIOGEOGRAFÍA

por

Jorge Llorente Bousquets^{1,3}, Nelson Papavero², Alfredo Bueno Hernández⁴

Sigue ahora el lugar, que, como dijimos hace poco, se constituye en las definiciones de las cosas que pueden ser definidas. El lugar, ciertamente, no es otra cosa que el ámbito en el cual se recluye una determinada cosa dentro de límites fijos.

Conjuntamente con él -a saber el lugar- es comprendido siempre y enteramente el tiempo, ya que no es posible entender el lugar de una vez separado del tiempo, tanto como tampoco puede ser definido el tiempo sin implicar a la vez el lugar. Hay que situarlos, en efecto sobre aquellas cosas que existen simultáneamente y siempre, de una manera inseparable. Y sin ellos ninguna esencia de las que reciben el ser por la generación, podría en modo existir o ser conocida.

Peryphiseon. De divisione naturae (862-866). Juan de Escoto.

Resumen

Llorente B., J.: Síntesis histórica de la biogeografía. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 255-278, 2000. ISSN 0370-3908.

Se ofrece una síntesis de la biogeografía desde la antigüedad a la época contemporánea, refiriendo los mitos de la creación y su predominio, los principales protagonistas y las obras fundamentales donde se citan las ideas, hipótesis y teorías para explicar la distribución de los seres vivos: San Agustín, D'Acosta, Kircher, Linnaeus, Buffon, Humboldt, De Candolle, Lyell, Wollaston, Von Buch, Sclater, Hooker, Wallace, Darwin y otros más. Se enfatiza cómo la idea de un centro de origen norteño y dispersión a través de una geografía estable predominó en el pensamiento biogeográfico hasta la década de 1960. Durante las últimas tres décadas, Croizat con sus seguidores neozelandeses y su panbiogeografía; Nelson, Platnick y otros con su Biogeografía Cladista o de la Vicarianza, han dominado los aspectos teóricos y metodológicos, cuyas bases son filogenéticas y un cambio en la concepción del espacio geográfico.

Palabras clave: Biogeografía, Historia, Linnaeus, Buffon, Humboldt, Lyell, Wallace, Croizat, Panbiogeografía, Vicarianza.

1 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

2 Universidade de Santa Úrsula, Rfo de Janeiro, Brasil.

3 Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. México.

4 Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, UNAM. México.

Abstract

An historical synthesis of biogeography is provided from antiquity to present. The synthesis begins with the myths of Creation and their predominance and then focuses on the major early protagonists and their fundamental works wherein the hypotheses, ideas and theories to explain the distributions of living organisms are developed: San Agustín, D'Acosta, Kircher, Linnaeus, Buffon, Humboldt, De Candolle, Lyell, Wollaston, Von Buch, Sclater, Hooker, Wallace, Darwin and others of lesser impacts. The idea of a northern centre of origin with subsequent dispersal over an immovable geography was the dominant biogeographic model employed until the decade of the 1960s. During the last three decades, Croizat and his New Zealand followers promoted their panbiogeographic whereas Nelson, Platnick, and others promoted their cladistic (or vicariant) biogeography. These two schools have dominated theoretical and methodological biogeography, based in phylogenetics and a change in the concept of geographic space.

Keys words: Biogeography, History, Linnaeus, Buffon, Humboldt, Lyell, Wallace, Croizat, Panbiogeography, Vicariance.

Orígenes y cuestionamientos

Las ideas y concepciones más antiguas sobre la distribución de la biota, el hombre, las plantas y los animales en la Tierra, se encuentran en diferentes mitos y leyendas de varias de las religiones más antiguas. Las del mundo judeo-cristiano están compendiadas en la *Torá* y en el *Libro del Génesis*; ahí puede encontrarse la idea primordial de que a partir de un lugar de la Tierra, por dispersión, los seres vivientes cubrieron la superficie habitable. Tres veces reconocemos este concepto en el *Génesis*: 1. El mito del Edén al concluir la Creación, cuando al final de la primera semana Dios había colocado a todos en ese paraíso terrestre, 2. El mito del Diluvio Universal, donde se indica que a partir del Monte Ararat, los animales salvados en el Arca de Noé, se volvió a poblar la superficie del planeta, y 3. El mito de Babel, a partir del cual se diversificaron razas y lenguas con base en una sola población (Papavero *et al.*, 1997, 2000).

La concepción del centro de origen de la biota y de los procesos dispersorios que ocurrieron para alcanzar la distribución actual, predominó casi dos milenios, hasta el surgimiento de la ciencia institucionalizada, entre los siglos XVII y XVIII. Sin embargo, durante este largo período, legos y estudiosos, religiosos y profanos, cuestionaron esa concepción, al reconocer diversas dificultades que se derivaban de considerar la concepción biogeográfica bíblica respecto a varios hechos y suposiciones.

Uno de los límites era el tiempo, pues los escasos 4.000 años que se pensaba tenía el mundo, no bastaban para imaginar cómo a partir del Ararat se repoblaría la faz de la Tierra. Aún considerando más tiempo, no se vislumbraba el mecanismo para alcanzar islas distantes por numerosos

animales y plantas sin medios para dispersarse. Las barreras se imponían a la libre dispersión (Hutchins, 1952). San Agustín propuso intervenciones divinas para salvar el concepto bíblico en su obra *La Ciudad de Dios*, además de postular al hombre como agente dispersor.

Dado que la *Biblia* misma era el canon para las explicaciones sobre los fenómenos de la naturaleza, no se entendía cómo era posible que hubiera otras tierras pobladas por seres distintos que no se mencionaban en las Sagradas Escrituras. Así, el descubrimiento de nuevos continentes con sus elementos autóctonos obligó a repensar la biogeografía de corte bíblico. La Tierra no estaba poblada homogéneamente, como pudiera pensarse a partir del *Génesis*, y las hipótesis agustinianas generaban escepticismo.

George (1969) compiló cartografía del siglo XVI que refleja diversas expresiones culturales, incluidos plantas y animales particulares de sólo algunas regiones del globo terrestre. En otros Atlas puede advertirse el hallazgo de Vilma George (Portinaro & Knirsch, 1987; Nebenzahl, 1990; Goss, 1990).

Los primeros cronistas, soldados y religiosos que llegaron a las Indias Occidentales, tales como Hernández de Oviedo, d'Anghiera, Sahagún, Francisco Hernández y muchos otros más, consignaron en sus escritos descripciones sobre la biota allende el Atlántico, muy distinta a la del mundo conocido. Con el tiempo, a partir de la biota brasileña y australiana, surgieron más preguntas, las cuales indujeron a su vez nuevas respuestas. Se postularon puentes intercontinentales, como la mítica Atlántida, situados tanto en el sur (Martínez, 1606) o vía el estrecho de Anián por el norte de América. Al final del siglo XVI, D'Acosta (1590) distinguió tres hipótesis (en Papavero *et al.*, 2000):

(i) Que los indios vinieron a América por voluntad propia, navegando desde el Viejo Mundo. Esta hipótesis la desechó, pues ellos no poseían la aguja para navegar y no conocían el imán; se extendió sobre estos tópicos en los capítulos 17 y 18 del Libro I de su obra, probando que los antiguos no conocían el imán y que todos sus viajes eran cortos, por cabotaje y guiados solamente por las estrellas; (ii) que los indios fueron arrojados a las Indias por tormentas, contra su voluntad. D'Acosta examinó varios casos contados en los mitos de las tribus americanas y en la literatura de la Antigüedad, llegando a la conclusión de que "no faltan indicios de que se haya navegado la mar del Sur antes que viniesen españoles por ella. Así que podríamos pensar que se comenzó a habitar el Nuevo Orbe de hombres, a quienes la contrariedad del tiempo y la fuerza de Nortes echó allá" (Lib. I, cap. 19); (iii) A pesar de esa posibilidad, "ofrécese aquí una dificultad que me da mucho en que entender y es que ya que demos que hayan venido hombres por mar a tierras tan remotas, y que de ellos se han multiplicado las naciones que vemos, pero de bestias y alimañas que cría el Nuevo Orbe, muchas y grandes, no sé cómo nos demos maña a embarcallas y llevallas por mar a las Indias".

El jesuita D'Acosta consideró una conexión al continente americano por alguna parte al Viejo Mundo y rechazó la Atlántida como puente intercontinental. También inauguró el postulado que Buffon desarrolló un siglo y medio más tarde, esto es, reconoció el endemismo de las especies ligadas a América, como formas claramente distintas a las del mundo previamente conocido. Arguyó cambios accidentales con consecuencias en cambios de los animales del Viejo Mundo, hipótesis en apariencia transformista que Sir Walter Raleigh también propuso de manera independiente, como **Papavero et al.** (2000) citaron:

... el descubrimiento de una multitud cada vez mayor de seres vivos, que nada tenían en común con la fauna y la flora conocidas, volvía apremiante la necesidad de nuevas interpretaciones destinadas a alejar indiscretas conjeturas acerca de una pluralidad de la creación, como fueron dudas heréticas sobre la cronología bíblica y la precisión de determinados pasajes del libro sagrado.

Precisamente otro jesuita, **Athanasius Kircher** (1602-1680), ilustró vastamente, en 1675, las ideas bíblicas, pero se inspiró en **D'Acosta** (1590) y **Raleigh** (1614), entre otros, además de que sus figuras fueron copiadas en gran parte de autores renacentistas (**Papavero et al.**, 1997,

2000), para su obra *Arca Noë*, v. gr. **Aldrovandi** (1599-1603), **Jonstonus** (1657) y **Marcgrave** (1648).

De Linnaeus a Buffon

En un ensayo célebre, **Linnaeus** (1744) publicó la primera gran teoría biogeográfica de los tiempos modernos, a partir de un discurso que ofreció en Upsala: "Discurso sobre el aumento de la Tierra habitable". El naturalista sueco consideró tres conjuntos de datos (**Papavero et al.**, 1997): 1. La distribución altitudinal de las plantas de Ararat con la correspondiente distribución latitudinal que estudió Tournefort, 2. La interdependencia de los seres vivos y de éstos con el ambiente, según la Física-Teología de aquel entonces, y 3. El aparente aumento de las costas de Suecia, causado por el descenso del nivel del mar.

Linnaeus aceptaba que Dios había creado sólo una pareja o un único individuo hermafrodita de cada especie, siguiendo el razonamiento lineal de Mathew Hale, quien en su libro *The primitive origen of mankind*, publicado en 1677, argumentó que si la humanidad crece generación tras generación, basta con invertir el proceso y concluir que la primera generación inició con una sola pareja humana. Al llegar a este punto hay que recurrir a una razón de orden superior, es decir, a una creación divina. El mismo razonamiento valía para las especies animales, de modo que la conclusión era clara: el mundo se había repoblado a partir de las parejas salvadas por Noé.

En el opúsculo *Oratio de telluris habitabilis incremento*, que apareció en 1744, Linneo propuso:

En las primeras edades del mundo, los continentes permanecían sumergidos bajo el mar, con la excepción de una sola isla en medio de este inmenso océano. Allí, todos los animales vivían con holgura y todas las plantas vivían abundantemente. (En **Nelson & Platnick**, 1981)

En su *Systema Naturae* (1735), Linneo lo aceptaba y en su *De telluris habitabilis incremento* (1744) lo expresaba así, de acuerdo con **Papavero et al.** (1997):

"... si el primer hombre fue colocado en el Edén, y si ese hombre dio nombre a todos los animales, también dio nombre a todos los insectos, y todos los insectos debían, así como el resto de los animales, estar en el jardín del Edén. Como "todo vegetal nutre su propio insecto, y la mayor parte de los insectos se nutre solamente de ciertos vegetales", todas las plantas también deberían haber sido colocadas por Dios en el Edén, para que los insectos pudiesen alimentarse. Linnaeus concluyó de todo esto que el Creador

colocó todas las especies vivas al inicio, en un solo lugar de la Tierra -el Paraíso Terrestre o Edén- que posteriormente funcionaría como el centro de origen y dispersión de las biotas.

Continuando con su razonamiento, Linnaeus consideró el punto siguiente: si cada especie está, como se admite por la Físico-Teología, tan maravillosamente adaptada a su lugar, si las interrelaciones entre las especies son tan equilibradas y constantes, ese maravilloso ecosistema no podría haber sido destruido por un Diluvio -"es creíble", dijo Linnaeus, "que el creador, al momento de la Creación, habiendo llenado toda la Tierra de animales, ¿hubiera permitido que todos esos seres fuesen destruidos, luego después, en el Diluvio, conservándose en el Arca una sola pareja de cada especie?". Era una violencia contra la misma obra de Dios. Linnaeus fusionó, de manera bastante elegante, los episodios del Paraíso Terrestre y del Diluvio Universal en uno solo del modo siguiente. Si como Hjärne, Celsius y el mismo Linnaeus creían, el mar estaba bajando de nivel gradualmente, era lícito pensar que al inicio hubiese ocupado el máximo espacio en la Tierra. Según Linnaeus, el mar debía cubrir al inicio de los tiempos toda la Tierra, dejando solamente una isla, con una alta montaña emergida, situada en el Ecuador. Esa isla era el Paraíso Terrestre, o Edén, donde Dios creara todas las especies vivas mientras el mar universal cubría todo el resto de la faz de la Tierra (y Linnaeus salvaba así parte del mito del Diluvio ...).

Inspirado ahora por los hallazgos de Tournefort en el Ararat, Linnaeus estableció que la montaña que había en el Edén era bastante alta, y coronada por nieves eternas; en esa montaña había, como en el Ararat, una zonación climática altitudinal. Entonces, en cada zona climática Dios creó un ecosistema, totalmente funcional desde su origen, con todas las interrelaciones establecidas y criaturas adaptadas al clima. Dios, en su infinita sabiduría, respetaba las preferencias ecológicas de las especies. A partir del Edén, a medida que el mar universal se fue retirando, los vegetales se dispersaron, ocupando nuevas áreas dejadas por el agua. Cada cual se instalaba donde las condiciones ambientales le eran propicias, recomponiendo así de manera continua el ecosistema. En su discurso, Linnaeus ilustró abundantemente cómo los vegetales se pueden dispersar por sí mismos sus requerimientos, tanto a través de sus propios medios como a través de agentes externos, tales como el viento, la lluvia, los ríos, el mar, etc. Mostró que la pro-

ducción de semillas es muy grande y que, aunque una cierta cantidad se pierde en el proceso de diseminación, aún queda una cantidad más que suficiente para, dadas las condiciones ambientales favorables, establecer la especie en otra área.

Así, a partir de un único centro de origen y dispersión, los vegetales pasaron a ocupar toda la faz de la Tierra, y continuarían ocupándola hasta que el mar desapareciese enteramente.

Es claro que, según esa hipótesis linneana, áreas distintas de la Tierra, con la misma ecología, deberían poseer exactamente la misma flora.

El problema de ese esquema linneano es que no tomaba en consideración a los animales. Linnaeus se preocupó tanto en demostrar que las plantas podían ser dispersadas por varios medios, que se olvidó de probar su hipótesis utilizando a los animales. Los insectos y las aves, por ejemplo, se podían dispersar volando -llegarían a otras áreas fácilmente, escogerían un lugar con clima adecuado, y así sucesivamente. Pero ¿en el caso del oso polar? ¿Cómo haría para descender a la montaña del Edén, si estaba adaptado al hielo de la cumbre? ¿Cómo podría descender hasta la falda de la montaña y atravesar los desiertos calientes de la planicie abandonada por el mar? Y ¿cómo se dispersarían los animales de ríos y lagos? ¿Cómo podrían peces y moluscos, por ejemplo, llegar a otras áreas? Si todos los seres vivos dependen tan estrechamente unos de otros, ¿cómo defendían Linnaeus y los físico-teólogos la forma en que el ecosistema se podía recomponer en otras áreas, saliendo del centro de origen y dispersión del Edén?

Linnaeus simplemente no trató el problema de la dispersión de los animales, ignorando su propio consejo al fin del discurso:

¡Estudiad, estudiad con gran cuidado!

En cierto sentido, el modelo de Linneo representa una versión actualizada del mito del Génesis. Ya para el siglo XVIII, el número conocido de especies hacía inoperante un arca, aún de las dimensiones más colosales que pudieran imaginarse, capaz de albergarlas a todas. Además, esta versión linneana del paraíso, concordaba muy bien con la creencia tan difundida en ese entonces, entre los filósofos naturales, de que la Tierra había estado cubierta por un océano primigenio. La idea de una Tierra cubierta por agua no aparece sólo en el *Génesis*. Se halla también implícita en Aristóteles, quien aunque nunca elaboró un esquema específico sobre la distribución de tierras y mares,

promovió la conocida teoría de los cuatro elementos. De ahí deriva el modelo del mundo de esferas concéntricas, con la esfera terrestre en el centro, rodeada sucesivamente por las esferas de los elementos más ligeros. Una irregularidad evidente de este modelo es que, en sentido estricto, no debería existir tierra emergida para ser habitada, pues las esferas serían concéntricas. Sin embargo, este escollo fue salvado con un argumento frecuentemente empleado por los escolásticos: la intervención directa de la Providencia Divina, que desplazaba la esfera terrestre del centro, y permitía así que hubiera tierra emergida (Randles, 1990). Puede verse en estas ideas un antecedente directo de la isla-montaña de Linneo.

Con la obra de Buffon, *Histoire Naturelle*, de una extensión extraordinaria, se inicia la biogeografía histórica propiamente. En los tomos IV, IX y XIV se discuten varios aspectos del origen de las faunas en el Continente Americano, la degeneración de los animales y la que más tarde Humboldt denominó 'Ley de Buffon', entre otros tópicos de interés biogeográfico.

Al referirse a los mamíferos del Viejo Mundo y compararlos con América destacó que cada área poseía sus propios animales, aun cuando tuvieran ecología semejante, refutando así la teoría de Linnaeus.

Reconocida esa regla por Humboldt, él mismo comparó las plantas de África y América y la comprobó. Al igual hicieron Latreille y Cuvier con insectos y reptiles, demostrando que en áreas geográficamente distintas y distantes, los animales son diferentes entre sí, aunque imperen las mismas condiciones ecológicas.

Para explicar la disimilitud, Buffon se apropió de la hipótesis de D'Acosta: Los mamíferos se originaron en Europa y, por un puente contiguo entre el Viejo y el Nuevo Mundo, pasaron a América. Al pasar al Nuevo Continente, los animales y las plantas degeneraban, según Buffon, quien hizo comparaciones para probar la inferioridad de los seres americanos (Gerbi, 1992) a causa de la mala calidad y peores condiciones de la tierra, cielo, calor, humedad y otros factores. Incluso llegó a invocar, sin denominarla, a la selección natural: "las especies menos perfectas, más delicadas, las más pesadas, las menos activas, las menos armadas,... ya desaparecerán o desaparecieron".

Humboldt, Bonpland y los De Candolle

La contribución del barón de Humboldt (1805) y Aimé Bonpland radica en la cuantificación de factores que se distribuyen altitudinalmente. Su ejemplo más conocido es en el Chimborazo (Ecuador) de la región andina, en correlación con las distribuciones altitudinales de las for-

maciones vegetales y ciertos taxones dominantes en la vegetación. Para estos autores la *geografía botánica* era la que asignaba a cada tribu sus límites y su clima. Así, establecieron una "ley de la distribución de las formas", la cual indica la proporción o porcentaje de especies registradas de una familia dada de plantas para una latitud determinada, que corresponde a un clima típico.

Augustín P. De Candolle (1820) dio un gran avance a la biogeografía respecto a sus predecesores. En el diccionario de ciencias naturales publicó un artículo corto pero muy sustancioso (*Geografía Botánica*), mismo que también apareció en forma de opúsculo (*Ensayo Elemental de Geografía Botánica*). Augustín atribuyó a Linnaeus el haber distinguido la procedencia de las plantas (patria) -donde las plantas crecen o habitan (habitaciones)-, aspecto diferente de la naturaleza particular de aquellas localidades en las cuales acostumbran desarrollarse (estaciones). Así, clasificó a la geografía botánica en: 1. La influencia que los elementos externos ejercen sobre los vegetales y las modificaciones que resultan para cada especie, de la necesidad que ellas tienen de cada sustancia, o de los medios a través de los cuales pueden escapar a su acción, 2. Las consecuencias que resultan de estos datos generales para el estudio de las estaciones, y 3. El examen de las habitaciones de las plantas y las consecuencias que de ello resultan en relación al conjunto de la ciencia. Insistió en que el término 'estación' se refiere esencialmente al clima, al terreno de un lugar dado, mientras que el de 'habitación' está más relacionado con las circunstancias geográficas y geológicas, destacando que la confusión de estas dos clases de ideas era una de las causas que más habían atrasado esta ciencia y le habían impedido adquirir exactitud.

Darwin citó un pasaje del trabajo de De Candolle (1820) que es muy conocido:

Todas las plantas de una región, todas aquellas de un lugar dado, están en un estado de guerra unas relativamente con las otras. Todas están dotadas de medios de reproducción y de nutrición más o menos eficaces. Las primeras que se establecen al azar en una determinada localidad tienden, por la misma razón de que ocupan espacio, a excluir a las otras especies, las mayores desterrando a las menores, las más vivaces sustituyendo a aquellas de duración más corta, las más fecundas posesionándose del espacio que podrían ocupar aquellas que se multiplican más difícilmente.

En esta lucha perpetua, ocurren dos fenómenos principales. 1°. Ciertas plantas, por su organización, ne-

cesitan de ciertas condiciones de existencia: una no puede vivir donde no encuentra una cierta cantidad de agua salada; otra, donde no tiene, en tal época del año, una cantidad tal de agua o tal cantidad de luz solar, etc. Resulta de esa necesidad para ciertas circunstancias que ciertas plantas no se pueden desarrollar en ciertas localidades: primera causa de la distribución de los vegetales. 2°. Las condiciones de existencia de cada especie no están rigurosamente fijas, pero admiten una cierta latitud entre los extremos. Para cada especie se podría determinar el punto que mejor conviene a su naturaleza, relativamente a la dosis de calor, de luz, de humedad, etc. que ella debe recibir para estar en el mayor grado de prosperidad posible. Una vez determinado este punto, no se tarda en reconocer que cada especie se puede apartar más o menos dentro de ciertos límites. Cuando la planta se aproxima a esos límites, queda más frágil, y no puede vivir sino en un número limitado de localidades y tampoco, por el mismo motivo, puede radicarse en lugares distantes ni ser cultivada fácilmente. (p. 384-385 del *Origen de las Especies*).

Con base en estos factores, al igual que Humboldt, propuso una clasificación 'sociológica' de las plantas al reconocer las formaciones vegetales.

De Candolle puntualizó que todos, o casi todos los vegetales, por sí solos, tienden a ocupar un espacio determinado sobre la Tierra y destacó que la determinación de las leyes por las que opera esa circunscripción vegetal constituye el estudio de las habitaciones. Luego admitió que hay barreras naturales que impiden que la diseminación de una especie se extienda por toda la Tierra, a la vez que reconoció varios factores o medios de transporte que facilitan la dispersión, ya sea por el agua (hidrocoria), por la atmósfera (anemocoria), por medio de algunos animales (zoocoria) y por causa del mismo hombre (antropocoria).

Con base en el estudio de la distribución de las plantas, De Candolle admitió la 'Ley de Buffon', al indicar que:

Los primeros viajeros siempre creían reencontrar en los países distantes las plantas de su patria y se complacían en darles los mismos nombres. Pero cuando las muestras eran llevadas hacia Europa, la ilusión se disipaba para la mayoría; cuando el examen de las muestras secas dejaba dudas aún, el cultivo de ellas en los jardines contribuía a eliminar las dudas, y hoy en día queda (salvo las plantas transportadas por la influencia del hombre) una cantidad muy pequeña de especies fanerógamas comunes a distintos continentes (p. 403).

Más adelante definió las *regiones botánicas*, de las cuales reconoció 20 en todo el globo terrestre. Posteriormente, él mismo y su hijo Alphonse, en varios trabajos incrementaron el número de regiones al agregar algunas islas y archipiélagos con sus formas endémicas características y singulares. Las regiones botánicas las definió como:

...espacios cualesquiera que, exceptuadas las especies introducidas, ofrecen un cierto número de especies que les son particulares y que se podrían llamar verdaderamente *aborígenes*. Las plantas de una región allí se distribuyen, según su naturaleza, en las localidades que les conviene y tienden, con mayor o menor energía, a sobrepasar sus límites y diseminarse en todo el mundo; pero ellas son impedidas en la mayoría por mares o por desiertos, o por cambios de temperatura, o sólo porque encuentran espacios ya ocupados por las plantas de otra región. Por lo tanto hay regiones perfectamente circunscritas y determinadas; hay otras que sólo se pueden apreciar por un cierto conjunto o una cierta masa de vegetales comunes.

Análogamente a lo que pasaba con la taxonomía, en que ciertas especies se caracterizaban por poseer uno o más caracteres 'esenciales' y otras sólo por un arreglo único de caracteres, ninguno de ellos esencial, tal como Linnaeus descubriera los grupos politéticos (*nomina legitima*: cf. Papavero y Abe, 1992), así las 'regiones botánicas' podían reconocerse 'esencialmente', por la posesión de una o más especies aborígenes o 'legítimamente', por contener un conjunto único de especies, ninguna de las cuales es 'aborígen'. Tal parece ser el sentido de la última afirmación de De Candolle en la cita previa.

De Candolle introdujo otros conceptos y términos como el de endemismo y grupos esporádicos y los ilustró profusamente; su clasificación regional tiene un propósito heurístico, ya que permite diferenciar especies de dos regiones distintas:

Los botánicos saben que en general las plantas de esas veinte regiones son diferentes unas de las otras, de suerte que, cuando se halla en los escritos de los viajeros plantas de una de esas regiones que se dice fueron halladas en otra, se debe, antes de admitir esa proposición, estudiar las muestras provenientes de las dos regiones con particular cuidado en todo. Tan solo si se considera esta división del globo como una precaución contra la sinonimia y para la determinación de las especies, ella sería ya de alguna utilidad; pero sirve sobre todo para poder expresar, de una forma un poco más general, a una inmensa cantidad de datos relativos a las patrias de las plantas.

...Entre los fenómenos generales que presenta la habitación de las plantas hay una que me parece aún más inexplicable que todos los otros: es que existen ciertos géneros, ciertas familias, en las que todas las especies crecen en una sola región (llamémosles, por analogía con el lenguaje médico, géneros endémicos) y otros cuyas especies están distribuidas en el mundo entero (llamémosles, por motivo análogo, géneros esporádicos) [p. 412 del *Dictionnaire*].

Al dimensionar temporalmente el estudio de las habitaciones, De Candolle proyectó la biogeografía histórica, aún sin tener una teoría de la evolución elaborada, al afirmar que "... las estaciones únicamente se deben a las causas físicas que actúan ahora y que las habitaciones muy bien pueden haber sido determinadas en parte por causas geológicas que no existen más hoy en día ... A través de esa hipótesis, fácilmente se concebiría por qué ciertas plantas nunca se encuentran salvajes en lugares donde se dan perfectamente cuando se transportan hacia allí. Pero esta teoría participa, es preciso confesar, de la incerteza de todas las ideas relativas al antiguo estado de nuestro globo y al origen primitivo de los seres organizados.

Así De Candolle promovió la idea de que habían varias áreas de creación.

Lyell: entre Cuvier, Darwin y Wallace

Buffon, en sus *Épocas de la Naturaleza*, obra con la cual coronó su inmensa historia natural, dividió en etapas o épocas el desenvolvimiento de la Tierra, esto es, formuló el esbozo de un patrón organizado temporalmente en los distintos períodos de desarrollo bajo el que transcurrió el proceso de formación terrestre con su biota.

Cuvier, al admitir la fijeza de las especies y a la vez reconocer grandes procesos de extinción, propuso la teoría de grandes revoluciones del globo terrestre con creaciones sucesivas; las creaciones eran discontinuas y separadas por grandes cataclismos o catástrofes, la última de las cuales, afirmaba, podría atribuirse al Diluvio Universal. Puede apreciarse cuán difícil fue para la Biología desprenderse de la influencia bíblica, lo cual ocurrió mucho antes para el caso de la Física.

Cuvier estableció un programa de investigación que fue seguido por varios naturalistas, quienes, con base en el estudio de otros grupos de seres vivos, elaboraron un reconocimiento detallado de las creaciones sucesivas de acuerdo con la evidencia estudiada. Por ejemplo Brongniart, al adoptar la aritmética botánica de Humboldt, estableció relaciones numéricas de plantas para cada pe-

ríodo de creación; así también reconoció que en cada creación los seres eran más 'perfectos'.

Con el tiempo el número de creaciones fue creciendo, y de las cuatro que había propuesto Cuvier, D'Orbigny concluía que eran 27, luego de estudiar moluscos.

Con el estudio de los fósiles y su distribución sobre la faz de la Tierra, surgió una controversia, pues mientras algunos defendían la inexistencia de provincias biogeográficas en las creaciones pasadas, otros hallaban que Dios siempre creaba las especies pasadas en las mismas regiones biogeográficas actualmente existentes; un tercer grupo pensaba que las regiones biogeográficas fueron creadas y repartidas gradualmente, de época en época.

La versión geográfica de la Zoología se debe a **Zimmermann** (1777). Al criticar la hipótesis linneana, señaló como más aceptable que Dios hubiese creado a cada animal en el área en la que vivía actualmente, a partir de muchos individuos y con todas las especies en perfecto equilibrio. La creación múltiple y simultánea de las biotas, cada cual en su debido lugar, era mucho más parsimoniosa como teoría y establecía la 'armonía de la naturaleza' desde los inicios.

Después de De Candolle, los zoólogos postularon regiones o centros de creación para los animales. Surgieron así los sistemas de clasificación de **Schmarda** (1853), **Dana** (1853) y **Slater** (1858), entre los más importantes.

El gran sintetizador de la biogeografía, entre principios y mediados del siglo XIX, fue Charles Lyell; este autor, en sus *Principios de Geología*, recapituló sobre los hallazgos y propuestas de Humboldt y De Candolle, aunque con su doctrina uniformitarista en la Geología se dirigió a un programa dispersionista de la biogeografía.

Hacia mediados del siglo XIX, el modelo linneano de la isla-montaña resultaba claramente inconsistente con la investigación biogeográfica. Lyell lo refutó aduciendo como razones: 1) que nunca había existido un océano universal, según se desprendería de que en los estratos más antiguos conocidos había restos de plantas terrestres, y 2) que desde la primera aparición de una porción de tierra firme, habían ocurrido muchas sustituciones completas de plantas y animales. Mientras que la concepción común en tiempos de Linneo era la fijeza de las especies, ya para la época de Lyell el estudio del registro fósil había revelado claramente el fenómeno de la extinción.

El uniformitarismo sostiene que, dado que los procesos que han operado sobre la Tierra en el pasado son inobservables, sólo a partir de sus efectos se puede re-

construir la historia del planeta. La única forma de llegar a comprender los procesos que ocurrieron en el pasado es comparando sus resultados con las características del paisaje terrestre que resultan de procesos que podemos observar actualmente. Una premisa básica del uniformitarismo es suponer que todos y cada uno de los sucesos ocurridos en el pasado se explican completamente por las mismas causas que vemos operar en el presente. Ello implica: 1) que no existieron causas en el pasado que hayan dejado de operar en la actualidad; 2) que no se espera que en el futuro empiecen a operar causas nuevas e inéditas; 3) que la intensidad con que han actuado las causas ha sido siempre la misma, nunca ha aumentado ni disminuido; y 4) que el mundo ha existido por un tiempo mucho más dilatado que el que estimaban las cronologías elaboradas con base en los relatos bíblicos. Sin embargo, el uniformitarismo tiene diferentes significados que conviene distinguir. Según **Rudwick** (1972), el uniformitarismo de Lyell puede entenderse en cuatro sentidos: 1) *Uniformidad de leyes*. Dado que las leyes de la naturaleza son constantes, es válido hacer inferencias inductivas hacia un pasado que es inobservable; 2) *Uniformidad de procesos*. Los fenómenos del pasado pueden explicarse por los procesos que vemos actuar en el presente. Este supuesto es el que se conoce como actualismo; 3) *Gradualismo*. El ritmo de cambio es lento, constante y gradual. Los grandes cambios se explican por acumulación de cambios pequeños. Los cambios abruptos producidos por erupciones, inundaciones o terremotos, son excepcionales y su efecto es siempre local; su frecuencia no ha variado y además nunca ha habido cataclismos que afecten toda la Tierra. 4) *Uniformidad de estado o antiprogresionismo*. Los cambios que ocurren en la Tierra no llevan ninguna dirección predeterminada. El cambio es permanente pero no implica ninguna progresión. Este principio también se aplica al mundo orgánico.

Lyell, a pesar de elogiar a De Candolle, con sus principios uniformitaristas estableció un programa dispersionista que heredaría Darwin, y debe destacarse un razonamiento empleado por Lyell, que después fue argumentado reiteradamente por los biogeógrafos dispersionistas, incluyendo a Simpson en la década de los 50 en el siglo XX: un caso particular de dispersión parece un suceso fortuito, ocasional e improbable; sin embargo, cuando se considera un lapso de tiempo suficientemente extenso, la dispersión se convierte en un suceso prácticamente seguro. Lyell concebía la Tierra con un pasado inmenso.

En el capítulo V del volumen II de los *Principles of Geology*, Lyell inició su discusión sobre la distribución geográfica de los seres organizados. De inicio planteó una

pregunta: ¿cuáles son las leyes que regulan la distribución geográfica de las especies? Sólo conociéndola podrá contestarse un punto que considera esencial en el estudio de la naturaleza: si las especies son permanentes o bien tienen una existencia temporalmente limitada. La discusión que elaboró sobre la distribución orgánica parte de reconer un hecho empírico al que consideró crucial, y cuyo descubrimiento atribuyó al naturalista francés Buffon: "That different regions of the globe are inhabited by entirely distinct animals and plants" (Vol. II: 66).

No obstante su uniformitarismo, Lyell, siguió a ambos, a Buffon y a De Candolle, pues sólo consideró a la dispersión para explicar los casos relativamente raros de especies cosmopolitas, que son la excepción a la Ley de Buffon. Lo que admira a Lyell no es tanto la gran capacidad de dispersión de los organismos, sino que a pesar de ellas, permanezca como patrón general la división de la Tierra en regiones con especies aborígenes, en vez de una mezcla homogénea de especies. La regla general de la distribución orgánica es la existencia de áreas con identidad biótica propia, con algunos casos excepcionales debidos a la dispersión. La función de la difusión y la migración de los organismos no es la de expandir su área de distribución ni producir mezclas entre habitantes de diferentes regiones, sino más bien reestablecer a las poblaciones que se han extinguido como causa de los cambios perennes que ocurren en la superficie terrestre.

Lyell intentó extender sus principios gradualista y antiprogresionista al mundo orgánico. Las especies surgían y se extinguían de modo paulatino a lo largo del tiempo. Por lo tanto, afirmaba, no había períodos masivos de generación ni de extinción, refutando así a Lamarck y a Cuvier. Tampoco aceptaba que la generación de especies siguiera una progresión, como una tendencia hacia una mayor perfección (**Papavero et al.**, 2000).

Lyell se interesó en el estudio de la distribución orgánica como un medio que podría dar luz acerca de las leyes que gobiernan la dinámica del mundo orgánico, principalmente la adaptación y la extinción de las especies. El estudio de cómo se reparten espacialmente los seres animados le pareció importante en tanto que podía ayudar a resolver las preguntas que para él eran las fundamentales: ¿las especies son entidades de duración ilimitada o están sujetas a la extinción?, ¿se originan de manera simultánea o sucesiva? El interés por resolver esas preguntas deriva de su tesis fundamental, según la cual existe un ciclo perpetuo producido por cambios graduales e incesantes, tanto en el mundo físico como en el mundo orgánico. Sin embargo, las respuestas no las obtiene de la indagación

biogeográfica. Su modelo sobre el reino animado está ya preconcebido como una extensión de su sistema uniformitarista del mundo físico. Así como los continentes se levantan y desgastan hasta desaparecer en ciclos sin fin, las especies se crean para terminar extinguiéndose. Es la adaptación de los organismos a sus estaciones lo que determina tanto su origen como su extinción. Así, la biogeografía de Lyell no es sino una base donde supone que puede apoyar su sistema general.

Sin embargo, hay una contradicción que Lyell no resuelve en su explicación biogeográfica: por un lado acepta como descubrimiento de la mayor importancia el reconocimiento de regiones de endemismo, y sin embargo, la causa de ese patrón, que no se explica por mera adecuación entre organismos y ambiente, ya no se indaga después. Su atención se dirige más bien a exponer la influencia de las condiciones inorgánicas y orgánicas sobre las estaciones de las especies. La explicación de las habitaciones queda reducida a dos ideas: 1) la suposición de que las especies se crean originalmente a partir de una sola pareja (un solo individuo bisexual o también en el caso de las que se reproducen asexualmente), y 2) que su mantenimiento se debe a la constante dispersión de los organismos, proceso que contrarrestado por la extinción, cuya causa se debe a los incesantes cambios en las condiciones de existencia. Esto no deja de ser sorprendente, pues resulta que la causa que tiende a romper el patrón termina siendo la causa de su mantenimiento.

El rumbo que plantea Lyell para la investigación biogeográfica es explicar los casos excepcionales y aislados de dispersión, mientras que no dice nada sobre investigar lo que él mismo reconoce como el principal hecho empírico de la distribución orgánica, es decir, la existencia de áreas de endemismo. Tal investigación tuvo que esperar más de dos décadas para ser planteada por otro naturalista inglés, **Philip Lutley Sclater** (1858), quien se preguntó por la relación que guardaban entre sí las diferentes regiones biogeográficas.

Valga decir como comentario final que no es precisamente la originalidad lo que resalta en las ideas biogeográficas de Lyell. Es claro que los principios y conceptos principales los retoma de autores anteriores, principalmente de Augustin De Candolle. Ello no sorprende si se considera que su interés principal es desarrollar una explicación uniformitarista del mundo, incluido su componente orgánico. Lo que sí aporta es una exhaustiva recopilación de los medios y mecanismos de dispersión, tema que Darwin expondría después de manera notoriamente similar en *El Origen de las Especies*.

Predarwinianos notables

El geólogo Leopold von Buch estableció claramente la importancia del aislamiento geográfico en la formación de las especies, en un libro que publicó sobre la fauna y la flora de las islas Canarias (1825):

Los individuos de un género avanzan sobre los continentes, se dislocan a lugares muy distantes, forman variedades (según las diferencias de las localidades en alimento y suelo) que, debido a su segregación (aislamiento geográfico) no pueden cruzarse con otras variedades y de este modo retornar al tipo principal original. Finalmente, esas variedades se vuelven constantes y se transforman en especies distintas. Posteriormente, pueden volver a alcanzar el margen de otras variedades que se hayan transformado de modo análogo y las dos no se cruzarán y se comportarán como 'dos especies verdaderas diferentes'.

La traducción francesa de tal libro fue leída por Darwin y en ella se expresaba claramente el papel del aislamiento geográfico en la especiación:

Si un lugar se encuentra aislado por obstáculos naturales, por cadenas de montañas que establecen una separación más eficaz que extensiones de mar interpuestas, se deben esperar ahí especies de plantas enteramente nuevas y que no crecen en las otras partes de la isla. *Un azar favorable tal vez haya transportado, por un encadenamiento particular de circunstancias, semillas por encima de las montañas. Abandonada a sí misma, la variedad que resulta de las nuevas condiciones a las que está sujeta, allí formará, en el transcurrir del tiempo, una especie distinta, que se aparta tanto más de su forma primitiva cuanto más tiempo queda en esa región aislada, libre de otras influencias* [itálicas nuestras].

Papavero et al. (2000) distinguieron que von Buch estableció nítidamente cuatro puntos fundamentales, a saber:

1. Una especie ancestral debe pasar por expansión, ocupando el máximo posible de una cierta área geográfica, hasta quedar totalmente aislada, por todos lados, por barreras físicas; hoy llamaríamos a este estado de máxima expansión como 'cosmopolitismo primitivo'.
2. Una especie en 'cosmopolitismo primitivo' accidentalmente cruza una barrera física preexistente ("un azar favorable tal vez haya transportado, por un encadenamiento particular de circunstancias, semillas por encima de las montañas").

3. La población que resulta del otro lado de la barrera por accidente transpuesta se desarrolla de manera independiente de la población materna y (muy probablemente por herencia de los caracteres adquiridos por influencia del medio ambiente) se transforma de modo gradual ("abandonada a sí misma, la variedad que resulta de las nuevas condiciones a las que está sujeta, allí formará, en el transcurrir del tiempo, una especie distinta").
4. Eventualmente se forma una barrera genética ('intrínseca') entre las dos poblaciones, que resulta entonces en la aparición de dos 'gene biológicos' distintos - dos conjuntos de organismos aislados sexualmente por algún mecanismo intrínseco - ("posteriormente pueden volver a alcanzar el margen de otras variedades que se hayan transformado de modo análogo y las dos no se cruzarán y se comportarán como 'dos especies verdaderas diferentes'").

Se puede pensar, con gran probabilidad que, según Buch, la especie ancestral continúa, ya que ocupa un lugar al cual estaba adaptada desde hacía mucho tiempo.

Wollaston (1856), con menos claridad y éxito, también formuló ideas sobre especiación en las Islas Canarias, al estudiar los coleópteros.

El naturalista inglés Williams Swainson (1835), en un tratado que escribió sobre la geografía y la clasificación de los animales, reconoció el hecho de que las diferentes partes del mundo estaban habitadas por distintas razas humanas así como por diferentes tipos de animales, y refutaba que ese patrón se debiera a la influencia de las condiciones externas. Aducía como prueba que ni los españoles que habían colonizado América, ni los holandeses que habitaban desde hacía tiempo Sudáfrica, habían cambiado su tipo racial blanco, a pesar de estar sometidos a temperaturas, dietas y costumbres distintas a las de sus países de origen. Razonó que a pesar de que había animales con gran capacidad de dispersión, que excedía con mucho a la humana, no se habían expandido a todas aquellas partes de la Tierra en donde existían condiciones y alimentos adecuados para su existencia, lo cual demostraba que los límites de distribución de cada tipo animal habían sido fijados por Dios Omnipotente: "Hither shalt thou come, but no further". También refutó la tesis linneana de la dispersión, pues no había forma de explicar cómo pudieron salvar desiertos y otras barreras los distintos tipos de animales hasta alcanzar su distribución actual, además de que no había evidencia alguna, como lo había señalado Prichard, de que todas las tribus de animales terrestres hubieran estado congregadas alguna vez en un solo punto.

Así, la dispersión y las circunstancias eran sólo causas secundarias de la distribución animal. Las distintas naciones de animales habían sido creadas en las áreas que habitaban actualmente.

Contemporáneamente, hacia 1834, Joseph D. Hooker, botánico y explorador inglés, reconoció que las floras de las áreas circumpolares, disyuntas entre sí, compartían gran cantidad de familias y géneros, muchos más que si se comparaban con las de los continentes del norte. Hooker, además, aunque primero planteó que esa estrecha relación entre las floras australes se debía a las capacidades de dispersión de las plantas, cambió de opinión después de realizar algunos experimentos al respecto, y concluyó que la dispersión no era un factor importante para explicar la estrecha relación entre las floras de la Patagonia, la Antártida, Australia y Nueva Zelanda. Propuso entonces que todas las floras australes podían haber estado una vez conectadas o relacionadas todavía más, formando una flora única y continua, que posteriormente se fragmentó, proposición que ya no sostuvo más luego de la publicación de *The origin of species* (1859), debido a la influencia tanto de Darwin como de Lyell, quien siempre ejerció gran influencia sobre ambos.

Ya que Wallace fue influido por la clasificación de **Sclater** (1858), es necesario hacer más comentarios respecto a este último autor.

Philip Lutley Sclater (1829-1896) fue uno de los más ilustres ornitólogos de Inglaterra. Llegó a describir 1,067 especies nuevas de aves (245 en colaboración con Osbert Salvin, en la *Biologia Centrali Americana*), 135 nuevos géneros y dos familias nuevas para América.

Al estudiar la distribución de las aves del mundo resolvió establecer los 'centros de creación' o las 'divisiones ontológicas primarias de la superficie del globo', que publicó en 1858. De ese trabajo resultó la división de los continentes terrestres en seis grandes regiones biogeográficas (Paleártica, Neártica, Neotropical, Etiópica, Oriental y Australiana), que se utilizan hasta hoy. Por ser un trabajo clásico se traduce íntegro en **Papavero et al.** (2000). El sistema de Sclater constituye el antecedente del sistema de Wallace; su título es "Sobre la distribución geográfica general de la clase aves".

En su trabajo, Sclater reconoció los mismos hechos que De Candolle y Hooker, y sugirió que un análisis de la distribución geográfica no podía detenerse simplemente en la clasificación y reconocimiento de regiones; había que ir más allá. Se puede reconocer, proponía Sclater, que cuando comparamos a las áreas por los taxones que com-

parten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra. Lo que Sclater propuso era ni más ni menos que el método comparativo en la biogeografía, que se consolidaría sólo cien años después, a partir del trabajo de Willi Hennig en sus *Elementos para una Sistemática Filogenética*.

Para la historia de la biogeografía es importante distinguir a Alfred Russel Wallace antes de la publicación de *El Origen de las Especies* de Darwin y después de 1859. Bates ya refería su testimonio, en 1863, de que tanto él como Wallace estaban dedicados a la resolución del problema del origen de las especies: "En otoño de 1847 el señor A. R. Wallace, que posteriormente alcanzó gran fama en relación con la teoría darwinista de la Selección Natural, me propuso una expedición conjunta al río Amazonas con el propósito de estudiar la historia natural de sus márgenes; el plan consistía en hacernos por nuestra cuenta de una colección de objetos, deshacernos de los duplicados en Londres para subvenir a los gastos y reunir hechos, como lo expresaba el señor Wallace en una de sus cartas, 'a fin de resolver el problema del Origen de las Especies', un tema sobre el que habíamos sostenido amplias conversaciones por carta y de viva voz". Los viajes de Wallace a la Amazonia duraron de 1848 a 1852; en esa región, Wallace observó que varios ríos constituyen fronteras para varios grupos de animales. Los concibió como barreras insuperables a la dispersión de las especies, aunque *no* como una barrera que hubiese dividido una población o biota ancestral en dos descendientes, los cuales con el tiempo se habrían convertido en especies distintas.

A su regreso a Londres, después de una larga enfermedad y haber perdido sus materiales al incendiarse el navío donde viajaba, leyó en 1853 ante la Sociedad Entomológica de esa ciudad: "... hay razones para pensar que las riberas del bajo Amazonas estén entre las partes de Sudamérica formadas más recientemente, por lo que hoy podemos considerar a estos insectos, los cuales son peculiares en ese distrito, entre las especies más jóvenes, las últimas en una larga serie de modificaciones que han sufrido las formas de vida animales". Tres trabajos de Wallace sobre el Amazonas y tres más durante su estancia en el Archipiélago Malayo ponen a este autor como uno de los precursores de la vicariancia.

En el Archipiélago Malayo, después de 45 días de viaje, permaneció ocho años desde principios de 1854. Cambió de residencia más de 80 veces y recolectó más de 125,000 especímenes durante ese lapso. Allí escribió varios de sus artículos o ensayos más sobresalientes, en particular los relacionados con la teoría de la evolución. Sin

perder tiempo, Wallace publicó entre abril de 1854 y enero de 1855 tres trabajos que fueron antecedentes y expresaban sus observaciones que después concretaría en el artículo sobre la ley que regula la introducción de nuevas especies (febrero 1855). Wallace no podía dejar de comparar los trópicos del Nuevo Mundo con el Archipiélago Malayo. La observación de varios grupos de animales y su distribución geográfica lo condujo a utilizar la biogeografía como una parte importante de su teoría. La observación de la existencia de especies en áreas geográficas localizadas fue una guía que confirmó su hipótesis y la de Bates, de que la 'secuencia natural de las especies también es geográfica'.

Wallace con elegancia y perfección lógica expresaba sus ideas antes de que lo hiciera Darwin en *El Origen de las Especies* de Darwin:

Si se adoptan las variedades geográficas permanentes, se tiene una desventaja, la de responder a la pregunta ¿Qué es una *especie*?, que aún más queda sin respuesta; pues si caracteres permanentes no constituyen una respuesta cuando estos caracteres son diminutos, entonces una especie difiere de una variedad apenas en grado, no en su naturaleza, y nunca dos personas se pondrán de acuerdo en cuanto a la cantidad de diferencias necesarias para que se constituya una de ellas, ni en cuanto a la cantidad de similitudes que debe existir para constituir la otra. La línea que las separa se hace entonces tan tenue que es imposible afirmar su existencia. Sin embargo, si las dos cosas son de naturaleza esencialmente distinta, debemos buscar una caracterización cualitativa, y no cuantitativa, para definir las. Eso puede hacerse considerando la permanencia, y no la cantidad, de las variaciones en relación con sus formas más próximas, lo que constituye la caracterización específica; de la misma manera, es la inestabilidad -y no la menor cantidad- de las variaciones, lo que determina la variedad. De esta manera se pueden definir las dos cosas por una diferencia en su naturaleza; de la otra manera sólo puede decirse que ellas son exactamente de la misma naturaleza, difiriendo apenas en grado.

La opinión que en general se adopta en la actualidad es que las especies son creaciones absolutamente independientes, que durante toda su existencia nunca varían de un lado para otro, mientras que las variedades no son creaciones independientes, sino que fueron producidas por reproducción común, a partir de una especie antecesora. Existe, pues (si esta definición es verdadera), una diferencia absoluta y esencial

en la naturaleza de estas dos cosas que nos obliga a buscar alguna otra caracterización para distinguirlas que no sea el mero grado de diferencia, que es necesariamente indefinible. Si no hay otra caracterización, este hecho constituye el argumento más fuerte contra la creación independiente de las especies, pues ¿por qué se necesita invocar un acto especial de creación para generar un organismo que difiere apenas en grado respecto a otro que ha sido producido por las leyes existentes? Si una cantidad de diferencias permanentes, representada por cualquier número hasta 10, puede ser producida por el curso ordinario de la naturaleza, seguramente es más ilógico suponer, y más difícil de creer, que una cantidad de diferencias representadas por 11 ha exigido un acto especial de creación para que exista.

Sean A y B dos especies que presentan el menor grado posible de diferencias que pueda tener una especie. Estas serán consideradas ciertamente distintas; si existe un grado menor de diferencias serán llamadas variedades. Después, se descubre un grupo de individuos C, que difiere menos de A de lo que difiere de B, pero en una dirección opuesta; la cantidad de diferencias entre A y C es de apenas la mitad de la que hay entre A y B; se dirá entonces que C es una variedad de A. Pero se descubre aún otro grupo D, exactamente intermedio entre A y B. Si se adhiere a la regla, se es forzado ahora a hacer de B una variedad, o, si se está seguro de que B es una especie, entonces C y D también deben ser especies, así como todas las otras variedades permanentes que difieren tanto como éstas; y se dice, sin embargo, que algunos de estos grupos son creaciones especiales y otros no. Es extraño que orígenes tan diferentes hayan producido resultados idénticos. Para escapar de esta dificultad hay solamente una salida: considerar que todo grupo de individuos que presente caracteres permanentes, por menores que sean éstos, constituye una especie; mientras que sólo aquellos que presentan una variación tal, que nos hace creer que descendieron de una especie parental, o que sabemos que han descendido, serán clasificados como variedades. Las dos doctrinas, la de las 'variedades permanentes' y la de las 'especies invariantes especialmente creadas' son inconsistentes entre sí (Wallace, 1858)

Tal vez la obra biogeográfica más significativa de Wallace, antes de *El Origen...* sea el de las Islas Aru, en 1857, pues en ella no sólo presagia la vicariancia sino que la usa para explicar especies afines así como faunas parecidas:

Examinemos si las teorías de los naturalistas modernos explican el fenómeno de la fauna de las Aru y de Nueva Guinea. Sabemos que -con un grado de conocimiento que se aproxima a la certeza- en un período geológico relativamente reciente, no existía una sola especie del mundo orgánico actual; que todos los *Vertebrata* existentes ahora tuvieron su origen aún más recientemente. ¿Cómo podemos explicar los lugares donde existieron? ¿Por qué las mismas especies no se hallan en los mismos climas en todo el mundo? La explicación general que se da es que las especies antiguas se extinguieron, y que especies nuevas fueron creadas en cada distrito o región, adaptadas a las condiciones físicas del distrito. Sir C. Lyell escribió más ampliamente sobre este asunto, y con mucha habilidad señaló que la mayoría de los naturalistas adopta esta idea. Él la ilustra especulando sobre los cambios físicos que podrían ocurrir en el Norte de África por el levantamiento de una cadena de montañas en el Sahara. 'Entonces', dice, 'los animales y plantas de África septentrional desaparecerían, y la región gradualmente se volvería apta para recibir una población de especies *perfectamente disímiles en sus formas, hábitos y organización*'. Ahora, esta teoría implica que encontraremos una semejanza general en las producciones de regiones que se asemejan unas a otras en clima y aspecto general, mientras que habrá una disimilitud completa entre aquellas que son totalmente opuestas en estos aspectos. Y si ésta fue la ley general que determinó la distribución del mundo orgánico existente, no debe haber excepciones, ninguna contradicción notable. Ya hemos visto cuan totalmente difieren las producciones de Nueva Guinea de aquellas de las Islas Occidentales del Archipiélago, tal como Borneo, que es el tipo del resto de las islas, y casi igual en superficie a Nueva Guinea. Estas diferencias, debemos hacer notar, no son de especies, sino de géneros, familias u órdenes enteros. Sería difícil señalar dos regiones que se asemejen más exactamente una a la otra, en clima y características físicas. En ninguna de ellas existe una marcada estación seca, la lluvia cae más o menos durante todo el año; ambas están próximas al ecuador y sujetas a los monzones de este y oeste, pero totalmente cubiertas de selvas altas; ambas tienen una gran extensión de costa plana y pantanosa con un interior montañoso; ambas son ricas en palmeras y Pandanaceae. Si, por otro lado, comparamos Australia con Nueva Guinea, no encontraremos ningún contraste más fuerte que en sus condiciones físicas: una queda cerca del ecuador

dor, la otra próxima y más allá de los trópicos; una goza de humedad perpetua, la otra de alternancias de sequía excesiva; una tiene una vasta selva perenne, la otra bosques abiertos y secos, depresiones, o desiertos. Pero las faunas de las dos, aun cuando son muy distintas en especies, son impresionantemente similares en carácter. Toda familia de aves (excepto Menuridae) hallada en Australia también habita Nueva Guinea, y, cuando este país sea mejor conocido, se supone que el número aumentará. Lo mismo con los Mammalia. Los Marsupiales son casi exclusivamente los únicos cuadrúpedos en una y otra área. Si los canguros están adaptados especialmente a las planicies secas y bosques abiertos de Australia, debe haber alguna otra razón para su introducción en las selvas densas y húmedas de Nueva Guinea; casi no podemos imaginar que la gran variedad de monos, de ardillas, de Insectivora y de Felidae fueron creados en Borneo porque la región estaba adaptada a ellos, y que ni una sola especie se introdujo en la otra región que es exactamente semejante, aun cuando la distancia no es muy grande. Si hay una explicación en la dureza de las maderas y en la escasez de insectos minadores con la ausencia de pájaros carpinteros en Australia, no hay ninguna para el hecho de que no pululen en las selvas de Nueva Guinea, así como ocurre en Borneo y Malaca. Por lo tanto, sólo podemos concluir que alguna otra ley ha regulado la distribución de los espacios existentes, la cual no es la ley de las condiciones físicas de las regiones en que se encuentran, de otro modo no veríamos regiones de carácter tan opuesto con producciones tan semejantes, mientras otras casi exactamente semejantes respecto al clima y al aspecto general, sin embargo, difieren totalmente en sus formas de vida orgánica.

En un número anterior de esta revista intentamos demostrar que la simple ley de que cada nueva creación está íntimamente relacionada con alguna especie ya existente en la misma región explicaría todas estas anomalías, si es tomada conjuntamente con los cambios de la superficie y la extinción gradual así como la introducción de especies, que son hechos demostrados por la geología. En el período en que Nueva Guinea y el Norte de Australia se unían, es probable que sus características físicas y clima fuesen más similares, y que una considerable proporción de las especies que habitaban cada porción de la región se hallase en toda el área. Después de que ocurrió la separación, fácilmente po-

demostramos entender cómo se modificó notablemente el clima en ambas, y esto tal vez pudo llevar a la extinción de ciertas especies. Desde entonces, durante el período que transcurrió, nuevas especies han sido introducidas gradualmente en cada una de ellas, pero cada una estrechamente próxima a la especie preexistente, muchas de las cuales inicialmente fueron comunes a ambas regiones. Este proceso evidentemente produciría la condición actual de las dos faunas, en las cuales hay muchas especies relacionadas, -y pocas idénticas. La ausencia bien marcada de los grandes grupos en una, también lo sería, necesariamente en la otra, pues, por más que estuviesen *adaptados* a la región, la ley de las afinidades íntimas no permitiría su surgimiento, excepto a través de una larga sucesión de pasos que ocupan un intervalo geológico inmenso. Las especies que, en el tiempo de la separación, se hallasen sólo en una región, darían origen a través de la introducción gradual de especies a ellas relacionadas, a grupos particulares a esa región. Esta separación de Nueva Guinea de Australia sin duda tuvo lugar mientras Aru aún era parte de la primera isla. Su separación debió haber ocurrido en un período muy reciente, el número de especies comunes a las dos muestras que poquísimas extinciones han ocurrido desde entonces, y probablemente también pocas introducciones de nuevas especies.

Si ahora suponemos que las islas Aru quedaron sin perturbar durante un período equivalente a una división de la época Terciaria de los geólogos, tenemos razón para creer que el cambio de especies de Vertebrata sería completo, y que una raza enteramente nueva fue introducida de modo gradual, pero toda ella más o menos íntimamente relacionada a las que ahora existen. Durante el mismo período algunas pocas faunas también deben haber surgido en Nueva Guinea y entonces las dos presentarían las mismas características comparativas que tienen ahora el Norte de Australia y Nueva Guinea. Que se admita así el proceso de cambio gradual por otro período, regulado por las mismas leyes. Algunas especies se habrían extinto en una región, siendo reemplazadas, mientras que en la otra una serie numerosa de especies modificadas pudo haber sido introducida. Entonces las faunas diferirán no sólo en especies, sino en grupos genéricos. Habría entonces una semejanza, entre ellas, como lo hay entre las islas de las Indias Occidentales y México. Durante otro período geológico, supongamos que Aru se elevó, y

que se volvió una región montañosa, extendida por llanuras aluviales, mientras que Nueva Guinea se deprimió, reduciendo su área, y así muchas de sus especies probablemente se extinguieron. Entonces nuevas especies serían más rápidamente introducidas en la región modificada y aumentada; algunos grupos, que se habían extinto tempranamente en una, podrían tornarse así muy ricos en especies, y por esto tendríamos una contraparte exacta de lo que vemos ahora en Madagascar, donde las familias y algunos de los géneros son africanos, pero hay grupos de especies muy extensos que forman géneros particulares, o también familias, aunque mantienen una semejanza general con las formas africanas. De esta manera, se cree, podemos explicar los hechos de la actual distribución de los animales, sin suponer cambios, a no ser los que sabemos que existen constantemente. Es innecesario suponer que nunca hayan sido creadas nuevas especies 'perfectamente disímiles en formas, hábitos y organización', en relación con las que las precedieron; tampoco los 'centros de creación', abogados por algunos, parecen ser necesarios o conformes a los hechos, a menos que supongamos un 'centro' en cada isla y en cualquier distrito que posea una especie particular.

Es evidente que para la elucidación completa del actual estado de la fauna de cada isla y de cada región, necesitamos un conocimiento de su historia geológica, sus elevaciones y hundimientos, y de todos los cambios que sufrieron desde que se alzaron sobre el océano. Esto raramente se tiene, pero un conocimiento de la fauna y de sus relaciones con las de regiones vecinas frecuentemente lanzará una gran luz sobre la geología, y nos permitirá establecer con aceptable certeza su historia pretérita (Wallace, 1857: 478-483).

Wallace atribuyó los cambios en la disposición relativa de tierras y mares a movimientos verticales, sin hacer referencia a movimientos horizontales de las masas terrestres. Diferentes porciones de tierra podrían aproximarse entre sí por causa de levantamientos del piso oceánico y por la depositación de material en los bordes continentales producido por la actividad volcánica.

En su obra *Archipiélago Malayo* (1890), reconstruye la historia de la región a partir de la evidencia faunística. La presencia de especies asiáticas en las islas grandes del archipiélago le hace suponer que anteriormente estas islas indomalayas formaron parte del continente. Las rup-

turas y hundimientos entre islas y continente provocaron unas veces la extinción de especies, aunque otras hubo tiempo suficiente para que se modificaran. Luego de analizar la distribución de diferentes taxones en el archipiélago, concluye:

Parece que estos hechos afirman con absoluta certeza que en algún período anterior ha habido una conexión entre todas estas islas y el continente y el hecho de que la mayoría de estos animales comunes a dos o más de las islas muestre poca variación o ninguna, sino que con frecuencia son absolutamente idénticos, indica que la separación debió ser reciente en términos geológicos, es decir, no anterior al nuevo Plioceno, cuando los animales terrestres comenzaron a asimilarse a los que existen en la actualidad. (p. 174-175).

A mediados del siglo pasado, el apelar a extensiones continentales prehistóricas como explicación de casos de distribución disyunta, fue un recurso común entre los naturalistas ingleses. Esta posición, conocida como *extensionismo* (Fichman, 1977) fue adoptada incluso por Wallace en sus primeros trabajos, aunque después se convirtió en el principal defensor de la doctrina opuesta, el *permanentismo*, cuya premisa básica era que la distribución actual de tierras y mares es esencialmente la misma que ha existido en el pasado, salvo algunas modificaciones menores. Darwin apoyaba la hipótesis permanentista, y explicaba las distribuciones disyuntas mediante transporte accidental vía corrientes marítimas, de viento e incluso por masas de hielo a la deriva. En una carta que envió a Wallace, Darwin manifestaba:

I can see that you are inclined to go much further than I am in regard to the former connection of oceanic islands with continents... (en Fichman, 1977).

El que Wallace hubiera resumido tan admirablemente y de manera independiente en un breve artículo las ideas darwinianas sobre el cambio orgánico por un lado, mientras que por otro mostrara una clara tendencia extensionista, provocó la molestia de Darwin, quien consideraba francamente catastrofistas las hipótesis que postulaban el hundimiento de grandes extensiones continentales.

Lamentablemente, el cambio de giro que sufrió Wallace al adoptar el paradigma darwiniano en biogeografía, sólo lo llevó a una biogeografía estadística y al estudio de islas oceánicas. La biogeografía de Darwin y Wallace (post-*Origen*) predominaría por casi un siglo, anquilosando en la dispersión a esta ciencia y circunscri-

biéndola básicamente a aspectos ecológicos. El arraigo de concepciones bíblicas en la biogeografía trascendería el siglo XIX y llegaría hasta el siglo XX. La teoría del relicto monoboreal y la idea de faunas dominantes que se dispersaban sobre una geografía estable (o teorías holarticistas), fueron dos conceptos que estancaron a la biogeografía histórica.

Llorente (1990) indicó también que Ho y Saunders, en su libro *Más allá del Neodarwinismo*, permitieron a Jerry Webster afirmar: "...la teoría darwiniana de la evolución explica la similitud entre organismos en términos de descendencia a partir de un ancestro común y su diferencia en términos de selección natural o por adaptación. Este autor ha señalado también que, con el espejismo de la genealogía -que todo parece explicar- se vinieron abajo las posibilidades de generar una teoría morfológica y descubrir leyes de la forma por los biólogos anatomistas del siglo XIX. La influencia que tuvo la teoría de Darwin colocó en un segundo plano los importantísimos logros de Cuvier y Saint Hilaire en teoría morfológica".

La distribución orgánica y el origen de las especies

La biogeografía fue fundamental para la teoría de Darwin. Mientras que otros naturalistas buscaban en la paleontología y morfología el apoyo para la tesis transmutacionista, Darwin, al igual que lo había hecho Lyell, buscó apoyar su investigación sobre el origen de las especies con el estudio de la distribución orgánica. Uno de los temas prioritarios en los estudios que llevó a cabo de 1837 a 1844 fue precisamente el de la variación y distribución de diferentes grupos a escala amplia. Hay evidencia histórica de que desde el inicio de sus estudios transmutacionistas, Darwin pensaba que los hechos acumulados en la geografía botánica y zoológica podían explicarse mediante un modelo que incluía los conceptos de la descendencia con modificación y centros únicos de origen con subsecuentes migraciones y colonizaciones de los individuos (Richardson, 1981). Ya conocía también, a través de los trabajos de Buch y de Donn, la hipótesis de que las especies surgían a partir de variedades permanentes. Uno de los debates en ese entonces era si las especies habían sido creadas en los lugares donde se encontraban actualmente o bien si habían emigrado desde otras áreas. El admitir que la biota de las regiones biogeográficas era autóctona, se asociaba comúnmente con las doctrinas de la fijeza de las especies, las creaciones especiales y el diseño divino. Louis Agassiz es un ejemplo de estas difundidas creencias:

...there is only one way to account for the distribution of animals as we find them, namely, to suppose that they are *autochthonoi*, that is to say, that they originated like plants, on the soil where they are found. In order to explain the particular distribution of many animals, we are even lead to admit that they must have been created at several points of the same zone, as we must infer from the distribution of aquatic animals, specially that of fishes (en Richardson, 1981).

Darwin rechazaba rotundamente esas creencias comunes. En la última edición de *El Origen...*, publicada en 1872, aparecen dos capítulos dedicados al análisis de la distribución geográfica de los organismos. La tesis principal que se sostiene es que la distribución orgánica resulta congruente con la teoría de la descendencia con modificación, mientras que se vuelve totalmente caprichosa si se acepta la explicación creacionista. Como se comentó anteriormente, Wallace también vio en la investigación biogeográfica la posibilidad de descifrar el problema del origen de las especies, según le hizo saber a Bates cuando lo invitó a la expedición del río Amazonas. De esta manera, entre los naturalistas ingleses de mediados del siglo XIX, el interés por estudiar la variación y la distribución geográfica de plantas y animales residía en el estrecho vínculo que tenía con un tema entonces crucial: el origen de las especies.

Darwin y Wallace: el estancamiento de un siglo en la biogeografía histórica

Nelson & Platnick (1981) efectuaron numerosos comentarios sobre la historia de la biogeografía, a la que consideraron como la historia del desarrollo de la ley de Buffon. En consecuencia, reconocen dos elementos en el estudio de esa historia: (a) el desarrollo de la ley, y (b) el desarrollo de las explicaciones causales de la ley. En este contexto, el cosmopolitismo (distribución de una especie en la mayoría de los continentes) caracterizaba las excepciones a la ley y se podía recurrir a la dispersión como el factor causal; sin embargo, las concepciones evolutivas y biogeográficas de Darwin y Wallace los llevaron a plantear que las dispersiones generaban áreas de endemismo; en palabras de Darwin (1859): "... los grandes hechos de la distribución geográfica se explican por la teoría de la migración (generalmente de las formas dominantes de vida) junto con modificación subsecuente y la multiplicación de nuevas formas". El concepto central de la concepción darwiniana en biogeografía fue el de la dispersión sobre una geografía estable en sus principales rasgos; la idea predominante era la dispersión 'improbable'

sobre una barrera preexistente, con el subsecuente aislamiento y la posterior diferenciación.

De esta manera, la existencia de las áreas de endemismo fue explicada por la dispersión improbable como el factor causal. Según Darwin, las áreas de endemismo están constituidas por diversos elementos con distintas historias de dispersión, es decir, por especies provenientes de lugares y tiempos diferentes. Este fue el mismo esquema biogeográfico adoptado por autores tales como **Darlington** en 1957, **Reig** en 1962 y **Halffter** en 1976, entre otros, quienes se refirieron a ese patrón con los términos de horofauna, cenocrón y patrón de dispersión, respectivamente. Sin embargo, este esquema y estos términos resultan adecuados para referirse a áreas bióticas y geológicamente complejas, esto es, áreas que son producto de numerosas vicisitudes históricas y que son consideradas como nodos o áreas de convergencia tectónica en el sentido de Croizat (*Space, Time, and Form*, 1964); ejemplo de ellas son el área Indoaustraliana y la Zona de Transición Mexicana con las Antillas y El Caribe.

En 1876, Wallace retomó el sistema de seis regiones de Sclater. Darwin pensaba que el desarrollo de un sistema general de la zoogeografía ilustraría la gran utilidad de la teoría evolutiva como guía para la investigación científica, aunque se disculpó por no poder llevar a cabo tan ingente trabajo. Por ello, cuando Wallace ya había cambiado a una posición permanentista, lo invitó a que realizara la empresa. *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876) obtuvo el apoyo irrestricto de Darwin, a pesar de las diferencias que mantenía con Wallace respecto a otros puntos, ya que la reconoció como una obra no sólo estratégica, sino además brillante, que reforzaba sólidamente la teoría de la evolución. Existe una controversia sobre esta obra clásica de la biología, que refleja tensiones que tenía el mismo Wallace en sus concepciones biogeográficas. Para **Fichman** (1977), al adoptar el sistema de regiones de Sclater, Wallace se vio forzado a rechazar su temprana concepción extensionista en la explicación de los casos de distribuciones disyuntas, ya que al sostener que había seis divisiones fundamentales de la tierra emergida, cada una con producciones naturales propias, ya no podía seguir aceptando grandes extensiones terrestres prehistóricas, puesto que ello implicaba que las regiones actuales eran meras configuraciones mudables y pasajeras. Podía aceptar pequeñas conexiones entre islas y continentes, separados por mares someros y distancias cortas, que sólo requerían fluctuaciones ligeras en el nivel del mar, pero ya no podía aceptar hipotéticas conexiones de gran extensión, pues desdibujarían las conspicuas regiones de Sclater, que tan-

to ponderaba Wallace como regiones naturales. De este modo, *The Geographical Distribution of Animals* sería esencialmente una amplia argumentación a favor de la realidad de las divisiones primarias de la superficie terrestre, distinguibles por sus producciones características, que eran el producto de una historia particular.

Otros en cambio, han criticado el poco énfasis que hizo Wallace sobre los elementos endémicos de las regiones, como el mismo **Sclater** (1858) **Hooker** (1844-60) y **Pritchard** (en **Nelson**, 1978) habían sugerido. A Wallace le importó más circunscribir y caracterizar a las regiones sin ir más allá y sin analizar sus interrelaciones; las consideró como áreas generales que servían para resaltar anomalías distribucionales. Con ello, las anomalías se convertían en meros artificios metodológicos para buscar naturalidad de las áreas. Sclater en cambio, señaló que la similitud biótica entre regiones -basada en la comparación de presencia y ausencia, tal y como hizo Wallace- sólo debía ser una guía y que el problema debía tratarse en términos de mayor relación o afinidad natural, aunque no llegó a aclarar el significado de esto (**Llorente & Espinosa**, 1991). En los últimos tiempos se han hecho muchas críticas de importancia biológica y metodológica (estadística) a los índices binarios y coeficientes de similitud (véase por ejemplo **Sánchez & López**, 1988). La similitud no expresa automáticamente una interpretación de las relaciones bióticas, pues no se trata de inventar aparentes soluciones estadísticas a los problemas de relaciones históricas investigados por la biología comparada.

Al comienzo de la segunda mitad de este siglo se retomó la discusión acerca de la forma de realizar clasificaciones biogeográficas. El mismo dilema de la sistemática biológica se trasladó a la biogeografía: para reconocer y relacionar áreas ¿qué vale más, el parecido o el parentesco? El problema, desde luego, no era nuevo; **Sclater**, en 1858, como ya referimos, consideró que el problema de encontrar las divisiones primarias de la Tierra no debía hacerse con base en el parecido de sus faunas (proximidad fenética), sino con el parentesco (afinidad histórica o genealógica), que en términos evolutivos del área es la historia geográfica de las regiones. Sin embargo, la idea de que las regiones eran reales e interrelacionables históricamente, sucumbió ante la idea darwinista de que la dispersión sigue cursos azarosos a través de una geografía estable. El retraso de un siglo en el análisis del problema de Sclater se ha calificado como una lamentable desventura en el desarrollo de la biogeografía. Las ideas de Darwin y Wallace condujeron a un siglo de predominio de los conceptos dispersionistas en la biogeografía; no obstante, estos conceptos deben verse como respuestas necesari-

rias a las ideas de los creacionistas contemporáneos de Darwin y Wallace, quienes postularon fantásticos puentes terrestres intercontinentales como explicaciones de primer orden en la biogeografía.

Al principio de sus investigaciones, entre 1853 y 1860, Hooker coincidió de modo indirecto con las ideas de Sclater, pero pronto las abandonó y siguió a Wallace y a Darwin, quienes enfatizaron un origen norteamericano de las 'formas dominantes de vida', lo cual estaba a tono con el espíritu colonialista de la época, expresado biogeográficamente en la hipótesis del relicto monoboreal y por la concepción holártica de la época victoriana, a las que **Nelson & Platnick** (1984) denominaron como 'efecto Sherwin-Williams', aludiendo al conocido logotipo de esa marca de pintura, Hooker fue uno de los primeros en sugerir la intervención de cambios tectónicos para explicar los patrones de distribución biótica antárticos; su propuesta original de pensar en movimientos continentales para explicar la similitud entre las biotas endémicas de la Patagonia, Australia y Nueva Zelanda la abandonó finalmente, proponiendo después explicaciones de dispersión a grandes distancias de la flora y fauna de dichas áreas. Lyell tuvo gran poder de convencimiento sobre Hooker.

En ausencia de teorías geofísicas que explicaran la deriva continental, la teoría wegeneriana tuvo impacto casi nulo en la geología y en la biología de la primera mitad del siglo XX. Entonces, las concepciones de una Tierra estable en sus rasgos continentales y oceánicos, aunadas a dispersiones a través de grandes barreras, continuaron sosteniendo las ideas biogeográficas victorianas, enraizadas –de acuerdo con **Bueno & Llorente** (1991)– en las concepciones bíblicas, o aún más en concepciones culturales antiguas (**Papavero et al.**, 1997, 2000) que están compendiadas en el *Génesis*.

La biogeografía dispersionista de Darwin y Wallace, continuada por **Matthew** (1915), **Darlington** (1957) y **Simpson** (1965), entre sus exponentes principales, funcionó como un paradigma en concordancia con la teoría de la selección natural, fuera en su expresión darwinista o neodarwinista; en su momento 'superó' a las explicaciones que sostenían los constructores de fantásticos puentes terrestres y a las de los creacionistas múltiples que consideraban que una especie o taxón podía originarse varias veces en lugares distintos y disyuntos (politopismo). Las críticas a la biogeografía darwiniana y el desarrollo de nuevas ideas teóricas en la biología comparada condujeron a nuevos programas de investigación en la biogeografía histórica contemporánea (**Nelson & Platnick**, 1981; **Humphries & Parenti**, 1986; **Llorente & Espinosa**, 1991).

Período contemporáneo

"...en situaciones en las que una teoría es mejor que otra desde el punto de vista de la economía intelectual, del rigor, de la inteligibilidad y de la eficacia práctica, no cabe duda de que esta teoría acabará preponderando...sólo los conceptos que se pueden geometrizar y llevar al espacio-tiempo son susceptibles de universalización y, por lo tanto, de cientificidad. Se podría proceder de una manera, por así decirlo, inferencial: se comprueba la cientificidad de un concepto a, que puede describirse mediante una determinada forma geométrica en un espacio substrato..."

R. Thom. 1993. *Parábolas y Catástrofes*.

A partir de la década de los cincuenta y los setenta, el método panbiogeográfico y la escuela de la biogeografía de la vicariancia, enfoques mantenidos respectivamente por Croizat y Rosen-Nelson-Platnick, retomaron la idea de encontrar el patrón de interrelación de las áreas de endémicos. Mientras que estos nuevos enfoques se iban consolidando al desarrollar sus propios fundamentos y posibilidades explicativas novedosas, la biogeografía darwinista se fue debilitando. En este cambio influyeron la aceptación de la tectónica global, el desarrollo de metodologías de análisis filogenético y el rechazo a las concepciones de centro de origen darwinista y de mecanismos de dispersión aleatorios y, en suma, a las concepciones fenéticas y azarosas que pretendían explicar el patrón de interrelación de las áreas de endémicos por medios meramente estadísticos.

Los procesos y los patrones de evolución de los taxones y las biotas del mundo son de interés fundamental en la biogeografía histórica; el estudio de las interrelaciones filogenéticas entre especies y grupos monofiléticos con cierto grado de endemismo es básico para el entendimiento de patrones en biogeografía histórica. De modo esquemático, los taxones son endémicos a sus áreas por dos razones: 1. sus antecesores originalmente ocurrieron ahí y no ha habido modificación o expansión de la distribución, por lo que sus descendientes sobreviven ahí hasta la actualidad, excepto cuando una barrera se genera y fracciona la población ancestral (vicarianza), y 2. sus antecesores se originaron en otro lugar y después sus descendientes migraron hacia las áreas que actualmente ocupan (dispersión). En el primer caso, la población ancestral se divide en subpoblaciones cuando aparece una barrera que la aísla y provoca su separación; esto supone cambios tectónicos, climáticos y extinciones que fragmentan y aíslan geográficamente a las comunidades originales, con la subsecuente diferenciación de sus especies; en el segundo caso, son los medios de dispersión los que permiten superar las barreras ya existen-

tes, esto es, hay un origen (un área) a partir de la cual se dispersan las poblaciones, especies y taxones. Ambos esquemas se han usado para responder, en forma complementaria, a una pregunta central de la biogeografía contemporánea: si hay un patrón de interrelación entre las áreas de endemismo o regiones naturales, ¿cuáles fueron los procesos que generaron ese patrón?

Hay cuando menos tres escuelas alternativas que surgieron en las últimas décadas: la biogeografía filogenética hennigiana, la biogeografía de la vicarianza cladística y la panbiogeografía. Estas escuelas tienen distintos enfoques, conceptos, métodos y técnicas para estudiar la interrelación de áreas endémicas y la jerarquía de taxones vicariantes que ocurren en las áreas de endemismo. Las tres expresan las relaciones entre las áreas mediante líneas que se dibujan en mapas. Otra coincidencia importante es que ninguna de estas escuelas toma a los modelos e hipótesis geológicos como pruebas irrefutables que definan las relaciones de las biotas, sino más bien buscan congruencia entre ambas proposiciones de relación entre las áreas: hipótesis biogeográficas e hipótesis geológicas. Aunque algunos pensaron en el principio metodológico de la iluminación recíproca entre geología y biogeografía histórica, otros -principalmente los panbiogeógrafos y vicariancistas- han postulado la posibilidad de predecir acontecimientos y patrones geológicos a partir de hipótesis de relación biológica, partiendo del principio de que la Tierra y la biota han evolucionado juntas. Esta última sentencia se debe a **Croizat** (1964).

Los conceptos biogeográficos subordinados a la geología como ciencia rectora en la historia natural, fue parte de la herencia que dejó la historia previa de la biogeografía de Darwin-Wallace, aunque algunos autores más cercanos al campo de la geología (como Donnelly y Michaux), consideran que el papel de la geología en las controversias biogeográficas es desarrollar y comparar modelos de historia geológica, que permiten evaluar hipótesis biológicas de acuerdo con limitantes de tiempo y espacio geológico.

Las tres escuelas citadas han sido confundidas por varios autores, pues en un principio hubo intentos de fusión teórica y conceptual que no prosperaron y más bien produjeron separaciones tajantes (**Croizat et al.**, 1974; **Croizat**, 1982). En la actualidad, cada escuela sigue principios, conceptos y métodos distintos, que se abordarán más adelante. No obstante, puede considerarse que las escuelas vicariancista y de la panbiogeografía (neozelandesa) no son excluyentes sino complementarias.

Enfoques actuales de la biogeografía histórica

"Toda ciencia es, antes que nada, el estudio de una fenomenología. Es decir: los fenómenos que son objeto de una determinada disciplina científica aparecen como accidentes de formas definidas de un espacio dado, al que podremos llamar el espacio substrato de la morfología que se estudia... En los casos más generales (física, biología) el espacio substrato es simplemente el habitual espacio-tiempo. Pero en ocasiones es necesario considerar como substrato un 'espacio' algo diferente, que se deduce, por así decirlo, del espacio macroscópico habitual..., o construyendo un 'espacio'..."

R. Thom, 1993. *Parábolas y Catástrofes*.

Llorente & Espinosa (1991) y **Espinosa & Llorente** (1993) hicieron una caracterización sucinta de las escuelas contemporáneas de la biogeografía histórica. De acuerdo con su interpretación, hubo tres acontecimientos que abonaron el terreno para el surgimiento de la biogeografía vicariancista. El primero fue el método cladista desarrollado por Willi Hennig; el segundo, el desarrollo de la teoría de tectónica de placas y la deriva continental; el tercero, el trabajo de Leon Croizat y su crítica implacable contra el modelo dispersionista.

A mediados de este siglo, apareció una obra central para la biología comparada: *Elementos de una sistemática filogenética*, del dipterólogo alemán Willi Hennig. Aunque sus ideas principales las publicó poco antes de 1950 (**Papavero & Llorente**, 1996), su difusión se dio hasta la década de los sesentas, cuando en 1966 salió una traducción al inglés (también existe una versión al español de 1968). Uno de los planteamientos centrales de Hennig fue buscar la propiedad del mundo vivo que pudiera ser representada jerárquicamente. Concluyó que la única que se conoce es el patrón de ramificación que ha producido la evolución; lo que da cohesión a los organismos, tanto actuales como extintos, son las relaciones genealógicas. Otras relaciones, como las genéticas y fenotípicas, pueden supeditarse en última instancia a las relaciones genealógicas, por lo que pueden entenderse mejor en términos del proceso de descendencia con modificación. De ello resulta que la mejor clasificación es aquella que refleje con fidelidad las relaciones genealógicas, pues es la única que puede producir una jerarquía no ambigua. No es ambigua, ya que para un conjunto dado de taxones sólo hay dos posibles formas de agruparlos por genealogía: o comparten un ancestro común inmediato o no lo comparten. De esta forma, el criterio teórico de la sistemática filogenética, mejor conocida como cladismo, es claro y explícito. En cambio, el número de clasificaciones posibles basadas en mera similitud, es decir, las clasificaciones fenéticas, es indeterminado.

Hennig se percató de que los únicos atributos que permiten descubrir la jerarquía de ramificaciones son los caracteres homólogos derivados que se comparten entre taxones, es decir, las sinapomorfias. Las sinapomorfias son un tipo especial de caracteres homólogos. Las homologías ancestrales compartidas (simplesiomorfias), no son suficientes para agrupar de manera no ambigua a los taxones, ya que pueden seguir modificándose en algunos grupos durante el curso de la evolución.

A partir del trabajo de Hennig surgió una corriente conocida como biogeografía filogenética; sus principales seguidores han sido **Brundin** (1966 y 1972) y **Ball** (1976). El sustento teórico de esta escuela es el de los principios y métodos para la reconstrucción de grupos monofiléticos elaborados por el propio Hennig. El procedimiento que utiliza puede reducirse al siguiente esquema: 1) Reconocimiento de taxones monofiléticos mediante el empleo del método cladista y reconocimiento de su ubicación temporal; 2) Se grafican las áreas de distribución; 3) Interconexión de las áreas con base en la información del cladograma. De esta manera, se busca representar la secuencia de episodios paleogeográficos que separaron las áreas de endemismo de los taxones que se analizan, o bien se pueden distinguir tanto procesos de dispersión gradual como expansiones y contracciones de las áreas. Lo que está implícito en este esquema es la concordancia entre historia geológica y genealógica, y a partir del análisis filogenético se pueden predecir episodios geológicos.

Una de las pretensiones de la biogeografía filogenética ha sido desarrollar una teoría evolutiva más allá del neodarwinismo, que integre el proceso de la evolución en el tiempo y el espacio. Admite una serie jerárquica de procesos como causa de los patrones biogeográficos: 1) El desarrollo de barreras causa vicarianza, produciendo especiación alopátrida; 2) La desaparición de barreras permite la expansión del área de distribución; 3) La dispersión por saltos es un proceso de importancia menor que también produce especiación alopátrida, aunque no se espera que forme patrones de distribución comunes entre taxones diferentes.

El método desarrollado por la biogeografía filogenética consiste en:

1. Determinación de grupos monofiléticos. Ello se hace aplicando la regla del grupo externo, según la cual el estado de carácter presente en grupos más o menos relacionados con los taxones bajo análisis, presenta la condición ancestral. Ello permite establecer por contraste los estados derivados compartidos, es decir, las simplesiomorfias.

2. Los grupos hermanos de distinta jerarquía implican distintos niveles de relación entre las áreas de endemismo.
3. Empleo de las reglas de la desviación y de la progresión. La primera supone que siempre que ocurre la partición de un linaje, una de las ramas sufre mayor diferenciación, mientras que la otra se mantiene más semejante al ancestro. La regla de la progresión sostiene que existe un paralelismo entre progresión morfológica y progresión corológica. Ello significa que, dado que la formación de especies va siempre seguida de una progresión espacial, bajo ciertas condiciones se puede determinar la dirección de series de transformación en los caracteres. La forma en que la progresión en el espacio (corológica) se relaciona con la progresión de caracteres es particularmente nítida en ciertos casos de *Rassenkreisen* (anillos de razas), en los que la sucesión de formas vicariantes está ordenada de forma aproximadamente lineal. En tales casos se ve que la remodelación de caracteres ocurre en una sola dirección, formando un patrón escalonado de relaciones filogenéticas, en el que se van desprendiendo formas con caracteres cada vez más apomórficos (derivados). Si ocurre una serie de transformación de caracteres del tipo $a_1, a_2, a_3, a_4, \dots$, en el que el estado de carácter a_1 es el más plesiomórfico (ancestral), estos diferentes estados de carácter pueden superponerse a un patrón geográfico lineal, de modo que puede suponerse que el desarrollo de caracteres ha ocurrido en función de la expansión geográfica del grupo. De acuerdo con esta regla de la progresión, las especies que poseen los caracteres más primitivos se encuentran en al área ocupada más tempranamente, la cual se toma como el centro de origen del grupo.
4. Se define el patrón de episodios alternativos de vicarianza-expansión, suponiendo especiación por peripatría y no por dispersión a saltos.
5. Se analiza la congruencia entre el patrón de evolución morfológico-espacial con los distintos modelos geológicos.
6. Se determinan las edades mínimas con base en fósiles, las edades máximas con base en la determinación de la edad de la barrera más antigua y las edades relativas de acuerdo con la secuencia jerárquica del cladograma.

7. Se admite a la dispersión a saltos como explicación cuando no se encuentra congruencia entre modelos geológicos e hipótesis cladísticas.

A partir de los años setentas, surgió el enfoque conocido como biogeografía de la vicarianza, que también utilizó el método cladista para encontrar patrones generales de relaciones genealógicas y biogeográficas. Dado que las nuevas especies surgen por escisiones sucesivas de especies ancestrales, el proceso evolutivo ha resultado en una enorme jerarquía de grupos anidados, donde cada grupo incluye una especie ancestral. La biogeografía de la vicarianza parte de dos principios: 1) La congruencia observada entre los patrones filogenéticos y biogeográficos de los miembros de dos o más grupos monofiléticos es una evidencia para hipotetizar que comparten una historia común; 2) la congruencia entre patrones filogenéticos y biogeográficos de taxones distintos implica como causa más probable una historia común (Wiley, 1988).

Las hipótesis biogeográficas sobre relaciones de áreas se expresan mediante cladogramas. En el método de la biogeografía de la vicarianza, los taxones terminales de los cladogramas taxonómicos se sustituyen por las áreas en las que ocurren. La transformación de cladogramas de taxones en cladogramas de áreas sería un asunto trivial si a cada área correspondiera un taxón endémico único. En este caso ideal, todo el procedimiento se reduciría simplemente a sustituir a los taxones de un cladograma por las áreas que habitan. Sin embargo, en la práctica se presentan varias causas de incongruencia entre ambos tipos de cladogramas. Gran parte del esfuerzo de la escuela vicariancista se ha dedicado a tratar de resolver esos fenómenos que pueden confundir la estimación de las relaciones entre áreas, que son: 1) Los taxones de amplia distribución, 2) Los taxones faltantes en áreas, y 3) Las distribuciones redundantes (una revisión detallada de cómo se resuelven metodológicamente estos problemas se encuentra en Espinosa & Llorente, 1993).

Los adherentes del enfoque vicariancista (v. gr. Nelson & Platnick, 1981) sostienen que el 'ruido' biogeográfico por estos casos problemáticos es relativamente menor y no es suficiente para enmascarar las relaciones cladísticas entre áreas de endemismo. De esta manera, a pesar de los problemas potenciales de los datos (conocimiento inadecuado de las relaciones sistemáticas de los grupos analizados, ambigüedades en el conocimiento sobre su distribución y en la delimitación de las áreas de endemismo, así como en la asignación de los diferentes taxones a las áreas), se puede esperar encontrar un patrón jerárquico de amplia congruencia entre los diferentes taxones, por lo

que su distribución no es azarosa. Ello requiere una explicación general, que es la historia vicariante que comparten en común.

El procedimiento que utiliza la biogeografía de la vicarianza consiste en: 1) Determinación de grupos hermanos. Ello es posible luego del análisis cladístico; 2) Uso del principio de parsimonia. Este principio, también llamado de simplicidad, indica que entre diferentes hipótesis genealógicas, representadas por cladogramas, se elige a la que implique el menor número de orígenes múltiples de los caracteres. Se han desarrollado varias técnicas para poner en práctica el principio de la parsimonia. Entre los algoritmos de parsimonia que se han desarrollado pueden mencionarse el de Farris, el de Hendy y el de Penny, contenidos en paquetes de cómputo como el Hennig86, el PAUP y otros (Espinosa & Llorente, 1993); 3) Sustitución de los grupos terminales de los cladogramas taxonómicos por las áreas que ocupan, formando así cladogramas de áreas; 4) Llevar a cabo los pasos anteriores con diferentes grupos monofiléticos con distribución más o menos similar.

Debido a la complejidad del proceso evolutivo, en donde unos grupos evolucionan relativamente rápido mientras otros permanecen estables, y donde ocurren procesos como cladogénesis, extinción y dispersión, la obtención de un cladograma general de consenso no es un asunto sencillo. De ahí que se hayan desarrollado procedimientos para salvar el escollo, los cuales buscan encontrar el cladograma de áreas de máximo consenso. Estos procedimientos pueden dividirse en dos tipos: el análisis de componentes y el análisis de parsimonia (Wiley, 1988).

Como se mencionó anteriormente, un acontecimiento que influyó en el desarrollo de la biogeografía vicariancista fue la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas global como paradigma de la geología contemporánea. Mientras que el modelo dispersionista tiene como premisa central una geografía estable, la biogeografía de la vicarianza acepta la deriva de los continentes. En 1915, Alfred Wegener se apoyó en evidencia paleontológica para proponer la deriva continental. Su teoría fue rechazada por la mayoría de los geólogos de ese entonces. A menudo se recurría a extensos puentes continentales para explicar los casos de distribuciones disyuntas, bajo una concepción inmovilista de la superficie terrestre. Wegener lanzó el desafío a los geólogos puente-continentalistas a que presentaran evidencia geológica de su teoría. Durante la Segunda Guerra Mundial se obtuvieron datos mineralógicos y geomagnéticos que apoyaban la teoría de la deriva continental. Sin embargo, no terminaba de acep-

tarse, debido principalmente a que no había un modelo sobre el mecanismo de la deriva. Fue hasta fines de la década de los sesentas cuando se aceptó un mecanismo general que explicaba los principales rasgos tectónicos, como los cambios de posición de los continentes y la formación de océanos. Lo que se debate actualmente en la geología histórica son diferentes modelos y secuencias específicas de eventos.

Con la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas, dejó de ser una desmesura imaginar grandes masas terrestres transportando biotas enteras por millares de kilómetros a lo largo de eras y períodos geológicos. La vicarianza afirma que las razas y especies surgen como resultado de episodios de vicariación, es decir, de la subdivisión de poblaciones originalmente continuas por causa del surgimiento de una barrera, y no como resultado de episodios aislados de dispersión (Croizat *et al.*, 1974; Nelson & Rosen, 1981). Dicho de otra forma, la vicarianza sostiene que la causa de la especiación alopátrida son fundamentalmente los cambios geológicos, más que la migración.

El otro suceso que influyó sobre el desarrollo de la biogeografía vicariancista fue el trabajo que realizó Leon Croizat (1894-1932). Croizat se convirtió en el crítico más severo del enfoque dispersionista, si bien fue ignorado sistemáticamente por los líderes del neodarwinismo, como Simpson y Mayr. Croizat recibió su formación dentro del círculo de biólogos teóricos iniciado por Daniele Rosa, un especialista en anélidos del Museo de Turín. Fue discípulo de un alumno de Rosa aficionado a la herpetología, el conde Mario G. Peracca. La obra de Croizat puede considerarse como el reinicio de la discusión en la biogeografía histórica contemporánea (Chiba, 1987). Su enfoque heterodoxo influyó profundamente sobre la conceptualización actual de la biogeografía (Brundin, 1988). La panbiogeografía de Croizat comparte con la biogeografía de la vicarianza el principio de que la biota muestra áreas de distribución recurrentes, no explicables por dispersión aleatoria. Sin embargo, una diferencia fundamental entre estos dos enfoques es que el método panbiogeográfico no exige como requisito previo el análisis cladista de los taxones. Adiciones a la biogeografía de Croizat y aspectos sintéticos de la Panbiogeografía pueden encontrarse en los trabajos de Craw *et al.*, (1999) y Morrone (2000).

Croizat concibió a los patrones de distribución biótica como el resultado de la interacción entre dos procesos: el inmovilismo (vicarianza) y el movilismo (la dispersión). De estos dos, al primero lo considera de mucha mayor

relevancia. Las barreras provocan vicarianza, que a su vez conduce a la especiación alopátrida. La desaparición de barreras permite la expansión de las áreas de distribución. Un tercer proceso, de menor importancia, son las dispersiones a gran distancia a través de barreras preexistentes, que también pueden conducir a especiación alopátrida.

Influido por las ideas originales de su coterráneo, el escultor turinés Medardo Rosso, Croizat rechazó el concepto de espacio absoluto. Para él, igual que para el escultor futurista, el espacio ya no se concibe más como la envoltura estática y pasiva de los objetos, sino que éstos confunden sus límites con el espacio que les rodea, formando objetos y espacios una unidad indisoluble. La segregación de espacios y objetos resulta para Croizat una mera costumbre fuertemente arraigada en la cultura occidental. Por el contrario, el concepto de espacio relativo desvanece la dicotomía tajante entre ambiente y organismos. El espacio, el tiempo y la forma, son concebidas por Croizat ya no como categorías absolutas, sino en relación recíproca. Organismos y ambiente ya no son más entidades absolutas y divorciadas, sino un complejo de relaciones biogeográficas y ecológicas (Craw & Heads, 1988).

Si bien la panbiogeografía ha sido incluida dentro del enfoque cladista y vicariancista (*v. gr.* Nelson & Platnick, 1981; Briggs, 1991), los panbiogeógrafos neozelandeses actuales se han preocupado de deslindarla como un enfoque autónomo. Craw *et al.* (1999) reivindican a la panbiogeografía como un intento de reintroducir y dar énfasis a la dimensión geográfica o espacial dentro de la diversidad orgánica, para entender los procesos y patrones evolutivos. Bajo esta premisa, su meta es recuperar la importancia de los lugares y las localidades como sujetos directos de análisis de la indagación biogeográfica. Así, la panbiogeografía sostiene que el análisis espacial de las localidades resulta central para entender los procesos y patrones del cambio orgánico, pues no existe ningún proceso evolutivo que no se relacione de forma esencial con el lugar y tiempo particular en que ocurre.

Croizat desarrolló un método gráfico para representar los patrones de distribución. Con base en la revisión de una enorme cantidad de literatura que contenía datos sobre la ocurrencia de diversos tipos de organismos, construyó mapas de distribución sobre los que se marcaban líneas que conectaban las áreas de distribución de los subgrupos vicarios de un taxón particular. Tales líneas se conocen como 'tracks' o trazos individuales. La superposición de trazos individuales de distintos grupos forma trazos generales o estándar, que representan biotas ancestrales antes de haberse separado por cambios físicos o geológicos. Estas biotas compartirían historias comu-

nes, tanto en tiempo como en espacio. El punto crucial es que Croizat encontró que había un número limitado de trazos generales, lo que significa que la distribución de los organismos no es al azar, sino de acuerdo con un patrón definido. Una vez delineados los trazos, es necesario orientarlos, es decir, determinar su dirección. Para ello, se propone para cada trazo una línea basal, dependiendo del océano particular, la base oceánica o el principal rasgo tectónico que cruce o circunscriba el trazo (para una revisión detallada, ver **Craw, 1989; Llorente & Espinosa, 1991; Espinosa & Llorente, 1993; Craw et al., 1999**).

Ante el debate dispersionista-vicariancista, la panbiogeografía, en su versión actual, propone una serie de premisas propias, que distinguen a este enfoque tanto del dispersionismo como de la biogeografía vicariancista:

1. Los patrones de distribución constituyen la base empírica para el análisis biogeográfico.
2. Los patrones de distribución proporcionan la información para conocer dónde, cuándo y cómo evolucionaron los organismos.
3. Los componentes espaciales y temporales de los patrones de distribución pueden ser representados gráficamente.
4. Se pueden proponer hipótesis contrastables sobre las relaciones históricas entre la evolución de la distribución y la historia de la Tierra a partir de la correlación geográfica entre grafos de distribución y rasgos geológicos/geomórfológicos.

El método de la panbiogeografía implica cuatro conceptos centrales. El *trazo* es una línea dibujada sobre un mapa que conecta a las diferentes localidades o áreas de distribución de un taxón particular o de un grupo de taxones. La forma gráfica más sencilla de representar los trazos es mediante un árbol de tendido mínimo (*minimal spanning tree*), construido de tal forma que la suma de las longitudes que conectan todas las localidades sea la menor posible. Un *nodo* es un punto de intersección entre dos o más trazos y se interpretan como la representación gráfica de áreas compuestas, en donde se juntan diferentes historias geográficas y ecológicas (**Craw et al., 1999**). Los *centros de masa* son áreas donde se presenta la máxima diversidad. En el enfoque dispersionista, las áreas de diversidad máxima fueron interpretadas como centros de origen. La panbiogeografía no los interpreta de la misma manera, sino que los usa para orientar o dar polaridad a los trazos. La polaridad de los trazos se orienta desde las localidades más próximas al centro de masa hacia las más

distantes. Las *líneas de base* señalan la correlación espacial entre un trazo y algún rasgo geográfico o del paisaje, es decir, geológico o geomórfico, y permiten hacer correlaciones entre patrones distribucionales y patrones geológico/tectónicos, que a su vez sirven para elaborar hipótesis sobre relaciones históricas. Los trazos que comparten la misma línea de base se consideran como homologías biogeográficas, que al igual que las sinapomorfías del cladismo, indican una historia común. Las líneas de base representan el centro de origen espacio-temporal de un track, lo cual establece una diferencia importante con el enfoque de la biogeografía vicariancista, que niega cualquier concepto de centro de origen.

Consideraciones finales

"...la obsolescencia es un destino que hay que desear fervientemente, no sea que la ciencia se estanque y fenezca...lo que es confortablemente familiar se convierte en una prisión del pensamiento."

S. J. Gould, 1999. *La vida maravillosa*.

A partir de que se estableció un esquema global de la distribución de las formas orgánicas sobre la superficie terrestre, emergió un patrón que ha atraído persistentemente la atención de los estudiosos de la geografía de la vida: las grandes disyunciones de grupos relacionados. Los hiatos enormes que separan formas claramente vinculadas han canalizado el esfuerzo de generaciones enteras de biogeógrafos en busca de su explicación, desde Buffon, De Candolle, Sclater, Darwin, Wallace y Hooker, hasta Darlington, Simpson, Hennig, Croizat, Nelson y Platnick, entre otros.

El interés por el estudio de la distribución orgánica no empieza a partir de Darwin y Wallace como una consecuencia secundaria del surgimiento de la teoría de la descendencia con modificación, según una idea común propalada por los hagiógrafos darwinistas. El análisis histórico revela que la biogeografía empieza a conformarse siglos atrás, antes de haber surgido siquiera una concepción transformista del mundo vivo, y que su campo de conocimiento se ha ido constituyendo a partir de una compleja mezcla de conjeturas y especulaciones, de hipótesis y abstracciones, así como de puntos de vista particulares influidos por observaciones cuidadosas y también por los prejuicios de clase. El interés por la distribución de la biota hunde sus raíces en la historia de las ideas, en el origen de los mitos.

Desde el siglo pasado surgieron dos tradiciones rivales en la biogeografía histórica: la vicariancista y la dispersionista. Si bien en el siglo pasado era más razonable pensar en grandes migraciones que en una fuerza ca-

paz de mover continentes, de la cual no se tenía evidencia, o en grandes extensiones terrestres prehistóricas, ya en este siglo la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas vino a cambiar radicalmente la perspectiva, aun cuando se continúe con ideas de un espacio absoluto.

Frente a la concepción dispersionista, que dominó alrededor de un siglo la investigación biogeográfica, y cuyo protocolo era investigar el centro de origen y la ruta de dispersión de grupos particulares, surgieron enfoques diferentes. La panbiogeografía y la biogeografía de la vicarianza se interesan más bien por descubrir y explicar patrones generales de distribución, más que historias particulares. Tal vez la profundización sobre las implicaciones de una concepción de un espacio relativo y el examen axiomático de sus consecuencias podrá hacer avanzar las fronteras y perspectivas de una nueva biogeografía.

Agradecimientos

Agradecemos la ayuda en la tipografía que Isabel Vargas y Jimena Castro nos brindaron. Las críticas y observaciones de Fabio González y Paulina Muñoz ayudaron a mejorar el borrador original. Los proyectos de DGAPA-UNAM IN-211397 y CONACYT 32002 fueron de apoyo para la elaboración de este trabajo. El Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia ayudó para la conclusión de la presente contribución, así como DGAPA, UNAM, por el apoyo para estar en Río de Janeiro donde se inició el presente trabajo.

Referencias

- Aldrovandi, U.** 1599-1603. *Ornithologiae hoc est de Avibus historia librixii*. Bononiae.
- Ball, I. R.** 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- Briggs, J. C.** 1991. Historical biogeography: the pedagogical problem. *Jour. Biogeogr.*, 18: 3-6.
- Brundin, L. Z. K.** 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svensk. Vetenskap. Handl, Series 4(11)*: 1-472.
- . 1972. Phylogenetics and biogeography. *Syst. Zool.*, 21: 69-79.
- . 1988. Phylogenetic biogeography. En: A. A. Myers y P. S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography*, p. 343-369. Chapman and Hall, London.
- Buch, L. von.** 1825. *Physikalische Beschreibung des Canarischen Inseln*. Berlin.
- Bueno, A. & J. Llorente.** 1991. El centro de origen en la biogeografía: Historia de un concepto: 1-33. En J. Llorente (ed.), *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Servicios Editoriales. Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Buffon, G. L.** 1749-1778. *Histoire naturelle*. París: Imprimerie Royale.
- Candolle, A.-P. De.** 1820. *Geographie botanique*. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, Vol. 18: 359-422.
- Chiba, H.** 1987. Systematics and panbiogeography. *Rivista di Biologia-Biology Forum*, 80(2): 230-234.
- Craw, R. C.** 1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *N. Z. J. Zool.*, 16: 485-494.
- , **J.R. Grehan & M.J. Heads.** 1999. *Panbiogeography, tracking the History of life*. Oxford University Press. New York. 229 p.
- & **M. Heads.** 1988. Reading Croizat. *Rivista di Biologia-Biology-Forum*, 81(4): 499-532.
- & **P. Weston.** 1984. Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.*, 40: 152-171.
- Croizat, L.** 1964. *Space, time, and form: the biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- . 1982. Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography", etc.: a clarification. *Syst. Zool.*, 31: 291-304.
- , **G. Nelson & D.E. Rosen.** 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.
- Dana, J.D.** 1853. On the isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animals. *Am. J. Sci. Arts.* (2) 16 (47): 153-167, 314-327.
- Darlington, P.J. Jr.** 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. John Wiley & Sons, New York. 675 p.
- Darwin, C.** 1859. *El origen de las especies* (versión en español de Ed. Porrúa, México, 1989).
- D'Acosta, J.** 1590. *Historia natural y moral de las Indias, en que se tratan de cosas notables del cielo, y elementos, metales, plantas y animales dellas y los ritos, y ceremonias, leyes y gobiernos, y guerras de los indios*. Sevilla. Juan de León.
- De Candolle, A. P.** 1820. *Geographie botanique*, p. 359-436. In Levrault, F. C. (ed.). *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 19. París: Levrault.
- Escoto, J.** 1996. *División de la naturaleza (Periphyseon)*. Obras Maestras del Milenio. Planeta De-Agostini. 158 p.
- Espinosa, D. N. & J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*. UNAM-CONABIO, México. 133 p.
- Fichman, M.** 1977. Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges. *J. Hist. Biol.*, 10 (1): 45-63.
- George, W.** 1969. *Animals and maps*. London.
- Gerbi, A.** 1992. *La naturaleza de las Indias Nuevas. De Cristóbal Colón a González Fernández de Oviedo*. Fondo de Cultura Económica. México. 562 p.
- Goss, J.** 1990. *The Mapping of North America: Three centuries of map - making 1500 - 1860*. The Wellfleet Press, New Jersey. 184 p.
- Gould, S. J.** 1999. *La vida maravillosa*. Ed. Crítica. Barcelona. 357 p.
- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, 35: 1-64.

- Hooker, J. D.** 1844-60. *The botany of the Antarctic Voyage of H. M. Discovery Ships Erebus and Terror in the years 1839-1843. I. Flora Antarctica* (1844-47), London.
- Humboldt, A. von.** 1805. *Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. París.
- Humphries, C. & L. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press. Oxford
- Hutchins, R.M. (ed.)**. 1952. Augustine, p. x +698. En: *Great Books of the Western World*, vol. 18. Chicago-London-Toronto-Geneva: Encyclopaedia Britannica Inc.
- Jonstonus, J.** 1657. *Historia Naturalis*. Francofurti ad Moenum.
- Kircher, A.** 1657. *Arca Nöe in tres libros digesta*. Amsterdam.
- Linnaeus, C.** 1735. *Systema Naturae, sive Regna tria Naturae systematice proposita per classes, Ordines, Genera & Species*. Lugduni Batavorum (Leiden).
- . 1744. *Oratio de telluris habitabilis incremento*. Lugduni Batavorum (Leiden).
- Llorente, J.** 1990. *La búsqueda del método natural*. Col. La Ciencia desde México 95. (SEP-CONACYT-UNAM). Fondo de Cultura Económica. 157 p.
- & **D. Espinosa.** 1991. Una síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencias*, 42(3): 295-312.
- Lyell, C.** 1833. *Principles of Geology*. Vol. II. London.
- MarcGrave, J.** 1648. *Historiae rerum naturalium Brasiliae...In Piso, G. Historia naturalis Brasiliae...Amstelodami: Francisco Hackium, Leiden: Elzevirium*.
- Martínez, H.** 1606. *Repertorio de los tiempos e Historia Natural de Nueva España*.
- Matthew, W.** 1915. Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.*, 24: 171-318.
- Morrone, J.J.** 2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la Panbiogeografía. *Interciencia*, 25(1): 41-47.
- Nebenzahl, K.** 1990. *Atlas of Columbus and the Great Discoveries*. Rand McNally, Chicago. 168 p.
- Nelson, G.** 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *Jour. Hist. Biol.*, 11: 293-329.
- & **N. Platnick.** 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- . 1984. *Biogeography*. Oxford/Carolina Biology Readers Series (J. J. Head, ed.). Carolina Biological Supply Co. Burlington, North Carolina. 16 p.
- Nelson, G. & D. E. Rosen (eds.)**. 1981. *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.
- Papavero, N. & J.M. Abe.** 1992. Funciones que preservan orden y categorías lineanas. *Publ. Espec. Mus. Zool.*, Coordinación de Servicios Editoriales, Fac. Ciencias, UNAM, 5: 39-74.
- , **D.M. Teixeira & J. Llorente-Bousquets.** 1997. *História da Biogeografia no Período Pre-Evolutivo*. Ed. Pléiade, FAPESP, São Paulo, Brazil. 258 p.
- & **A. Bueno.** 2000. *Historia de la Biogeografía. Volumen I: el Período Preevolutivo*. Fondo de Cultura Económica (Re-mitido)
- Portinaro, P & F. Knirsch.** 1987. *The Cartography of North America 1500-1800*. Crescent Books, New York.
- Raleigh, W.** 1614. *History of the world*. London.
- Randles, W. G. L.** 1990. *De la tierra plana al globo terrestre*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Reig, O. A.** 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *AMEGHINIANA: Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*, 8: 131-140.
- Richardson, L. A.** 1981. Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation. *J. Hist. Biol.*, 14(1): 1-41.
- Rudwick, M. J. S.** 1972. *The meaning of fossils*. Macdonald. London.
- Sánchez, H. O. & G. López.** 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomol. Mex.*, 75: 119-145.
- Sclater, P. L.** 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.*, 2: 130-145.
- Schmarda, L. K.** 1853. *Die geographische Verbreitung der Thiere*. 3 Vols. Wien: Carl Gerold & Sohn.
- Simpson, G. G.** 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia.
- Swainson, W.** 1835. *A treatise on the geography and classification of animals*. Longman, Orme, Green & Longman. Paternoster Row and Taylor, Upper Tower, London. 366 p.
- Thom, R.** 1995. *Parábolas y Catástrofes: entrevista sobre matemática, ciencia y filosofía*. Metatemas 11. Tusquets Editores. Barcelona. 197 p.
- Wallace, A. R.** 1857. On the natural history of the Aru Islands. *Ann. Mag. nat. Hist.* (2) 20 (Suppl.): 473-485.
- . 1858. Note on the theory of permanent and geographical varieties. *Zoologist* 1858: 5887-5888.
- . 1876. *The geographical distribution of animals*. MacMillan and Co., London.
- . 1997 (1890). *Archipiélago Malayo*. Colección Cien. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México.
- Wegener, A.** 1915. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Vieweg, Braunschweig.
- Wiley, E. O.** 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 4: 665-679.
- Wollaston, T. V.** 1856. *On the variation of species*. John Van Voorst. London.
- Zimmermann, E.** 1777. *Specimen Zoologiae geographicae Quadrupedum domicilia et migrationes sistens*. Lugduni Batavorum (=Leiden).

PRIMER REGISTRO DE UN ÁPTICO, ASOCIADO CON *NICKLESIA PULCHELLA* (D'ORBIGNY), EN VILLA DE LEYVA - BOYACÁ (COLOMBIA - SUDAMÉRICA)

por

Pedro Patarroyo*

Resumen

Patarroyo, P. Primer registro de un áptico, asociado con *Nicklesia Pulchella* (D'Orbigny), en Villa de Leyva - Boyacá (Colombia - Sudamérica). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 279-283, 2000. ISSN 0370-3908.

La abundancia relativa de organismos fósiles, en las sedimentitas de la Formación Paja del Barremiano temprano, en el área de Villa de Leyva (Boyacá), permitió recolectar una buena cantidad de amonitas, dentro de la cual se encontró un áptico, asociado con *Nicklesia pulchella* (D'Orbigny). El hallazgo del áptico, constituye el primer registro de su ocurrencia en Colombia.

Palabras clave: Áptico, Barremiano, Formación Paja, Villa de Leyva - Boyacá (Colombia).

Abstract

The relative abundance of fossils into the early Barremian sedimentary rocks of the Paja Formation in the Villa de Leyva area (Boyacá - Colombia) allowed collection of an important quantity of ammonites.

Into this succession *Nicklesia pulchella* (D'Orbigny) was found together with an aptychus, which is the first discovery for the rocks of Colombia.

Key words: Aptychus, Barremian, Paja Formation, Villa de Leyva (Boyacá - Colombia).

Introducción

Los ápticos son conocidos de mucho tiempo atrás y han sido registrados en diferentes partes del mundo, lo cual hasta ahora no había ocurrido en Colombia.

El vocablo áptico, derivado de "Aptychus", que significa sin pliegue o doblez, fue introducido por Meyer en 1829 (ver Lehmann, 1990), para referirse a estructuras que pueden actuar como opérculo o tapadera, normalmente con el fin de resguardar las partes blandas de

* Departamento de Geociencias. Universidad Nacional de Colombia. A. A. 14490. Bogotá (Colombia).

las amonitas dentro de la cámara de habitación. Por lo cual, como son una parte de un organismo, se les considera un parataxon.

Los ápticos como parte del aparato mandibular de las amonitas (Vasicek *et al.*, 1994), constituyen dos placas incurvadas o valvas, una al lado de la otra, pero que no necesariamente se encuentran juntas como registro fósil, ya que a pesar de estar unidas por una placa de carbonato de calcio, no se encuentran fuertemente ligadas entre sí, tal como ocurre con las valvas de los braquiópodos o de los pelecípodos.

Igualmente, en la mayoría de los casos, los ápticos aparecen separados de la concha de las amonitas, de la que hacían parte. Muy pocas veces, se hallan juntos y

cerrando la cámara de habitación (ver Arkell *et al.*, 1957, p. L99, fig.145).

Aunque los ápticos no son utilizados ampliamente como herramientas para la datación de las rocas que los contienen, el hallazgo de una de estas estructuras de las amonitas, representa su primer registro en Colombia.

No obstante la relativa abundancia y la excelente preservación de los fósiles (bivalvos, gastrópodos, amonitas), que se encuentran en las lodolitas fósiles del nivel medio de la Formación Paja, el áptico que se estudia, solo representa la superficie interna, tanto en la valva como en el molde, motivo por el cual fue imposible su clasificación (Vasicek comunicación escrita). Es decir que su escultura

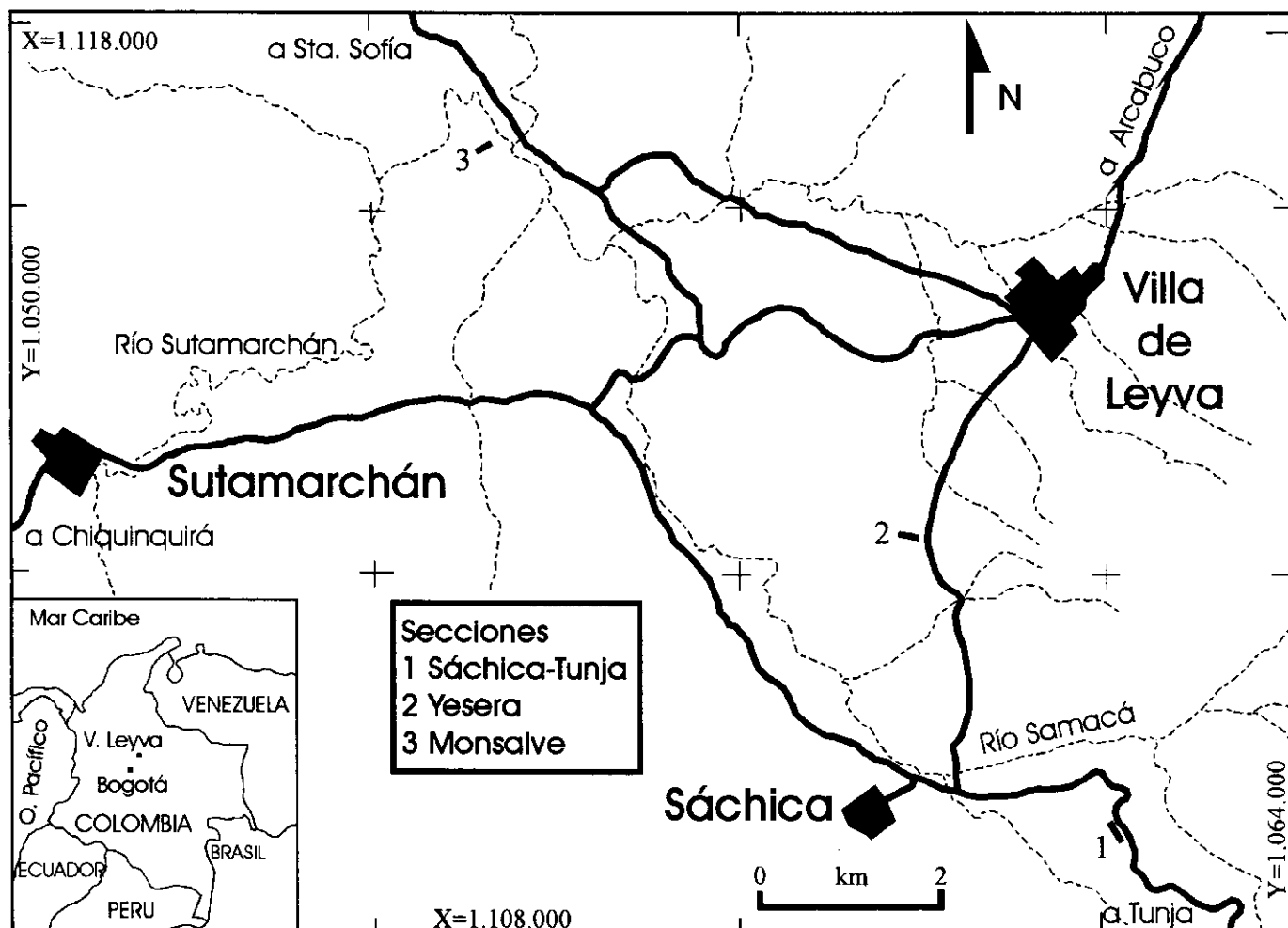


Figura 1. Area de trabajo con la ubicación de la Loma de Monsalve, donde se encontró el áptico estudiado.

exterior se encuentra recubierta por el sedimento calcáreo de la concreción que lo alberga.

Ubicación estratigráfica

El áptico se recolectó en una sección estratigráfica de la Formación Paja en el área de Villa de Leyva-Boyacá (Loma de Monsalve, fig. 1 y 2) y está catalogado con el número 151.

El espécimen estudiado se encontró dentro de una concreción calcárea incluida en las lodolitas negras, fósiles, de la parte baja del nivel medio de la Formación Paja (lodolitas abigarradas. Etayo-Serna, 1968a y c). De la mencionada concreción se identificó *Nicklesia pulchella*

(D'Orbigny) y 18 m estratigráficamente arriba, se colectó *N. communis* (Bürgl).

En conjunto estas amonitas representan el Barremiano temprano, de acuerdo con los planteamientos presentados por Patarroyo (1998, 1999, en prensa), estando incluido el áptico dentro de la Zona de *Nicklesia pulchella* (fig. 2), la cual, se correlaciona con las zonas de *Subpulchella nicklesi* y *N. pulchella* de Vermeulen (1996).

Descripción

El ejemplar casi completo, presenta forma triangular, 13 mm de largo sobre la sínfisis (figs. 3 y 4) y 9 mm de altura.

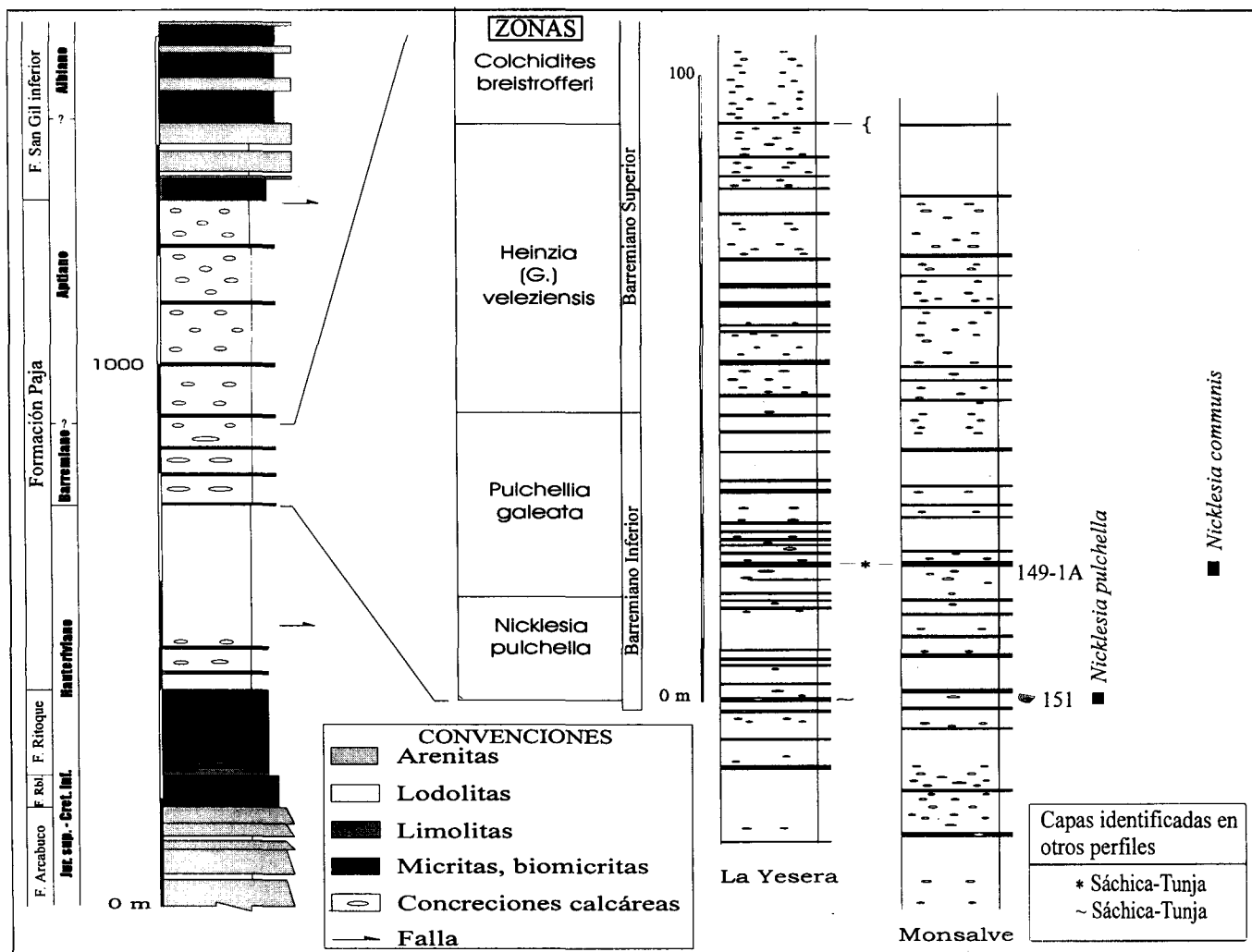


Figura 2. Columna estratigráfica generalizada del área de Villa de Leyva y esquema de las secciones de las lomas la Yesera y Monsalve. Nivel estratigráfico del hallazgo.

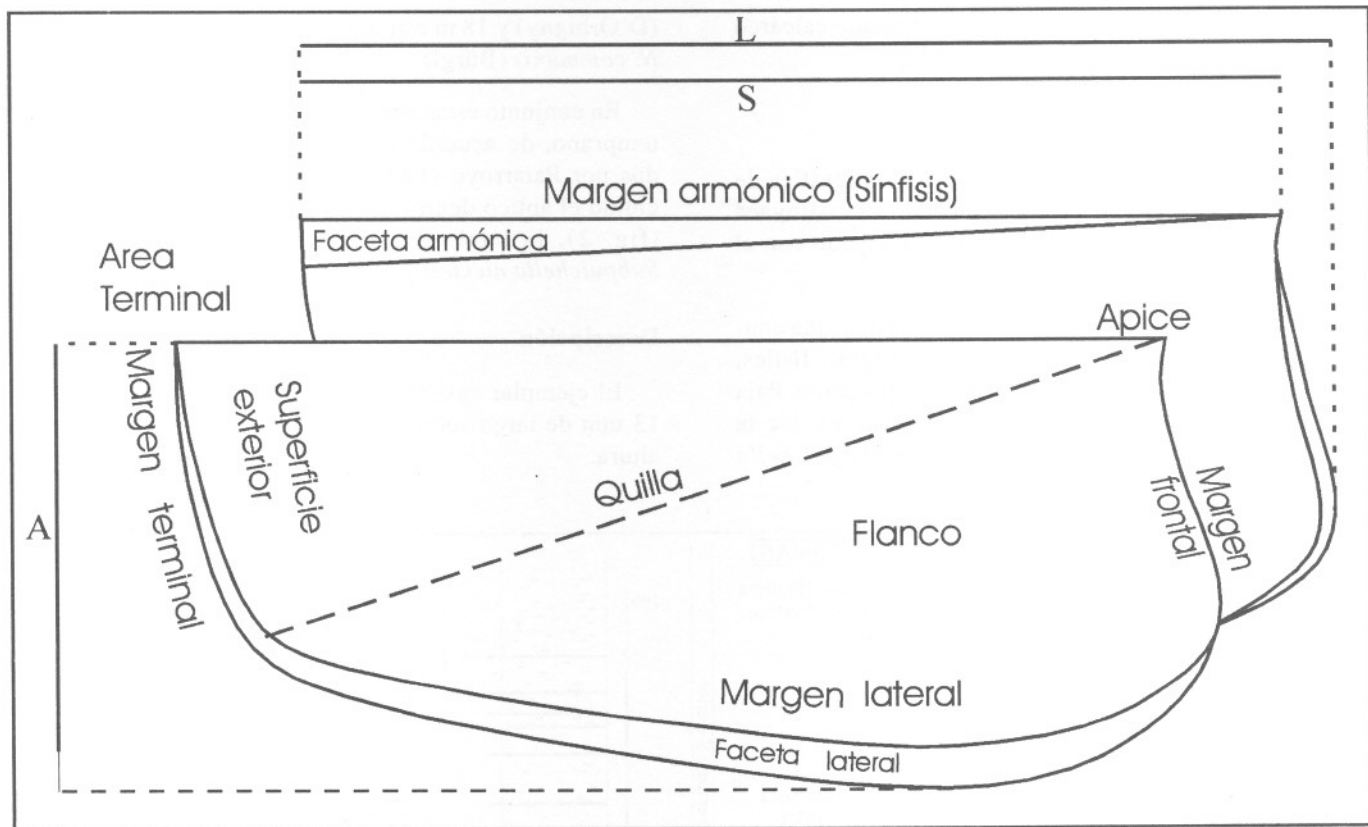


Figura 3. Morfología de un áptico (tomado de Vasicek & Hoedemaeker, 1997). L – longitud total, S – longitud de la sínfisis, A – altura.

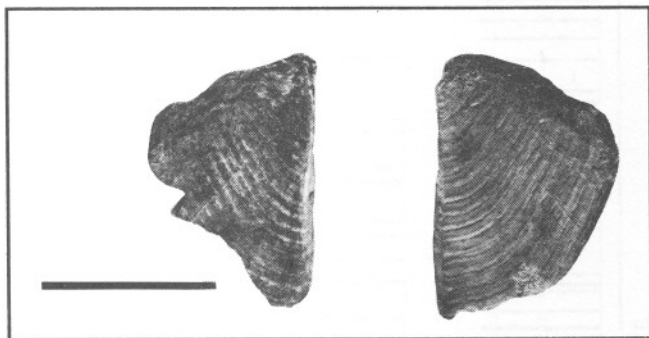


Figura 4. a) Superficie interna del áptico. b) Molde de la superficie interna (Escala 1 cm).

En la estructura preservada en la superficie interna de la valva, se reconoce parte de la faceta armónica y margen armónico o sínfisis (figs. 3 y 4).

Dicha superficie interna, deja ver las líneas concéntricas de crecimiento de la valva y algunas estructuras radiales que las cortan, por lo cual su clasificación se hace

difícil (Vasicek comunicación escrita), teniendo en cuenta que la morfología exterior de la superficie convexa, es la que da las pautas taxonómicas.

Así, este ejemplar tentativamente podría ser asignado al género *Lamellaptychus*, teniendo en cuenta algunas de las características que muestra, como la curvatura de las líneas concéntricas de crecimiento, y por su posición estratigráfica. Por ejemplo Renz & Habicht (1985, p. 413-415, pl. 5) citan *L. angulicostatus* (Peters), *L. angulicostatus cristobalensis* O'Connell, *L. aff. angulicostatus* (Peters) y *L. atlanticus* (Hennig) del Barremiano en Suiza (Maiolica). Pero, como se expresó anteriormente, no se le puede asignar a ningún género o especie, a menos que se logre descubrir su superficie exterior.

Conclusiones

El áptico encontrado constituye el primer registro de este tipo para Colombia.

La presencia de ejemplares de *Nicklesia pulchella* (D'Orbigny), en la misma concreción, permite datarlo

como del Barremiano temprano (Zona de *N. pulchella*) en la Loma de Monsalve (área de Villa de Leyva).

Agradecimientos

Deseo agradecer a la División de Investigaciones (DIB), Sede Bogotá (Universidad Nacional de Colombia) por la financiación del proyecto de investigación "Amonitas del Barremiano, parte central de Colombia" (803529), y al DAAD (Organismo de Intercambio Académico del gobierno de Alemania), quien me otorgó una beca (A/95/01865), para efectuar mi trabajo de doctorado en la Universidad de Giessen. Igualmente, agradezco al Dr. Z. Vasicek (Instituto de Ingeniería Geológica, Ostrava, República Checa), quien es uno de los más activos investigadores en ápticos y amonitas del Cretáceo inferior, por el análisis del áptico, objeto de este trabajo. La señora Schorge realizó las tomas fotográficas. Finalmente, debo agradecer a los revisores anónimos de este escrito.

Bibliografía

- Arkell, W. J. et al. 1957. Cephalopoda, Ammonoidea, Mollusca 4. Treat. of Invert. Paleont., Parte L. Geol. Soc. of Amer. & Univ. Kansas, 490 pgs., 558 figs. Nueva York.
- Etayo-Serna, F. 1968a. Sinopsis estratigráfica de la región de Villa de Leiva y zonas próximas. U.I.S., Bol. de Geol., 21, p. 19-32, 4 fig., 1 tb. Bucaramanga.
- Etayo-Serna, F. 1968c. El Sistema Cretácico en la región de Villa de Leiva y zonas próximas. Univ. Nal. de Colombia, Geol. Col., 5, p. 5-74, 18 fig., 1 tb., 1 pl. Bogotá
- Lehmann, U. 1990. Ammonoideen. Edit. Ferdinand Enke, 257 pgs., 135 figs. Stuttgart.
- Patarroyo, P. 1998. Ammonite dating of the Barremian stage in Colombia. Resúmenes XVI Coloquio Latinoamericano de Geología. Terra Nostra (98/5), p. 121, Bayreuth.
- _____. (1999). Entwicklung der Ammoniten der Familie Pulchelliidae aus dem Barrême von Zentral-Kolumbien. Tesis de doctorado (ined.), Univ. Giessen, 125 pag., 14 pl. Giessen.
- _____. (en prensa). Amonitas del Barremiano en Villa de Leyva-Boyacá (Colombia-Sur America). Datos bioestratigraficos preliminares. Ztr.-Blat. Geol. Pal., Teil I, (1999, 7/8). Stuttgart.
- Renz, O. & Habicht, K. 1985. A correlation of the Tethyan Maiolica Formation of the Breggia section (southern Switzerland) with Early Cretaceous coccolith oozes of Site 534A, DSDP Leg 76 in the western Atlantic. Eclog. geol. Helvet., 78 (2), p. 383-431, 2 fig., 5 pl. Basilea.
- Vasicek, Z. & Hoedemaeker, Ph. 1997. Aptychy from the Lower Cretaceous strata along the Río Argos (Caravaca, SE Spain). Scripta Geol., 115, p. 29-45, 2 fig., 2 pl. Leiden.
- Vasicek, Z., Michalik, J. & Rehakova, D. 1994. Early Cretaceous stratigraphy, palaeogeography and life in the Western Carpathians. Beringeria, 11, p. 3-169, 30 pl. Würzburg.
- Vermeulen, J. 1996. Nouvelle biozonation du Barrémien basée sur la famille des Pulchelliidae (Ammonoidea). Géologie Alpine (1995), 71, p. 199-211, 1 fig., 2 pl., 2 tbl. Grenoble.

UNA NUEVA ESPECIE DEL GÉNERO *STURNIRA* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) DE LOS ANDES COLOMBIANOS

por

Mario Contreras Vega¹ & Alberto Cadena²

Resumen

Contreras, M. & A. Cadena: Una nueva especie del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) de los Andes colombianos. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 285-287, 2000. ISSN 0370-3908.

Se describe una nueva especie para el género *Sturnira*, con base en un espécimen capturado en la cordillera Occidental de Colombia; el holotipo se caracteriza por el primer molar inferior con una cúspide lingual (paraconúlido) notoria y distintiva entre el paraconido y metaconido.

Palabras clave: *Sturnira*, Phyllostomidae, Chiroptera, Mammalia, Taxonomía, Colombia, Andes, Neotrópico.

Abstract

A new species of the genus *Sturnira* is described, based on a specimen captured in the western mountain range from Colombia. The species is characterized by a first lower molar with distinct lingual cusps (paraconulid) between the paraconid and metaconid.

Key words: *Sturnira*, Phyllostomidae, Chiroptera, Mammalia, Taxonomy, Colombia, Andes, Neotropic.

Introducción

Las especies del género *Sturnira* presentan gran similitud externa (**De la Torre**, 1959). Esto ha dado lugar a descripciones basadas en un exhaustivo estudio de caracteres externos y cráneo-mandibulares en las series de *S. lilium*, como es el caso de *S. bogotensis* (**Shamel**, 1927), *S. tildae* (**De la Torre**, 1959) y *S. luisi* (**Davis**, 1980).

También han sido propuestas especies con baja frecuencia de capturas (**De la Torre**, 1959), situación que postergó la descripción de *S. aratathomasi*, alrededor de 100 años, al no capturarse otro individuo que confirmara su existencia (**Peterson & Tamsitt**, 1968). Este último argumento, y la marcada diferencia cráneo-mandibular propiciaron la descripción de una entidad morfológica definida como nueva especie para el género *Sturnira*, a pesar de estar ba-

¹ E-mail: mcontrerasv@excite.com

² Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A.A. 7495, Santafé de Bogotá. E-mail: acadena@ciencias.ciencias.unal.edu.co

sada solo en el holotipo; éste no es el único caso en el género (Gardner & O'Neill, 1969; Thomas, 1915).

La nueva entidad biológica fue colocada en la serie de *S. tildae*, por su coloración y tamaño, pero también puede ser confundida con *S. lilium* por la similitud craneo-mandibular.

Sturnira mistratensis, sp. nov. Figs. 1-2-3

Ejemplar tipo. Holotipo: Macho adulto. COLOMBIA. RISARALDA: Mistrató, corregimiento de Puerto de Oro, 980 m. alt., 26 Agosto 1991, H. López, HLA 038, ICN-MHN 11779 (Vertebrados).

Medidas del Holotipo (en milímetros): longitud cabeza-cuerpo, 68; longitud de tibia-pie, 27.6; longitud de tibia, 11.70; longitud de oreja, 17; longitud de antebrazo, 42.70; máxima longitud de cráneo, 22.40; longitud condilo incisivo, 20.39; constricción postorbital, 6.04; longitud de hilera mandibular, 14.85; ancho de zigomático, 13.41; ancho mayor a nivel de molares, 8.04; peso, 24 gr.

Diagnosis. Individuo con longitud cabeza-cuerpo de 68 mm, el color general del dorso es pardo oscuro, el cráneo se caracteriza por incisivos centrales superiores estrechos con margen labial angosto y leve bilobulación (Fig. 1). La hilera molar inferior, en la superficie lingual presenta entocónido y el primer molar inferior, en la superficie lingual presenta un cono (cúspide) distintivo (paraconúlido) entre el paracónido y metacónido (característica que define la especie) (Fig. 2).

Descripción. El color general del dorso y los flancos es pardo oscuro, el color se vuelve gradualmente mas claro hacia el vientre; la región de los hombros (charreteras) y la nuca presentan pelaje de color gris. La región anterior del dorso con tres bandas en el pelaje: banda basal pardo oscuro de un tercio de longitud del pelo, banda subterminal blanquecina con longitud de un tercio y banda terminal pardo oscuro con longitud de un cuarto.

El cráneo presenta apertura nasal anterior circular; el palatal es hendido con foramen palatino anterior largo y dividido por un septo ancho; la forma de la emarginación palatal en la fosa mesoptergoidea finaliza en un arco en forma de U invertida. Los incisivos superiores centrales presentan contacto latero-medial con margen labial angosto con insinuación bilobular (Fig. 1). La hilera molar maxilar con premolares mas pequeños que el primer molar, tercer molar superior mas pequeño que segundo molar superior, los molares superiores presentan cúspides labiales diferenciables.



Figura 1. Cráneos de *Sturnira*. Vista del cráneo en posición ventral: izquierda, holotipo *S. mistratensis* ICN 11779; derecha, *S. tildae* ICN 5513.



Figura 2. Hilera molar inferior. Superficie lingual en holotipo de *S. mistratensis*. Obsérvese el paraconúlido entre paracónido y metacónido en el primer molar inferior.

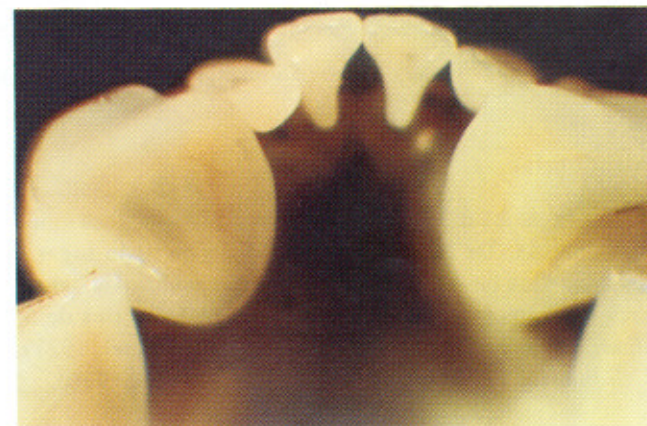


Figura 3. Incisivos centrales inferiores en *S. mistratensis*. Superficie masticatoria trilobulada y cingulo con márgenes internas incurvadas hacia adentro.

Tabla 1. Caracteres morfológicos en especies de *Sturnira* con entoconido

Caracteres	<i>S. aratathomasi</i>	<i>S. mistratensis</i>	<i>S. lilium</i>	<i>S. luisi</i>	<i>S. tildae</i>
Entoconido	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
Margen A	Estado 1	Estado 2	Estado 3	Estado 4	Estado 5
F. M.	Forma de V	Forma de U	Forma de V	Forma de V	Forma de V
Paraconúlido	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente

Margen A (margen lingual en incisivo central superior), Estado (estados del carácter)= 1: margen en forma de V; 2: margen angosto leve bilobulación; 3: margen angosto bilobulado o no; 4: fuerte bilobulación; 5: margen ancho bilobulado. F. M.: forma de la emarginación palatal en la fosa mesopteriogidea.

Los molares inferiores presentan entocónido diferenciable, el primer molar inferior en la superficie oclusal presenta región anterior (trigónica) de similar proporción a la región posterior (talónica) y ausencia de protolofido; en la superficie lingual, entre el paraconúlido y metaconido, se presenta un cono grande (paraconúlido), carácter único hasta ahora descrito para el género (Fig. 2).

La mandíbula presenta cuatro incisivos inferiores, los incisivos centrales son trilobulados con lóbulo interior más proyectado que los laterales y cíngulo posterior con longitud similar a las dos terceras partes del cuerpo del incisivo, las márgenes internas de los cíngulos están incurvadas hacia dentro (Fig. 3).

Etimología. El nombre específico (*mistratensis*) obedece a la captura del ejemplar en la localidad geográfica de Mistrató-Risaralda.

Distribución (Localidad típica y rango). El espécimen fue colectado en el flanco occidental de la cordillera occidental, cerca al corregimiento de Puerto de Oro (980 m.), municipio de Mistrató, departamento de Risaralda, Colombia; solo es conocido para la localidad típica, es probable la presencia en las cordilleras occidental y central, debido a la cercanía de estos cuerpos orográficos.

Comentarios. *Sturnira mistratensis* necesita comparación con las especies de entocónido presente (*S. aratathomasi*, *S. lilium*, *S. luisi* y *S. tildae*) se distingue de ellas por la presencia de un paraconúlido, por la margen lingual de los incisivos superiores centrales y por la forma de la emarginación palatal en la fosa mesopteriogidea (Tabla 1).

Otras especies capturadas en la localidad típica fueron: *Anoura caudifer*, *Artibeus fuliginosus*, *S. lilium*, *S.*

ludovici, *Platyrrhinus dorsalis*, *P. helleri*, *P. vittatus*, *Vampyressa pusilla*.

Agradecimientos

A los directores de las colecciones de Mastozoología, profesores Michael Alberico (Universidad del Valle), Javier Muñoz (Universidad de Antioquia), Cecilia Ramírez (Universidad Nacional), José Vicente Rodríguez (UNIFEM), Hermano R. Casallas y A. Rodríguez (Museo Universidad de la Salle), por permitir el estudio con el material a su cargo; por las fotografías al biólogo Camilo Cortés.

Bibliografía

- Davis, W. B. 1980. New *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Central and South America, with key to currently recognized species. Occasional Papers Museum Texas Technology University 70: 1-5
- De la Torre, L. 1959. A new species of bat of the genus *Sturnira* (Phyllostomidae) from the Island of Trinidad, West Indies. Natural History Miscellanea. The Chicago Academy of Science 166: 1-6.
- Gardner, A. L. & J. P. O'Neill. 1969. The taxonomic states of *Sturnira bidens* (Chiroptera: Phyllostomidae) with notes on its karyotype and life history. Occasional Papers Museum of Zoology, Louisiana State University 38: 1-8.
- Peterson, R. L. & J. R. Tamsitt. 1968. A new species of bat of the genus *Sturnira* (Family Phyllostomidae) from Northwestern South America. Life Sciences Occasional Papers Royal Ontario Museum 12: 1-8.
- Hamel, H. M. 1927. A new bat from Colombia. Proceeding of the Biological Society of Washington 40: 129-130.
- Thomas, O. 1915. A new genus of phyllostome bats and a new *Rhipidomys* from Ecuador. Annuals Magazine Natural History (Serie 8) 16: 310-312.

A NEW FROG (*ELEUTHERODACTYLUS*: LEPTODACTYLIDAE) FROM THE SOUTHERN PART OF THE CORDILLERA ORIENTAL OF COLOMBIA

por

John D. Lynch & Angela M. Suárez-Mayorga¹

Resumen

Lynch, J. D. & A. M. Suárez-Mayorga: A New Frog (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae) from the Southern Part of the Cordillera Oriental of Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. Nat. **24** (91): 289-293, 2000. ISSN 0370-3908.

Se nombran una especie nueva del grupo *Eleutherodactylus conspicillatus* de los bosques andinos bajos (740-1660 m.s.n.m) del flanco oriental de la Cordillera Oriental del sur de Colombia. La especie nueva comparte una sinapomorfía (tuberculos supra-anales) con tres especies más, *E. gutturalis* del oriente de la Amazonia, *E. lanthanites* del occidente de la Amazonia, y *E. fallax*, conocida de los bosques andinos del flanco oriental de la Cordillera Central de Colombia. La distribución de la especie nueva es consistente con una propuesta reciente sobre los límites inferiores y superiores para distribuciones andinas.

Palabras clave: Andes, Colombia, *Eleutherodactylus*, Especie nueva

Abstract

A new species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group is named from low cloud forests (740-1660 m) of the eastern flank of the Cordillera Oriental of southern Colombia. The species shares a synapomorphy (supra-anal tubercles) with three other species, *E. gutturalis* of eastern Amazonia, *E. lanthanites* of western Amazonia, and *E. fallax* known from low cloud forests of the Cordillera Central of Colombia. The distribution of the new species is consistent with a recent proposal concerning upper and lower limits of distribution in the Andes.

Key words: Andes, Colombia, *Eleutherodactylus*, New species

Introduction. In late June of 1989, Pedro M. Ruiz suggested to the senior author that we make a quick trip to Caquetá during the holidays to see if we could collect frogs in a region hitherto ignored (for various reasons). Over a period of 4 days, we collected the upper reaches of what would come to be called the Caquetá transect. Ten months later, Ruiz revisited the area with an undergraduate field course, collecting principally in the lowlands, and Lynch and Ruiz collected again in June 1990, surveying all 21 streams between 750 and 2400 m. The result of these three salidas was an extensive collection of frogs from the lowlands in the vicinity of Florencia to the crest (Alto de Gabinete). Suárez (2000) examined the altitudinal distributions of the fauna eventhough the taxonomic work has not been completed and reported 14 species of the genus *Eleutherodactylus* along the length of the transect.

The *Eleutherodactylus conspicillatus* group was designated by Lynch (1986) for a complex of species (largely South American) previously confused with taxa of the *E. fitzingeri* group by Lynch and coworkers. Subsequently, Lynch (1994) showed that these frogs could be distinguished using a superficial character (relative lengths of the third and fifth toes) and Lynch & Duellman (1997) listed the nominate species of the *E. conspicillatus* group. Presently, 35 species are recognized. Suárez (2000) included two species of this group from the Caquetá transect, the cosmopolitan, of the northern Andes, *E. w-nigrum*, and *E. sp. 5*. *Eleutherodactylus sp. 5* represents a hitherto undescribed taxon and is of immediate interest because we are able to place it systematically.

Materials & Methods

Terminology and measurements follow Lynch & Duellman (1997). Measurements were taken using dial calipers and a dissecting microscope. Means are reported \pm one standard error of the mean.

Eleutherodactylus epacrus sp. nov.

E[leutherodactylus] sp. 5: Suárez, 2000: 400.

Holotype. ICN 24115, an adult female, part of a series collected 26 June 1990 by J Lynch, P Ruiz & R Sánchez. Original number JDL 17657.

Type-locality. Colombia, CAQUETÁ: municipio Florencia, vereda Tarquí, km 38.8 above Florencia, 1370 m.

Topoparatypes. Males ICN 24121, 24123, females 24116-20, collected with holotype); females, ICN 23654-55, P Ruiz in abril 1990.

Paratypes. All from Caquetá, municipio Florencia: Vereda El Paraiso, km 23.1 above Florencia, 820 m (male, ICN 24087, J Lynch, 24 June 1990); vereda La Portada, km 35.2 km above Florencia, 1230 m (males, ICN 24090-93, 24096, females 24088-89, J Lynch, P Ruiz & R Sánchez, 25 June 1990), km 37.4 above Florencia, 1350 m (males, ICN 24165, 24167-68, 24171, females 24155-56, 24158-61, 24170, 24172, J Lynch, P Ruiz & R Sánchez, 25 June 1990); vereda Sucre, km 33.9 above Florencia, 1150 m (males ICN 24103-04, 24109, 24111-12, females 24099, 24106-08, J Lynch, P Ruiz & R Sánchez, 25 June 1990); entre vereda Sucre y Santa Elena, km 29 above Florencia, 1000 m (females, ICN 24113-14, J Lynch & P Ruiz, 25 June 1990); vereda Tarquí, km 39.3 above Florencia, 1410 m (male, ICN 24133, females ICN 24126, 24128, J Lynch, P Ruiz & R Sánchez, 26 June 1990), km 41.4 above Florencia, 1470 m (males, ICN 24142-46, 24148, females 24140-41, 24150, J Lynch, P Ruiz & R Sánchez, 26 June 1990).

Referred specimens (juveniles and specimens used for karyotypes). All Caquetá, municipio Florencia: vereda El Paraiso, km 19 above Florencia, 740 m (ICN 24173), km 21.7 above Florencia, 790 m (ICN 24086); vereda La Portada, km 35.2 km above Florencia, 1230 m (ICN 24094-95, 24097-98), km 37.4 above Florencia, 1350 m (ICN 24152-54, 24162-64, 24166, 24169); vereda Sucre, km 33.9 above Florencia, 1150 m (ICN 24101-02, 24105, 24110); vereda Tarquí, km 38.8 km above Florencia, 1370 m (ICN 23656-57, 24122, 24124-25), km 39.3 above Florencia, 1410 m (ICN 24129-32, 24134-39, 24427, 24429-30, 24465-66), km 41.4 above Florencia, 1470 m (ICN 24147, 24149), km 43.2 above Florencia, 1660 m (ICN 24151).

Diagnosis.—(1) skin of dorsum shagreen, that of venter smooth or with low granulations; dorsolateral folds thin; (2) tympanum present, round to oval, its length 26-35% that of eye; (3) snout subacuminate in dorsal view, round in profile; canthus rostralis sharp, straight; (4) IOD slightly greater than upper eyelid; no cranial crests; no enlarged tubercles on upper eyelid; (5) vomerine odontophores prominent, narrowly separated; (6) males with vocal slits and nuptial pads; (7) first finger longer than second, disks of outer fingers large, weakly emarginate; (8) fingers with lateral keels; (9) ulnar tubercles absent or slightly indicated; (10) prominent, nonconical, tubercle on heel, no inner tarsal tubercle or fold; tubercle on outer edge of tarsus; (11) two metatarsal tubercles, inner elongate, 6-8 times size of outer; supernumerary plantar tubercles low; (12) toes with lateral keels, no webbing; (13) dorsum brown with darker brown

markings; posterior surfaces of thighs uniform brown; throat dark with narrow raphe; (14) 24 males 21.6-27.3 (\bar{x} = 24.9 \pm 0.3) mm SVL, 31 females 33.3-44.7 (\bar{x} = 39.2 \pm 0.5) mm SVL.

Eleutherodactylus epacrus is most closely related to *E. fallax*, *E. gutturalis*, and *E. lanthanites*, with which it shares conical supra-anal warts (Fig. 1). *Eleutherodactylus epacrus* has a narrow raphe on the throat (wide in the other species), a prominent outer tarsal tubercle (not shared with the other species) just distal to the heel tubercle (Fig. 1), and its conical tubercle on the heel is smaller than that of *E. lanthanites* and unlike *E. lanthanites*, the skin of the dorsum is shagreen (rather than tuberculate) and dorsolateral folds are present. *Eleutherodactylus fallax* lacks tubercles on the upper eyelid and has only small tubercles on the heel. *Eleutherodactylus gutturalis* lacks heel tubercles and has larger warts dispersed over the dorsum.

Etymology. Greek, *epakros*, meaning pointed at the end. The name refers to the subconical/conical tubercle on the heel as well as to the pair of small conical supra-anal warts (each place could be termed an "end").

Description (proportions based on nine males and nine females). Head wider than body, about as wide as long; HW in males 36.2-39.3 (\bar{x} = 37.6 \pm 0.4) % SVL, in females 34.2-39.8 (\bar{x} = 37.7 \pm 0.6) %; nostrils protuberant, directed laterally; E-N 81.6-92.3 (\bar{x} = 89.7 \pm 1.1) % eye length in males, 86.2-103.8 (\bar{x} = 93.3 \pm 1.8) % in females; canthus rostralis weakly sinuous, sharp; loreal region very weakly concave, sloping abruptly to lips; lips not flared; IOD greater than width of upper eyelid, IOD 100.0-129.6 (\bar{x} = 117.5 \pm 3.1) % upper eyelid width in males, 95.2-115.4 (\bar{x} = 105.6 \pm 2.3) % in females; upper eyelid bearing 2-4 small, nonconical tubercles; tympanum slightly higher than long, separated from eye by distance slightly greater than length of tympanum; tympanum length 26.3-38.5 (\bar{x} = 31.6 \pm 1.2) % eye length in males, 28.3-34.6 (\bar{x} = 30.7 \pm 0.8) % in females; supratympanic fold thin, ending just behind tympanum; two postrictal tubercles, nearest subconical; choanae round, not concealed by palatal shelf of maxillary arch; odontophores median and posterior to choanae, approximately twice size of a choana, subtriangular in outline, elevated, separated medially by distance 2/3 width of odontophore, bearing transverse row of up to 4-5 teeth; tongue longer than wide, posterior edge with shallow notch, posterior 1/3 not adherent to floor of mouth; males with short vocal slits posterolateral to tongue.

Skin of dorsum finely shagreen with scapular tubercles and thin dorsolateral folds (least evident posteriorly); skin of flanks bearing more numerous larger tubercles on

shagreen background; skin of venter smooth but with granulations posterolateral and posteriorly; discoidal folds evident, well anterior to groin; no anal sheath; pair of conical supra-anal warts (Fig. 1); antebrachial tubercle present but rarely any other ulnar tubercles (if present, very small); palmar tubercle bifid, much larger than oval thenar tubercle; supernumerary palmar tubercles numerous, very low; subarticular tubercles round, elevated, nonconical; fingers bearing thin lateral keels; first finger longer than second; fingers bearing obvious disks, that of thumb least dilated, those on outer fingers weakly emarginate, broader than length of tympanum; nuptial pad present on thumb of adult males.

Inner edge of tarsus lacking tubercles or folds; subconical heel tubercle; usually one outer tarsal tubercle on proximal 1/4 of tarsus (Fig. 1); inner metatarsal tubercle three times as long as wide; outer metatarsal tubercle low, about 1/4 size of inner; supernumerary plantar tubercles low, at bases of toes; subarticular tubercles longer than wide; toes lacking web but bearing faint lateral keels; disks enlarged, smaller than those of fingers, round; fifth toe slightly longer than third, each reaching to penulti-

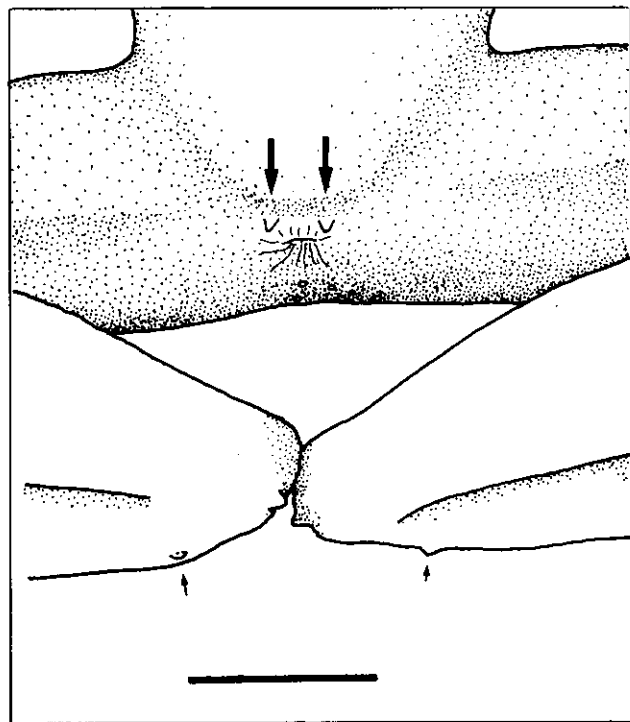


Figure 1. Posterior part of body and heels of *Eleutherodactylus epacrus* (ICN 24106) illustrating the disposition of tubercles. Large arrows indicate the supra-anal tubercles; small arrows the outer tarsal tubercles. Scale equals 5 mm.

mate subarticular tubercle of toe IV; hindlimbs long, shank 51.1-59.2 (\bar{x} = 55.2 \pm 1.0) % SVL in males, 50.1-59.5 (\bar{x} = 53.9 \pm 0.9) % in females; heels overlapping when flexed hindlegs held perpendicular to sagittal plane.

In alcohol, pale to dark brown above with darker brown markings and black scapular spots; canthal-supratympanic stripe and labial bars present; anal patch black; limb bands brown except for black band on forearm, bars on shanks narrower than interspaces and oblique; ventral surfaces peppered with brown in females, lower venter nearly white in males; throat more heavily stippled and/or spotted with brown, bearing thin white median raphe; concealed surfaces of hindlimbs brown.

In life, dorsum brown to reddish-brown with darker brown spots; dorsolateral folds usually orangish or rust in color; anal patch black; chin brown with white spots and thin white line; chest white with some brown spots, lower venter gray; orange wash in groin; posterior surfaces of thighs orange-brown or reddish-brown to deep brown, sometimes with minute orange spots; iris bright copper (sometimes nearly red), with brown reticulation or black flecking.

Natural history. Adults and juveniles were collected easily on vegetation up to 2 m above ground along the side of the road at night but individuals were found as well in dense forests along the streams we used as trails and, with greater difficulty, away from those streams. No vocalization was traced to *E. epicrus*. Juvenile males are as large as 20.4 mm (ICN 24125) whereas the largest juvenile female (straight, thin oviducts) is 30.4 mm (ICN 24429). Females classified as young have some convolutions to the oviducts but uniformly small eggs and range in size from 32.8 mm to 34.7 mm, overlapping the lower limit of adult females. The smallest male found is 11.8 mm and the smallest female found is 13.1 mm SVL.

Distribution. The fieldwork in western Caquetá in 1989 and 1990 was directed toward documenting the vertical distributions of amphibians along a transect extending from above Florencia to the cumbre of the Cordillera Oriental. Streams provided points of entry into the forests along the road and we worked 21 streams between 790 and 2320 m. At nearly every collecting site between Km 19.0 and Km 43.2 (NNW of Florencia, Caquetá), we found *E. epicrus*. At the three lowest stations (740-820 m) the species was rare (single individuals found at each) and only two individuals were found at the 1000 m station. By way of contrast, collecting at streams 7 (1150 m), 8 (1230 m), 9 (1350 m), 10 (1370 m), 11 (1410 m), and 12 (1470 m) resulted in samples of a dozen or more speci-

mens per site (because our intent was not ecological, we did not preserve every individual found but rather concentrated on other taxa once we had acquired an adequate sample). The highest record is from stream 14 (1660 m) where a single specimen was found. The absence of records along streams above 1670 m (seven streams 1700-2320 m), the single record at stream 14 (1660 m), and our failure to detect *E. epicrus* at stream 13 (1530 m) suggests that we have defined rather accurately its upper distributional limit along this transect. The lower limit is less well defined. Of the eight collecting stations below stream 7, *E. epicrus* was found to be rare (1-2 individuals) at four and was not detected at four. In contrast, the species was abundant at every station between 1150 and 1470 m. These data conform well with Lynch's (1999) proposal of temperature-based upper and lower limits to the distributions of *Eleutherodactylus*. It is perhaps coincidental that the only individuals found at the two lowest stations and at the highest station are juveniles.

Ten species of the *E. conspicillatus* group are now known from the drainages of the Amazon and Orinoco in Colombia. *Eleutherodactylus conspicillatus*, *E. lanthanites*, *E. malkini*, and *E. peruvianus* are Amazonian in distributions whereas *E. vilarsi* occurs to the north and east. The other five species are piedmont frogs or properly Andean taxa.

KEY TO SPECIES OF THE *E. CONSPICILLATUS* GROUP FOUND IN AMAZONIAN AND ORINOQUIAN DRAINAGES OF COLOMBIA

- 1 A. Posterior surfaces of thighs bearing pale spots or reticulation 2
- 1 B. Posterior surfaces of thighs unicolor (brown in preservative) 5
- 2 A. Dorsolateral folds present, extending length of body 3
- 2 B. Body lacking dorsolateral folds 4
- 3 A. Side of head uniformly dark, throat white, underside of shank marbled with dark pigment ... *E. conspicillatus*
- 3 B. Side of head showing labial bars, throat with dark spots or marbling, underside of shank bearing pale spots *E. peruvianus*
- 4 A. Toes basally webbed (webbing enclosing basal subarticular tubercles) *E. malkini*
- 4 B. Toes lacking webbing *E. w-nigrum*

- 5 A. Supraanal warts present 6
 5 B. No conical tubercles above anus 7
 6 A. Skin of dorsum shagreen; gular stripe narrower than digital disk *E. epicrus*
 6 B. Skin of dorsum tuberculate; gular stripe as broad as digital disk *E. lanthanites*
 7 A. Obvious, subconical tubercle on heel 8
 7 B. Heel lacking enlarged tubercles 9
 8 A. Upper eyelid bearing subconical tubercle
 *E. savagei*
 8 B. Upper eyelid lacking enlarged tubercles
 *E. carrangerorum*
 9 A. Tympanum 33-46 % eye length *E. medemi*
 9 B. Tympanum 54-66 % eye length *E. vilarsi*

Discussion

Although the *E. conspicillatus* group has been recognized for fifteen years, no synapomorphy has been identified for it. Our interest in describing *E. epacrus* is because we propose that the conical supra-anal tubercles represent a synapomorphy for four species. The only other synapomorphy identified for species of the *E. conspicillatus* group is the round palmar tubercle shared by other two species (Duellman & Pramuk, 1999). The paucity of identified synapomorphies probably reflects lack of study rather than paraphyly.

As is true for other species of this group, *E. epacrus* exhibits little pattern polymorphism. Two females (ICN

24089, 24141) exhibit a dorsoconcolor pattern and two males (ICN 24109, 24142) and four females (ICN 23655, 24094, 24158, 24163) have pale dorsolateral stripes. Thirty-four males and 55 females present a spotted pattern (as described above).

Acknowledgments

The senior author acknowledges the help of his field companions in western Caquetá, Jorge Restrepo, the late Pedro M. Ruiz, and Ricardo Sánchez.

Literature cited

- Duellman, W. E. & J. B. Pramuk. 1999. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) in the Andes of northern Peru. Scientific Papers, Nat. Hist. Mus., Univ. Kansas (13): 1-78.
- Lynch, J. D. 1986. The definition of the Middle American clade of *Eleutherodactylus* based on jaw musculature (Amphibia: Leptodactylidae). Herpetologica 42: 248-258.
- . 1994. Two new species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group (Amphibia: Leptodactylidae) from the Cordillera Oriental of Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. Nat. 19 (72): 187-193.
- . 1999. Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes colombianos. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. Nat. 23 (86): 143-159.
- Lynch, J. D. & W. E. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. Univ. Kansas, Nat. Hist. Mus., Special Publication (23): 1-236.
- Suárez-Mayorga, A. M. 2000. Lista preliminar de la fauna Amphibia presente en el transecto La Montañita – Alto de Gabinete, Caquetá, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. Nat. 23(supl.): 395-405.

PALABRAS DEL PRESIDENTE DE LA ACADEMIA

EN EL ACTO DE LANZAMIENTO DEL LIBRO “LA BIOÉTICA EN LA SOCIEDAD DEL CONOCIMIENTO” Y DE LA COLECCIÓN DE LIBROS BIOÉTICA 3R-Editores Ltda. EN LA ACADEMIA NACIONAL DE MEDICINA

Cada día resulta más evidente que el conocimiento que surgiera de aquella innata y profunda inquietud del hombre por comprender los fenómenos del cosmos y responder a la necesidad de interactuar con el entorno para asegurar la propia supervivencia, vuelve a tener renovada vigencia al comenzar el nuevo milenio. Sobre todo, ante la amenaza que sufran deterioro o desaparezcan irreversiblemente los sistemas que sostienen las diferentes formas de vida de la tierra, incluida la vida humana.

Por lo mismo se tiene ahora la esperanza que la capacidad humana de captar las regularidades, leyes y principios que rigen los fenómenos de la naturaleza, o sea, la creación de nuevos conocimientos, de los cuales se puedan derivar predicciones sobre el futuro comportamiento de tales fenómenos, permitirá tomar las debidas precauciones para que no ocurra el desastre. Se confía en que la calidad predictiva del conocimiento científico aleje los riesgos que amenazan deteriorar o destruir los sistemas que soportan o hacen posible la existencia de la vida en el planeta, incluida la vida de los seres humanos.

Pero para el logro de este objetivo y sobre todo evitar se siga insistiendo en la aplicación de interpretaciones utilitaristas lineales, por fortuna consideradas ya obsoletas, el proceso de avance de nuevos conocimientos y, en particular, la de aplicación de los mismos tendrán, que realizarse bajo una concepción holística y sistémica que tenga en cuenta la compleja red de interacciones entre los elementos y variables que conforman los sistemas que soportan la vida y desde luego, la compleja red de interrelaciones de los organismos, al interior de los respectivos ecosistemas.

Como es bien conocido, el conocimiento cuyo origen coincide con el de la humanidad; en particular, a partir del

Renacimiento, se ha consolidado y fortalecido, de tal manera, que ahora es considerado como factor decisivo en el desenvolvimiento futuro de la sociedad.

Por la misma razón, se asegura que el Tercer Milenio será el milenio de la sociedad del conocimiento.

Sin embargo, cabe señalar y destacar que ya no será del conocimiento lineal mecanicista, sino del conocimiento sistémico que tenga en cuenta la complejidad multidimensional de la realidad.

Sin embargo, como quiera que en vastos sectores de la sociedad continúan predominando las concepciones reduccionistas que aíslan el problema o problemas por dilucidar del respectivo contexto de la realidad, es urgente insistir en que el estudio y solución de los problemas que afectan el entorno no deben realizarse bajo la concepción mencionada, y menos aún, bajo concepciones lineales utilitaristas que asimilen el desarrollo de la sociedad a simple crecimiento económico lineal. En particular, en los países que por razones de carácter cultural han permanecido al margen del desarrollo de la ciencia y se han limitado a consumir los productos y aplicaciones de ella, procedentes de otros países.

Pero al mismo tiempo, precisa promover las capacidades y atributos del ser humano y preservar su dignidad e integridad.

Todas las naciones y, en particular, los científicos del mundo deberían atender al llamado formulado en las conferencias y foros internacionales, en el sentido de utilizar el conocimiento de manera responsable. Esto es, sin abusar de las posibilidades de su aplicación, cualquiera que sea el campo de la ciencia al cual pertenezca.

Como es bien sabido, la ciencia ha producido innovaciones notables en beneficio de la humanidad. Se ha incrementado la expectativa de vida de los seres humanos. Enfermedades consideradas en el pasado incurables, ya no lo son ahora. El rendimiento de los cultivos agrícolas en muchas regiones del mundo ha crecido de tal manera que permite atender las necesidades alimentarias de una población en aumento. Los desarrollos tecnológicos y los usos de nuevas fuentes de energía han liberado a la humanidad de arduos labores. En los países en donde ha ocurrido un avance del conocimiento científico y tecnológico, ha crecido vertiginosamente la producción industrial y han surgido nuevas tecnologías para el manejo y computación de la información.

Sin embargo, haber alcanzado todos estos logros en favor de la sociedad, no necesariamente significa que los científicos deban solamente interesarse por los conocimientos que conduzcan a las aplicaciones de la ciencia y se descuide otras áreas del quehacer humano. Si así ocurriera la ciencia habría fallado en su responsabilidad ante la sociedad, como ha sido señalado por el Comité Internacional de las Ciencias, en el contexto de las conclusiones de recientes conferencias internacionales y reuniones especializadas de las Uniones Científicas que integran el mencionado Consejo Internacional de la Ciencia, con sede en París, del cual forma parte la Academia Colombiana de Ciencias.

No hay duda, como bien lo afirma en su obra, el Padre Gilberto Cely Galindo, "**La Bioética en la Sociedad del Conocimiento**" cuya presentación coincide con el lanzamiento de una nueva colección de libros 3R-Editores Ltda., la "**Colección Bioética**", el conocimiento acabará por posesionarse como el constructor principal de la sociedad. Pero para que ello no conduzca al detrimento de la condición humana, sino por el contrario se preserve su dignidad, será necesario postular y poner en práctica una nueva ética que acompañe y transforme en éxito el interactuar humano con su entorno social y natural. De allí también la necesidad que los asociados perciban y sientan la necesidad de evitar los riesgos que amenazan acabar con la vida en la tierra, incluida la del hombre. No hay duda, que la humanidad sentirá cada vez con mayor intensidad la necesidad de esa nueva ética; sobre todo, cuando el hombre logre descifrar el fenómeno de la vida y se incremente aún más la capacidad de manipularla, o si, desafortunadamente, llegan a aumentar los riesgos de desaparición de la vida en el planeta.

El significado profundo de estas advertencias formuladas por el Padre Gilberto Cely Galindo, en la obra que

hoy se entrega a la sociedad, cobra mayor significación y trascendencia si se agrega que ello significa superar la moralidad pragmática del conocimiento, en el sentido de considerar que solamente es bueno todo lo que es útil; es decir, la superación de la ética utilitarista y su sustitución por el pensamiento bioético. El mismo pensamiento que insiste en la necesidad perentoria de mantener la dignidad de la vida humana, así como en el cuidado ético de todas las formas de vida y en el logro de una justa armonía entre la sociedad y el entorno natural. El mismo que nos sustenta, hace posible la supervivencia de la humanidad y de todas las formas de vida del planeta.

Habrá también que analizar con la mayor profundidad y rigor posibles, por qué razón algunas actividades humanas, promovidas por el conocimiento científico y tecnológico produjeron degradación del ambiente, así como desequilibrios y exclusiones sociales. Ello tendrá que hacerse mediante esfuerzos interdisciplinarios que comprometan tanto a las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales como a las Ciencias Sociales, tras el objetivo de encontrar el camino de superar los procedimientos que resultaren responsables de lo ocurrido, tanto en los llamados países desarrollados como en los países en desarrollo.

También será necesario abrir el debate sobre el uso del conocimiento, dirigido a encontrar los métodos y procedimientos más plausibles que aseguren que la ciencia sea instrumento eficaz para conseguir el bienestar de la sociedad y para la construcción de un mundo más equitativo, próspero y sostenible en el largo plazo.

Asimismo, es necesario crear una nueva relación entre la ciencia y la sociedad para resolver problemas tales como la pobreza, que lejos de haberse atenuado en los países en desarrollo, se ha incrementado, a la par con el aumento inusitado de la población, de la degradación del medio ambiente, la carencia de cuidados suficientes de la salud pública, del descuido de la seguridad alimentaria y del suministro de agua potable y corriente.

En síntesis, el uso del conocimiento científico debe ser respetuoso y contribuir de manera efectiva a la conservación de todas las formas de vida y de los sistemas que la sostienen y hacen posible en el planeta tierra; en especial, en países como el nuestro, dotado con la más alta biodiversidad del planeta, por unidad de superficie, pero al mismo tiempo con los sistemas de soporte de la vida, de los más complejos y, por consiguiente, de los más frágiles de la tierra. Al punto que su deterioro puede resultar irreversible, como sucede con los ecosistemas de Alta Montaña que todos los días vemos desaparecer.

En buena hora, se ha producido en el contexto internacional, en las dos últimas décadas, notables avances en favor de consolidar la Etica del Conocimiento Científico y Tecnológico. Valga la pena destacar la promulgación, en 1984, en la ciudad de Upsala, del “Código de Etica Científica” y por otra parte, la creación de la Comisión de Etica del Conocimiento Científico y Tecnológico, por la UNESCO y el Consejo Internacional de la Ciencia, ICSU, ratificada en la Conferencia Mundial de la Ciencia, que tuvo lugar en Budapest, en junio del año pasado, a la cual

tuve el honor de asistir, en representación de la Academia Colombiana de Ciencias.

En buena hora y para fortuna de nuestra sociedad, se presenta esta noche la obra del Padre Gilberto Cely Galindo, “**La Bioética en la Sociedad del Conocimiento**”, en cuyo texto, se tratan los temas a que he hecho referencia, con profundidad, pero al mismo tiempo, con gran claridad, coherencia e intención didáctica; calidades que en conjunto hacen de este libro, el primero de la Colección Bioética, una obra maestra.

LENGUADOS DE LA FAMILIA PARALICHTHYIDAE (PISCES: PLEURONECTIFORMES) CONOCIDOS DEL CARIBE COLOMBIANO

por

Lina María Saavedra-Díaz¹, Arturo Acero P.² & Gabriel R. Navas S.¹

Resumen

Saavedra-Díaz, L.M., Acero P. & G. R. Navas S.: Lengüados de la familia Paralichthyidae (Pisces: Pleuronectiformes) conocidos del Caribe colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 295-310, 2000. ISSN 0370-3908.

Dieciocho especies de lenguados de la familia Paralichthyidae son conocidas del Caribe continental colombiano; quince de ellas tienen material depositado en la Colección de Referencia del INVEMAR. La información de las tres restantes se obtuvo de material bibliográfico. Los géneros más especiados en el área son *Citharichthys* (ocho especies) y *Syacium* (tres especies). Los géneros *Ancylosetta* y *Cyclosetta* incluyen dos especies cada uno; *A. cycloidea* es un nuevo registro para la costa norte de Colombia. *Etropus*, *Gastropsetta* y *Paralichthys* tienen una especie cada uno en aguas del Caribe colombiano. Se incluyen claves genéricas y específicas; las especies examinadas están ilustradas para facilitar su identificación.

Palabras clave: Paralichthyidae, lenguados, *Ancylosetta cycloidea*, Caribe sur, América del Sur.

Abstract

Eighteen species of flatfishes of the family Paralichthyidae are known from the continental Colombian Caribbean; material of fifteen of them are kept in INVEMAR's fish collection. The most speciose genus in the area are *Citharichthys* (eight species) and *Syacium* (three species). *Ancylosetta* and *Cyclosetta* include two species each; *A. cycloidea* is reported for the first time for the northern Colombian coast. *Etropus*, *Gastropsetta*, and *Paralichthys* are known from one species each in the Colombian Caribbean. Keys for genera and species and illustrations of the species kept in INVEMAR are included in order to facilitate the identification of the paralichthyids known from the area.

Key words: Paralichthyidae, flatfishes, *Ancylosetta cycloidea*, Southern Caribbean, South America.

¹ Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras -INVEMAR-, Cerro de Punta de Betín, Apartado 1016, Santa Marta, Colombia. E-mail: lmsaavedra@invemar.org.co, gnavas@invemar.org.co

² Universidad Nacional de Colombia (Instituto de Ciencias Naturales), Apartado 1016 (INVEMAR), Santa Marta, Colombia. E-mail: aacero@u.arizona.edu

Introducción

El orden Pleuronectiformes, considerado claramente monofilético (Chapleau, 1993), comprende once familias, más de 120 géneros y algo menos de 600 especies (Nelson, 1994). Cuatro de esas familias (Bothidae, Paralichthyidae, Achiridae y Cynoglossidae), que incluyen unas 350 especies, aparecen en las aguas someras (0-200 m aproximadamente) de las costas tropicales americanas (Nelson, 1994); de ellas el 10% han sido colectadas en las aguas caribeñas de Colombia. Interesantemente más de la mitad de los lenguados del Caribe colombiano pertenecen a la familia Paralichthyidae, que incluye sólo la tercera parte de las especies de las cuatro familias ya mencionadas.

Hasta hace relativamente poco los lenguados paralichthyidos eran considerados una subfamilia de Bothidae, compartiendo características como el borde preopercular libre no cubierto por la piel y por tener ambos ojos situados al lado izquierdo de la cabeza. Sin embargo, Amaoka (1969) consideró a Paralichthyidae como una familia aparte con base en varios caracteres derivados dentro del orden Pleuronectiformes. A nivel de adultos se distinguen por presentar la base de ambas aletas pélvicas cortas y casi simétricas, sin extenderse hasta el orificio urogenital; además, el origen de la base pélvica del lado ciego está adelante del origen de la pélvica del lado contrario, ubicada esta última sobre la línea media del cuerpo (Gutherz, 1967; Hensley, 1997; Nelson, 1994).

Los paralichthyidos a nivel mundial se distribuyen en ambas costas del Atlántico, Pacífico oriental e Indo-Pacífico, e incluyen 16 géneros y 85 especies (Nelson, 1994), siete géneros de los cuales se han registrado en el Caribe colombiano. Las especies caribeñas son mayoritariamente endémicas del Atlántico occidental, tropical y subtropical.

Al encontrar una especie no previamente registrada en aguas colombianas, *Ancylopsetta cycloidea*, se consideró necesario revisar la biodiversidad de la familia, facilitar la identificación de sus especies por medio de claves de identificación, y reunir la información de lo que se conoce para cada una.

Materiales y métodos

Cinco de las especies de paralichthyidos estudiadas provienen del material colectado por la expedición organizada en 1995 por el Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas -CIOH-, el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras -INVEMAR-, y el Smithsonian Institution, el cual ha sido depositado en la

Colección de Referencia de Organismos Marinos del INVEMAR (INVEMAR-PEC). Otras ocho especies fueron examinadas e identificadas a partir de material depositado en la misma colección provenientes de diferentes proyectos. Así mismo, se examinó material de dos especies depositado en la colección del Museo del Mar de la Universidad Jorge Tadeo Lozano (MM-PEC), el cual fue donado al INVEMAR. Finalmente, debido a la imposibilidad de obtener ejemplares de *Citharichthys arenaceus*, *Gastropsetta frontalis* y *Syacium papillosum*, la información presentada corresponde a la encontrada en la literatura consultada.

El material examinado fue capturado en Guajira (G), Palomino (Pa), Parque Tayrona (PT), Santa Marta (SM), Cartagena e Islas del Rosario (CR), Islas de San Bernardo (IS) y Urabá (U) (Fig. 1). Las capturas fueron realizadas en su mayoría por medio de una rastra de 80 cm x 30 cm de boca, 3 m de largo y 0.5 cm de ojo de malla, y por una red de arrastre semi-cerrada de 5.3 m de largo con dos puertas metálicas en "V".

La merística y morfometría ha sido efectuada con base en Munroe (1998), realizando algunas modificaciones. Las abreviaturas empleadas son: AC aleta caudal, AD aleta dorsal, AA aleta anal, APvc aleta pélvica lado ciego, APvo aleta pélvica lado ocular, APcc aleta pectoral del lado ciego, APco aleta pectoral del lado ocular, Br branquiespinas en el primer arco branquial, LL escamas con poro de la línea lateral. Las abreviaturas de las medidas tomadas del lado ocular son: OPUL altura del preopérculo, SNL longitud del rostro, LJL largo maxilar inferior, OPLL altura del opérculo desde el extremo distal, CD altura de la mejilla, EDi diámetro del ojo (inferior), MA longitud de la mandíbula superior, POL final del ojo hasta el extremo distal del opérculo, SL longitud estándar, LT longitud total, HL longitud de la cabeza, HW altura de la cabeza, TKL distancia desde el inicio del opérculo hasta el inicio de la aleta caudal, BD altura del cuerpo, CFL longitud de la aleta caudal y LPc longitud aleta pectoral. Las abreviaturas de las medidas tomadas por el lado ciego son: DBL longitud de la base de la aleta dorsal, PAL distancia desde el rostro hasta el inicio la aleta anal, PA inicio aleta anal hasta el final de la aleta pélvica del lado ciego, ABL longitud de la base de la aleta anal, LPv longitud base de la aleta pélvica y PDL longitud prealetadorsal. Las medidas son aclaradas en la Fig. 2.

Las imágenes generales de los especímenes fueron obtenidas por medio de rastreo electrónico de los organismos mediante escáner de cama plana de la forma descrita por Reyes y Navas (2000). Las imágenes de

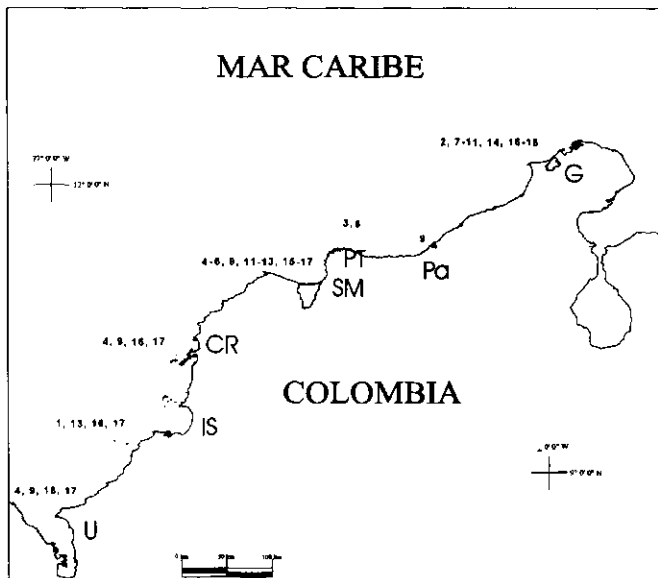


Figura 1. Localidades de colecta del material examinado de las especies de paralichthyidos registradas del Caribe colombiano: 1. *Ancylopsetta cycloidea*, 2. *A. kumerae*, 3. *Citharichthys arenaceus*, 4. *C. cornutus*, 5. *C. dinocerus*, 6. *C. gymnorhinus*, 7. *C. macrops*, 8. *C. minutus*, 9. *C. spilopterus*, 10. *C. valdezi*, 11. *Cyclopsetta chittendeni*, 12. *C. fimbriata*, 13. *Etropus crossotus*, 14. *Gastropsetta frontalis*, 15. *Paralichthys tropicus*, 16. *Syacium gunteri*, 17. *S. micrurum*, 18. *S. papillosum*.

Citharichthys arenaceus, *Gastropsetta frontalis* y *Syacium papillosum* fueron obtenidas mediante cámara digital a partir de ejemplares depositados en el National Museum of Natural History (USNM) en Washington D.C. Por lo general no se tienen en cuenta los patrones de coloración para la descripción de las especies por tratarse de material preservado.

Resultados y discusión

Clave para los géneros de la familia Paralichthyidae conocidos del Caribe colombiano [Modificada de Guthertz (1967) y Randall & Vergara (1978)]

- 1a. Base de la APvo situada sobre la línea media ventral y posterior a la APvc. La LL del lado ocular es casi recta en su totalidad con un leve quiebre en su parte anterior **2**
- 1b. Base de la APvo de igual tamaño a la base de la APvc. Ambas aletas dispuestas simétricamente a lado y lado de la línea media ventral. La LL del lado ocular es arqueada en su parte anterior **5**
- 2a. Dos hileras de dientes en la mandíbula superior. *Syacium* Ranzani

- 2b. Una hilera de dientes en ambas mandíbulas **3**
 - 3a. Boca pequeña, que sobrepasa la línea vertical que se proyecta al inicio del ojo inferior, pero no avanza más allá de la línea media del ojo. La mandíbula del lado ciego es arqueada *Etropus* Jordan & Gilbert
 - 3b. El final de la mandíbula superior se extiende más o menos hasta la línea vertical que se proyecta de la parte media del ojo inferior o sobrepasa hasta la línea vertical de la parte posterior del ojo inferior **4**
 - 4a. Sin manchas u ocelos que se diferencien marcadamente sobre las aletas o el cuerpo. La mandíbula superior se extiende más o menos hasta la parte media del ojo inferior (20 a 50 % de la HL) *Citharichthys* Bleeker
 - 4b. A lo largo de AD, AA y AC se observan grandes manchas oscuras más o menos redondeadas. La mandíbula superior se extiende más o menos hasta la parte final del ojo inferior (48 a 57% de la HL) *Cyclopsetta* Gill
 - 5a. Con manchas dispersas a lo largo del cuerpo y de las aletas. MA mayor al 45% de la HL *Paralichthys* Girard
 - 5b. Con ocelos dispuestos a lo largo del cuerpo. MA menor al 46 % de la HL **6**
 - 6a. El origen de la AD del lado ciego se encuentra sobre la línea vertical que se proyecta del inicio del ojo superior. El perfil de la cabeza en la frente con un declive formando una concavidad frente al ojo superior. Los dientes en ambas mandíbulas aumentan de tamaño hacia la parte anterior. AD con 62 a 84 radios y AA con 46 a 63 radios *Ancylopsetta* Gill
 - 6b. El origen de la AD avanza antes de la línea vertical que se proyecta del inicio del ojo superior. El perfil de la cabeza con un abultamiento frontal. AD con 58 a 65 radios y AA con 47 a 52 radios *Gastropsetta* Bean
- Clave para las especies de *Ancylopsetta* conocidas del Caribe colombiano** [Modificada de Cervigón (1996)]
- 1a. Radios 2 a 4 de AD alargados, siendo el tercero y cuarto los más prolongados. AD con 62 a 68 radios y AA con 46 a 52 radios *Ancylopsetta cycloidea*

1b. Todos los radios de la AD se encuentran uniformemente iguales. AD con 72 a 84 radios y AA con 57 a 63 radios *Ancylopsetta kumperae*

Clave preliminar para las especies de *Citharichthys* conocidas del Caribe colombiano [Modificada de Gutherz (1967) y Topp & Hoff (1972)]

1a. AD con menos de 86 radios y AA con menos de 67 radios 2

1b. AD con 90 a 95 radios y AA con 70 a 76 radios *Citharichthys dinoceros*

2a. Con proyecciones óseas en la cabeza (espinas) 3

2b. Sin proyecciones óseas en la cabeza 4

3a. AD con 68 a 76 radios, AA con 51 a 59 radios, con 8 a 10 radios (raramente con 11) y LL con 33 a 38 escamas *Citharichthys gymnorhinus*

3b. AD con 74 a 84 radios, AA con 60 a 67 radios (raramente con 59), APco con 10 a 12 radios y LL con 38 a 45 escamas *Citharichthys cornutus*

4a. AD con 68 a 76 radios. AA con 48 a 59 radios. Suma de radios en las dos aletas siempre inferior a 136 5

4b. AD con 75 a 86 radios. AA con 56 a 66 radios. Suma de radios en las dos aletas usualmente superior a 136 6

5a. AA con 48 a 55 radios, APco con 10 radios. 6-7+13-14 Br. ED más o menos 18% de HL *Citharichthys arenaceus*

5b. AA con 54 a 59 radios. Apco con 8 a 9 radios. 4+6-7 Br. ED variando entre 21 y 29% de HL *Citharichthys minutus*

6a. Cuerpo y aletas claramente cubiertos de puntos y manchas oscuros *Citharichthys macrops*

6b. Cuerpo y aletas no cubiertos claramente por puntos y manchas oscuros 7

7a. 7 a 15 branquiespinas en la rama inferior, usualmente más de 8 *Citharichthys spilopterus*

7b. 7 a 9 branquiespinas en la rama inferior, usualmente 8 *Citharichthys valdezi*

Clave para las especies de *Syacium* conocidas del Caribe colombiano [Modificada de Fraser (1971)]

1a. 43-50 escamas con poros en la LL. BD 44-55% de LS, usualmente 46% o más *Syacium gunteri*

1b. 50 o más escamas con poros en la LL. BD usualmente menos del 46% de LS 2

2a. BD 40-47% de LS. 50 a 61 escamas con poros en la LL *Syacium papillosum*

2b. BD 38-42% de LS. 57-68 escamas con poros en la LL *Syacium micrurum*

Ancylopsetta cycloidea Tyler, 1959

Fig. 3

Referencias: Cervigón (1996), Gutherz (1967), Uyeno et al. (1983) (como *A. dilecta*), Valdez & Aguilera (1987).

Batimetría: 125 m para el material colombiano y de 65 a 256 m en otros lugares.

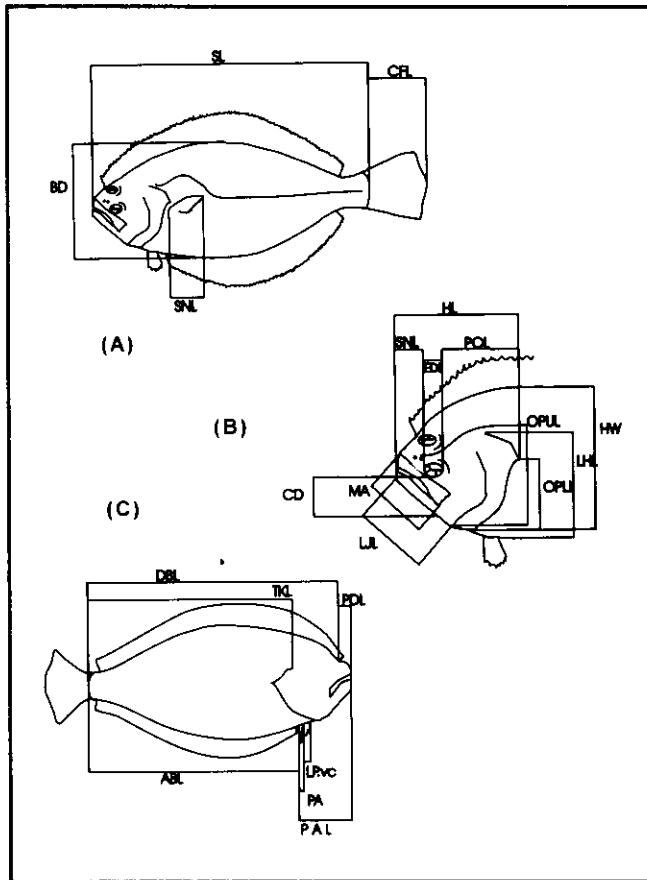


Figura 2. Puntos del cuerpo y de la cabeza a partir de los cuales se toman las mediciones de las especies examinadas. Las abreviaciones se definen en la sección "Material y Métodos". (A) Mediciones hechas en el lado ocular del cuerpo. (B) Mediciones hechas en el lado ocular de la cabeza. (C) Mediciones hechas en el lado ciego del cuerpo [Modificada de Munroe (1998)].

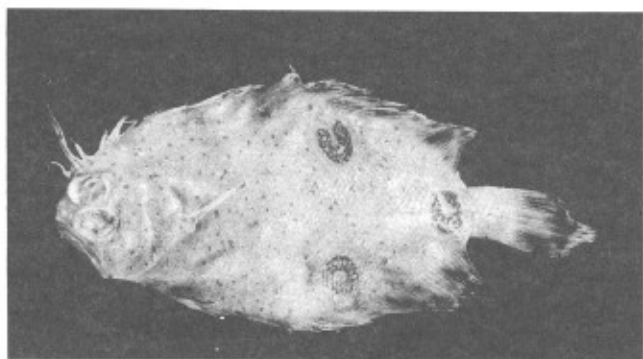


Figura 3. *Ancylosetta cycloidea*, INVEMAR-PEC 3246, 135 mm LT, Isla Tintipán (IS).

Coordenadas y localidades: 9° 56' N, 75° 53'-57' W, Isla Tintipán, IS.

Caracteres distintivos: Alargamiento de los primeros cinco radios de AD, siendo el tercero el más prolongado. Al lado ocular el cuerpo presenta tres grandes manchas oceladas con el centro claro (como una O reteñida) formando un triángulo con uno de sus vértices al comienzo del pedúnculo caudal; puntos pequeños dispersos a lo largo de todo el cuerpo. En la Tabla 1 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Trinidad y Tobago, Guayanas, Mar Caribe desde el sur de Nicaragua hasta Venezuela. Este es su primer registro para Colombia. Aparentemente, es endémica del Caribe sur, por lo que es errónea la inclusión de las costas estadounidenses en su distribución.

Comentarios: Presenta el menor ámbito de radios en AD (62-68) en relación con las otras especies del género. Se diferencia de *A. kumperae* por el número de ocelos y la distribución de estos en el cuerpo. Perfil dorsal de la cabeza cóncavo frente al ojo superior.

Ancylosetta kumperae Tyler, 1959 **Fig. 4**

Referencias: Cervigón (1996), Guthertz (1967), Valdéz & Aguilera (1987).

Batimetría: 33 a 91 m.

Localidades: Cabo de la Vela, G.

Caracteres distintivos: Los primeros radios de AD no elongados, todos los radios dispuestos uniformemente. El cuerpo está densamente cubierto por escamas ctenoides que al tocarlas dan un contacto áspero. Presenta al lado ocular cuatro ocelos oscuros con centros negros rodeados por un anillo claro intermedio; tres de los ocelos son grandes y forman un triángulo isósceles con uno de sus vérti-

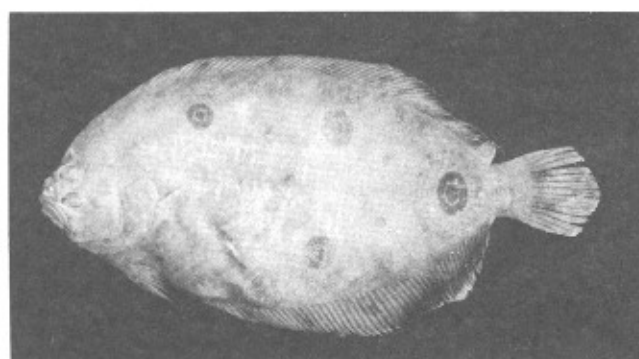


Figura 4. *Ancylosetta kumperae*, MM-PEC 1168, 218 mm LT, Cabo de la Vela (G).

ces antes del pedúnculo caudal; el cuarto es más pequeño y está ubicado sobre la curvatura de la línea lateral. Al extender la APvo se observa una mancha negra redondeada. En la Tabla 1 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: América del Sur desde Colombia hasta el norte del Brasil. Para aguas colombianas se le ha registrado de la Guajira.

Citharichthys arenaceus Evermann & Marsh, 1900 **Fig. 5**

Referencias: Guthertz (1967), Palacio (1974), Robins et al. (1986).

Batimetría: 143 a 174 m.

Localidades: Cabo San Juan de Guía, PT.

Caracteres distintivos: El rostro es un poco más largo que el diámetro del ojo y el maxilar superior se extiende casi hasta la línea posterior de la pupila. AD con 68 a 75

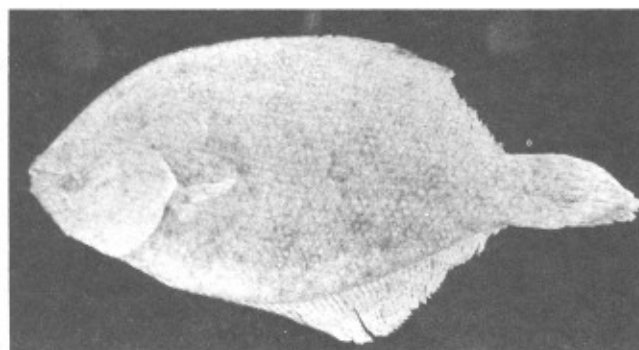


Figura 5. *Citharichthys arenaceus*, USNM 00203510, 123 mm LT, Boca del río Blenheim, Dominica, Antillas Menores.

radios, AA con 48 a 55 radios y APco con 10 radios; LPc menor al 15% de LS, EDi igual o menor al 18% de HL.

Distribución geográfica: Desde la Florida hasta el sur de Brasil. Para Colombia se le ha encontrado en el área de SM y el PT.

Comentario: Se hace necesario reexaminar el material registrado por **Palacio** (1974), pues los ejemplares colombianos fueron colectados en el borde inferior de la plataforma, pero la especie es conocida de aguas someras.

Citharichthys cornutus (Günther, 1880) **Fig. 6**

Referencias: **Boschung** (1992), **Cervigón** (1996), **Gutherz** (1967), **Palacio** (1974), **Potts & Ramsey** (1987), **Robins et al.** (1984), **Topp & Hoff** (1972), **Valdéz & Aguilera** (1987).

Batimetría: 24 a 400 m.

Coordenadas y localidades: 10°11'-12' N, 75°52'-53' W, CR; 8° 57' N, 76° 47'-45' W, N Punta Caribana, U.

Caracteres distintivos: Con espinas en la cabeza sobre el rostro y en el borde anterior orbital; en la parte frontal del rostro presenta una espina grande prominente dirigida hacia adelante, otra más pequeña por delante de la órbita superior y en el extremo anteroinferior de la misma órbita una espina bifurcada, una pequeña espina tanto al borde anterosuperior del ojo inferior como en la mandíbula. Además, presenta escamas en el rostro y APco con dos bandas oscuras transversales en la mitad superior. En la Tabla 2 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Desde Georgia hasta Texas (EU), Bahamas, Antillas Mayores, Yucatán, Caribe, Atlán-

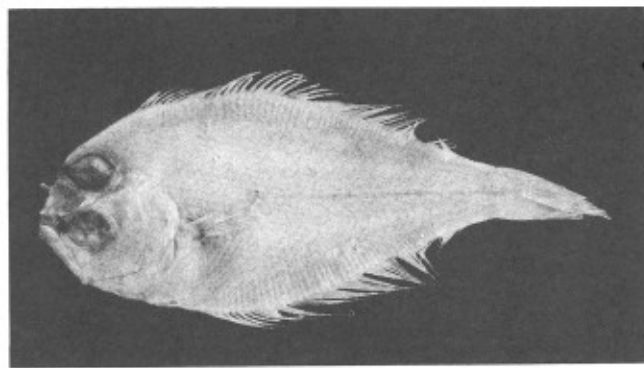


Figura 6. *Citharichthys cornutus*, INVEMAR-PEC 3247, 68 mm LT, Punta Caribana (G).

tico suramericano hasta el Brasil. En costas colombianas en SM, CR y U.

Comentario: Sexualmente dimórficos: en machos el extremo de la APco sobrepasa notoriamente la LL, en hembras, al contrario, la APco sobrepasa sólo ligeramente la curvatura anterior de LL.

Citharichthys dinoceros Goode & Bean, 1886 **Fig. 7**

Referencias: **Boschung** (1992), **Cervigón** (1996), **Gutherz** (1967), **Palacio** (1974).

Batimetría y localidades: 42 a 44 m N de Puerto Colombia y a 109 m en el Golfo de Salamanca, SM.; de 91 a 1880 m en otros lugares en que se registra fuera de Colombia.

Caracteres distintivos: Presenta el mayor número de radios tanto en AD (90-95) como en AA (70 a 76) dentro de las especies del género conocidas del Caribe. Lado ocular del cuerpo de color café oscuro, con lunares grandes en la AD y la AA pudiendo ser indiferenciados. AC con o sin dos puntos grandes, si están presentes uno al lado del otro, separados por el radio medio. En la Tabla 2 se presenta información de contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Ambas costas de la Florida, norte del Golfo de México, Grandes Antillas, Barbados, Mar Caribe en Honduras, Nicaragua, Colombia y Venezuela.

Citharichthys gymnorhinus Gutherz & Blackman, 1970 **Fig. 8**

Referencias: **Boschung** (1992), **Cervigón** (1996), **Robins et al.** (1986), **Topp & Hoff** (1972).

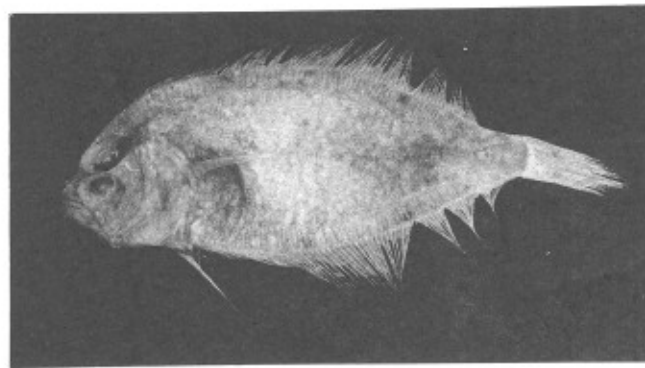


Figura 7. *Citharichthys dinoceros*, INVEMAR-PEC 3248, 94 mm LT, Golfo de Salamanca (SM).

Tabla 1. Caracteres merísticos y morfométricos de *Ancylosetta cycloidea*, *A. kumperae*, *Cyclosetta chittendeni*, y *C. fimbriata* del Caribe colombiano. SL expresada en mm; los caracteres del 8 al 15 expresados en porcentajes relacionados a la HL y los caracteres del 17 al 29 en relación a la SL.

		<i>Ancylosetta cycloidea</i>		<i>Ancylosetta kumperae</i>		<i>Cyclosetta chittendeni</i>		<i>Cyclosetta fimbriata</i>	
		Rango	Promedio						
N		4		1		1		1	
1.	AC	17	17.00	17		17		17	
2.	AD	62 - 64	62.67	81		85		82	
3.	AA	46 - 50	48.00	62		65		65	
4.	APcc	9 - 10	9.75	11		13		10	
5.	APco	10	10.00	11		16		12	
6.	LL	64 - 73	68.50	86		76		70	
7.	Br	3 o 4 + 6 o 7	3.25 + 6.5	2 + 7		3+8		4 + 9	
8.	OPUL	51.53 - 55.95	53.19	62.90		60.10		26.93	
9.	SNL	9.58 - 12.77	11.61	16.84		21.25		9.79	
10.	UJL	43.31 - 49.56	45.98	43.07		49.93		23.45	
11.	OPLL	55.45 - 74.28	63.50	59.91		59.79		26.51	
12.	CD	25.16 - 33.88	29.95	29.00		43.64		18.49	
13.	ED	34.97 - 37.85	36.65	23.88		19.40		10.46	
14.	MA	37.50 - 45.59	40.69	41.58		55.39		24.00	
15.	POL	46.89 - 49.51	48.18	59.49		60.93		25.96	
16.	SL	55.52 - 116.21	73.87	184.20		78.10		158.95	
17.	HL	29.48 - 35.78	32.70	25.46		29.10		45.57	
18.	HW	32.44 - 35.17	33.43	30.46		31.66		53.72	
19.	DBL	93.49 - 95.82	94.29	90.77		96.90		150.65	
20.	PAL	29.55 - 37.23	24.09	24.70		30.41		45.52	
21.	TKL	70.42 - 72.95	71.76	75.24		73.10		116.28	
22.	BD	49.48 - 57.76	52.95	51.14		46.35		68.75	
23.	PA	2.95 - 6.93	2.47	5.86		3.33		6.88	
24.	ABL	66.48 - 72.28	69.15	68.84		75.79		110.21	
25.	CFL	21.80 - 25.49	24.44	15.91		19.78		30.47	
26.	LPco	19.37 - 22.37	20.59	14.71		14.15		30.14	
27.	PDL	4.65 - 8.09	6.21	4.89		2.88		3.80	
28.	LHL	24.42 - 28.26	26.08	20.47		23.15		35.98	
29.	ED	11.11 - 12.82	11.97	6.08		5.65		10.46	

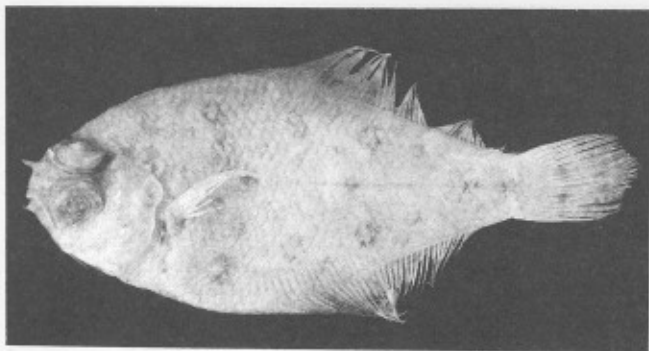


Figura 8. *Citharichthys gymnorhinus*, INVEMAR-PEC 1626, 51.5 mm LT, Bahía Chengue (PT).

Batimetría: Entre 20 y 40 m para Colombia; entre 37 y 139 m en otras localidades.

Localidades: Bahía Chengue, PT.

Caracteres distintivos: En los machos se observa un gran número de proyecciones óseas espinosas en el rostro y alrededor de las órbitas; en los ejemplares grandes de una a cuatro espinas grandes cerca de las órbitas, unas diez menores peribucales por encima del maxilar y una en la mandíbula inferior. En los ejemplares pequeños estas proyecciones óseas son menos conspicuas. En la Tabla 2 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Desde las Bahamas, los cayos de la Florida y la costa norte del Golfo de México (EU) por todo el mar Caribe, incluyendo la costa norte de América del Sur, hasta las Guayanas. En aguas colombianas se ha encontrado para SM.

Citharichthys macrops Dresel, 1885 **Fig. 9**

Referencias: Boschung (1992), Garzón-Ferreira (1989), Gutherz (1967).

Batimetría: 9 a 91 m.

Localidad: Bahía Portete, G.

Caracteres distintivos: El cuerpo y las aletas cubiertos fuertemente por puntos y manchas oscuros de diferentes tamaños. Los primeros radios de la AD son ligeramente más largos que los otros radios anteriores y particularmente separados de estos. En la Tabla 2 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Atlántico Sur y costas del Golfo de México (EU). Para Colombia sólo se le ha registrado en G.

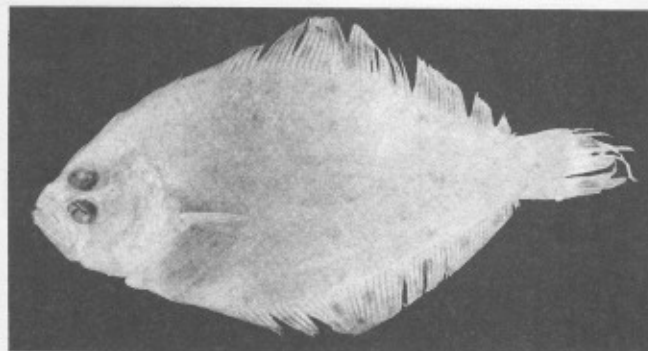


Figura 9. *Citharichthys macrops*, INVEMAR-PEC 1513, 72 mm LT, Bahía Portete (G).

Comentario: Se hace importante coleccionar y examinar más material del Caribe sur, dada la clara distribución disyunta de la especie.

Citharichthys minutus Cervigón, 1982 **Fig. 10**

Referencias: Garzón-Ferreira (1989), Cervigón (1996).

Batimetría: 0 a 3 m.

Localidad: Bahía Portete, G.

Caracteres distintivos: Origen de la AD situado aproximadamente al nivel del borde anterior del ojo. Las escamas del lado ocular finamente ctenoides y las del lado ciego cicloides. La APvc más larga que APvo y el origen de la base de APvc situado por delante de la APvo. Posee dientes pequeños puntiagudos en ambas mandíbulas. En la Tabla 3 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: En Venezuela y en Bahía Portete, G, en aguas colombianas.

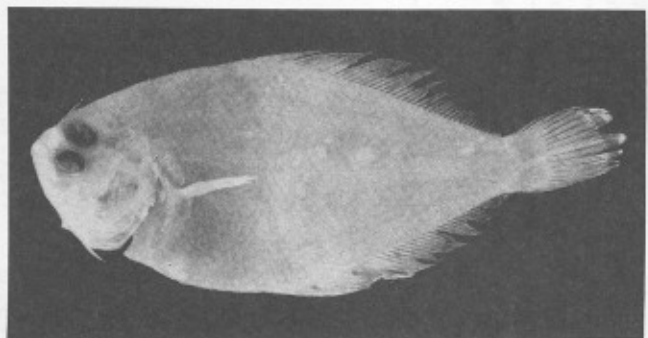


Figura 10. *Citharichthys minutus*, INVEMAR-PEC 1512, 40 mm LT, Bahía Portete (G).

Tabla 2. Caracteres merísticos y morfométricos de *Citharichthys cornutus*, *C. dinocerus*, *C. gymnorhinus* y *C. macrops* del Caribe colombiano. SL expresada en mm; los caracteres del 8 al 15 expresados en porcentajes relacionados a la HL y los caracteres del 17 al 29 en relación a la SL.

		<i>Citharichthys cornutus</i>		<i>Citharichthys dinocerus</i>		<i>Citharichthys gymnorhinus</i>		<i>Citharichthys macrops</i>	
		Rango	Promedio						
N		7		1		1		1	
1.	AC	17	17.00	17		17		17	
2.	AD	79-83	79.29	92		71		83	
3.	AA	62-66	64.14	75		55		61	
4.	APcc	6-10	7.00	8		5		9	
5.	APco	10-12	11.14	11		8		10	
6.	LL	38-44	41.86	69		36		42	
7.	Br	4 o 5 + 12 o 13	5.42 + 14	0 + 10		5 + 10		5 + 15	
8.	OPUL	55.42 - 60.48	58.52	48.06		57.16		43.14	
9.	SNL	13.03 - 19.84	17.25	17.17		19.02		20.93	
10.	UJL	45.72 - 48.83	47.65	45.04		42.32		47.09	
11.	OPLL	58.69 - 63.25	67.05	61.51		54.28		47.67	
12.	CD	22.42 - 25.21	26.47	31.67		22.51		22.67	
13.	ED	39.66 - 44.35	42.21	33.90		39.88		27.33	
14.	MA	39.45 - 44.17	42.38	38.01		37.70		37.21	
15.	POL	38.14 - 44.79	41.40	51.03		43.89		53.49	
16.	SL	46.68 - 61.83	55.87	77.63		41.81		59.70	
17.	HL	28.63 - 31.41	30.31	29.49		27.41		28.81	
18.	HW	33.69 - 39.61	38.13	31.32		34.66		28.98	
19.	DBL	93.3 - 97.43	95.95	94.55		96.89		93.30	
20.	PAL	29.05 - 32.42	30.97	27.36		31.14		30.32	
21.	TKL	69.15 - 76.03	73.56	71.65		71.30		70.69	
22.	BD	42.19 - 48.27	46.02	40.59		47.74		47.40	
23.	PA	3.59 - 5.24	4.22	1.66		5.57		2.85	
24.	ABL	69.64 - 74.89	71.92	70.35		70.46		71.19	
25.	CFL	19.14 - 24.29	22.41	22.21		24.68		23.62	
26.	LPco	22.07 - 23.23	20.75	19.04		21.22		16.42	
27.	PDL	3.27 - 4.58	3.76	1.79		3.35		4.19	
28.	LHL	22.33 - 26.49	24.98	22.98		21.96		20.94	
29.	ED	11.35 - 13.45	12.80	10.00		10.93		7.87	

Comentarios: Los dos ejemplares observados presentan un número más elevado de radios en la AD (75 a 76), en comparación con los ejemplares registrados de Venezuela (69 a 74). Sucede igual en la AA, los colombianos con más radios (58 y 59) que los venezolanos (54 a 56).

***Citharichthys spilopterus* Günther, 1862 Fig. 11**

Referencias: Boschung (1992), Cervigón (1996), Dahl (1971), Gutherz (1967), Palacio (1974), Robins *et al.* (1986), Valdez & Aguilera (1987).

Batimetría: Entre 0 y 75 m.

Coordenadas y localidades: Río Buritaca, oriente del PT; 9° 38'- 41' N, 75° 44'- 46' W, SE Isla Ceycen, CR. SM.

Caracteres distintivos: Se hace indispensable seguir el conjunto de caracteres contables y medibles para identificar la especie: AD con 76 a 81 radios, AA con 57 a 62 radios y los presentados en la Tabla 3.

Distribución geográfica: Costas del Atlántico y del Golfo de México (EU), Indias Occidentales, Mar Caribe, Atlántico suramericano hasta Brasil. En aguas colombianas en la G, Pa, SM, CR y U.

***Citharichthys valdezi* Cervigón, 1986 Fig. 12**

Referencias: Cervigón (1996), Garzón-Ferreira (1989)

Batimetría: 0 a 40 m.

Localidad: Bahía Portete, G.

Caracteres distintivos: Sólomente el rostro y el maxilar están desprovistos de escamas ctenoides, pues en general tanto la cabeza como el cuerpo a ambos lados se encuentra cubiertos por escamas. El primer radio de la APc es muy pequeño, alcanzando a ser menor que la mi-

tad del segundo. En la Tabla 3 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Conocida del Golfo de Venezuela y de la Bahía de Portete, G, en Colombia.

Comentarios: Aunque la mayoría de los caracteres merísticos y morfométricos concuerdan con los presentados por Cervigón (1996), los ejemplares de esta especie colectados en Colombia se diferencian morfométricamente por sus menores tallas (68 a 84 mm de LT en los ejemplares observados y 31.7 a 161 mm en Venezuela), y merísticamente por tener un mayor número de radios en la AD (78 a 86 en nuestro caso y 77 a 80 en ejemplares de Venezuela). En los ejemplares manipulados por nosotros se observaron al lado ciego unos filamentos sobresalientes que se desprendían del borde opercular. La especie debe ser redescrita con el fin de decidir la importancia de las diferencias detectadas en el material colombiano y la serie tipo.

***Cyclosetta chittendeni* Bean, 1895 Fig. 13**

Referencias: Boschung (1992), Cervigón (1996), Gutherz (1967), Palacio (1974), Randall & Vergara (1978), Robins *et al.* (1986), Uyeno *et al.* (1983), Valdéz & Aguilera (1987).

Batimetría: 6 a 137 m.

Localidad: SM, CR, IS, U.

Caracteres distintivos: Bloque oscuro bajo la APco, tres manchas oscuras en la AD que poseen un anillo claro en su interior, dos en la AA y sólomente tres en la AC. En la Tabla 1 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

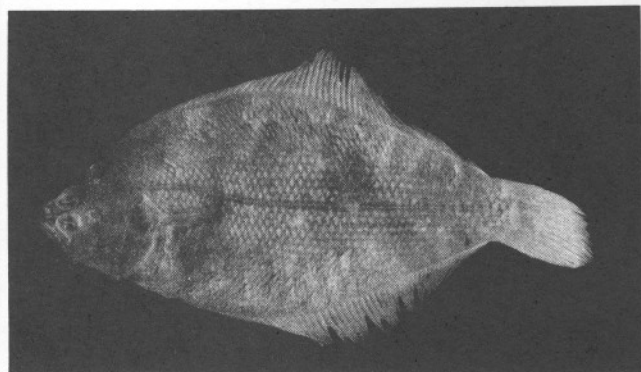


Figura 11. *Citharichthys spilopterus*, INVEMAR-PEC 1814, 122 mm LT, Cienaga Grande de Santa Marta (SM).

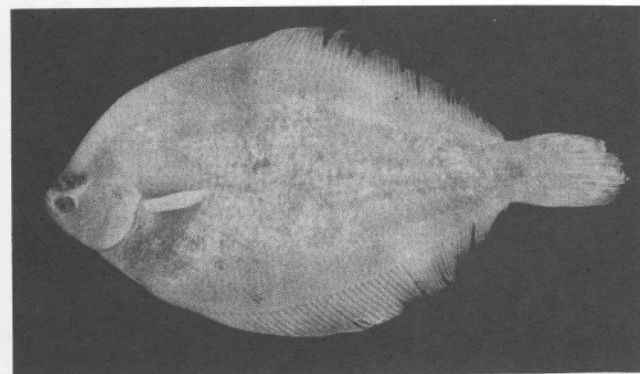


Figura 12. *Citharichthys valdezi*, INVEMAR-PEC 1514, 122 mm LT, Bahía Portete (G).

Tabla 3. Caracteres merísticos y morfométricos de *Citharichthys minutus*, *C. spilopterus* y *C. valdezi* del Caribe colombiano. SL expresada en mm; los caracteres del 8 al 15 expresados en porcentajes relacionados a la HL y los caracteres del 17 al 29 en relación a la SL.

		<i>Citharichthys minutus</i>		<i>Citharichthys spilopterus</i>		<i>Citharichthys valdezi</i>	
		Rango	Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio
N		7		6		3	
1.	AC	17	17	17	17	17	17
2.	AD	75 - 76	75.5	76 - 81	79	75 - 82	79.67
3.	AA	58 - 59	58.5	57 - 62	59.67	60 - 66	64.00
4.	APcc	8	8	8 - 9	8.17	9	9.00
5.	APco	8 - 9	8.5	8 - 10	9.33	9 - 10	9.33
6.	LL	36 - 38	37	37 - 46	40.33	44 - 45	44.33
7.	Br	4 + 7	4 + 7	4 o 5 + 7 a 10	4.66 + 8.33	4 + 8	4 + 8
8.	OPUL	51.29 - 55.84	53.57	45.31 - 55.45	50.26	59.55 - 65.64	61.81
9.	SNL	12.73 - 13.30	13.02	12.20 - 17.29	14.23	6.74 - 10.64	8.44
10.	UJL	34.23 - 34.69	34.47	37.52 - 47.72	39.85	23.70 - 26.90	25.83
11.	OPLL	45.99 - 60.74	53.37	48.69 - 55.07	52.51	52.76 - 58.25	55.93
12.	CD	21.61 - 22.99	22.30	18.28 - 30.77	24.09	16.55 - 21.17	18.33
13.	ED	28.85 - 29.45	29.16	18.69 - 31.04	26.16	25.60 - 29.51	27.97
14.	MA	27.77 - 29.67	28.73	30.15 - 39.03	34.20	19.71 - 22.95	21.46
15.	POL	55.25 - 59.17	57.22	52.70 - 66.6	59.15	62.83 - 67.77	64.64
16.	SL	29.05 - 32.23	30.71	41.4 - 128.65	66.62	71.32 - 101.1	84.24
17.	HL	26.55 - 26.64	26.54	27.01 - 29.73	28.58	20.06 - 22.67	21.46
18.	HW	27.76 - 31.15	29.39	21.68 - 29.47	26.08	24.69 - 27.84	26.39
19.	DBL	94.75 - 99.52	97.14	94.71 - 97.07	95.67	95.86 - 96.26	96.00
20.	PAL	31.30 - 32.70	32.01	16.99 - 30.37	22.47	19.98 - 23.63	21.24
21.	TKL	73.68 - 76.04	74.87	69.92 - 78.02	74.20	79.26 - 81.42	80.17
22.	BD	46.00 - 47.31	46.66	41.27 - 48.13	44.97	53.65 - 55.07	54.35
23.	PA	4.21 - 4.72	4.47	3.53 - 7.08	4.88	3.45 - 5.60	4.41
24.	ABL	67.82 - 69.61	68.72	72.04 - 81.15	75.24	77.38 - 82.82	80.65
25.	CFL	24.73 - 25.56	25.15	20.85 - 26.05	24.18	23.87 - 24.16	24.07
26.	LPco	16.92 - 17.25	17.09	14.32 - 17.26	15.71	15.77 - 16.97	16.30
27.	PDL	4.43 - 4.52	4.48	3.53 - 6.44	5.00	3.25 - 3.79	3.47
28.	LHL	18.94 - 20.69	19.82	18.93 - 22.34	20.66	77.24 - 79.94	78.17
29.	ED	7.66 - 7.81	7.74	5.05 - 8.84	7.50	5.77 - 6.38	5.99

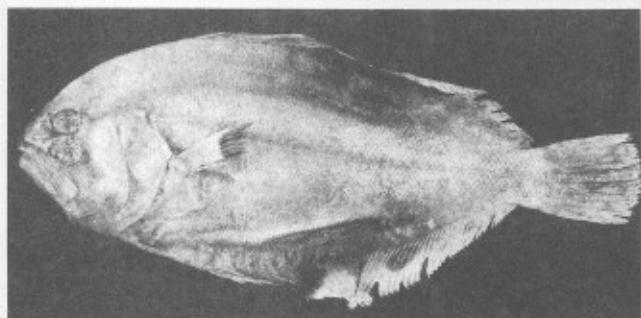


Figura 13. *Cyclopsetta chittendeni*, INVEMAR-PEC 1889, 300 mm LT, Bahía Chengue (SM).

Distribución geográfica: Golfo de México, Mar Caribe en Colombia y Venezuela, costas del Atlántico de Sur América hasta Brasil. En Colombia registrada para la G y SM.

Comentario: Se observó que la mandíbula superior es más larga que la inferior.

Cyclopsetta fimbriata (Goode & Bean, 1885) **Fig. 14**

Referencias: Gutherz (1967), Potts & Ramsey (1987), Robins *et al.*, (1986), Topp & Hoff (1972).

Batimetría: 18-229 m.

Localidad: Bahía de Gaira (SM).

Caracteres distintivos: Cinco bloques negros, dos en la AD, dos en la AA y el quinto en el centro de la AC, este último acompañado de tres más pequeños en el borde distal de la aleta. La APco con el margen distal truncado presentando sobre el una porción oscura. En la Tabla 1 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Carolina del Norte a Texas (EU), Antillas Mayores, Mar Caribe desde Honduras a Tri-

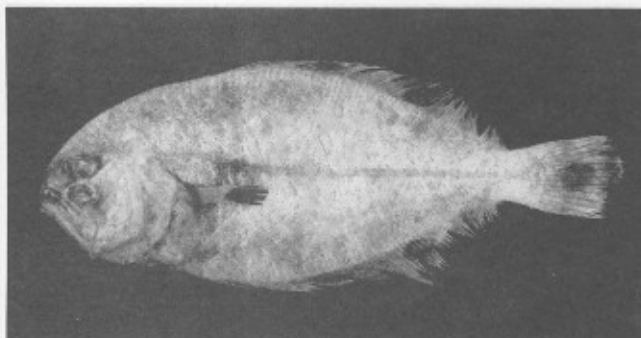


Figura 14. *Cyclopsetta fimbriata*, MM-PEC 1150, 190 mm LT, Cabo de la Vela (G).

nidad, costas del Atlántico de Sur América hasta la Guyana. En el Caribe colombiano en SM.

Comentario: El ejemplar observado presenta el primer radio de la AD prolongado y separado de los demás radios de la aleta.

Etropus crossotus Jordan & Gilbert

Fig. 15

Referencias: Boschung (1992), Cervigón (1996), Dahl (1971) (como *Citharichthys crossotus*), Gutherz (1967), Hensley (1995), Leslie & Stewart (1986), Robins *et al.* (1986), Topp & Hoff (1972), Uyeno *et al.* (1983) (como *Etropus intermedius*), Valdéz & Aguilera (1987).

Batimetría: 9 a 64 m.

Coordenadas y localidad: 9° 41'N 75°46'W a 9°38'N 75°44.5'W SE de Ceypén, IS.

Caracteres distintivos: El alto del cuerpo es más o menos la mitad de la LS. Al parecer es la única especie dentro del género que carece de escamas accesorias situadas sobre las principales. En la Tabla 4 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: En el Atlántico occidental de la Bahía de Chesapeake hasta Río de Janeiro (Brasil), incluyendo el noreste del Golfo de México. Conocida también del Pacífico americano. En aguas marinas colombianas solamente se le ha encontrado en SM e IS.

Comentarios: En otros trabajos MA varía entre 18 y 27 % de HL, ED entre 22 y 30 % de HL, BD entre 53 y 60 % de SL, HL entre 19 y 24 % de SL, mientras que en nuestro caso esas medidas variaron entre 32 y 35 %, 27 y 29 %, 46 y 52 %, 25 y 27 % respectivamente. Es aparente, entonces, que existen varias subespecies o especies sibilinas cobijadas bajo este nombre específico.

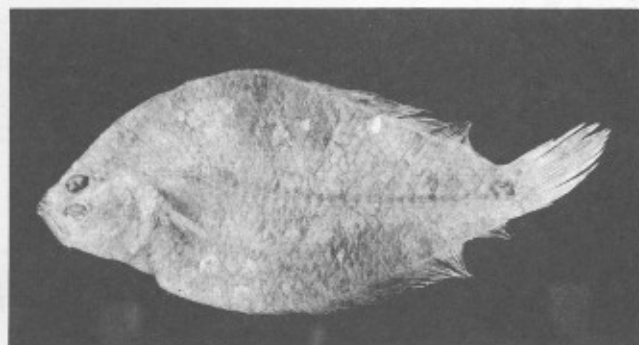


Figura 15. *Etropus crossotus*, INVEMAR-PEC 3249, 70 mm LT, SE Ceypén (IS).

Gastropsetta frontalis Bean, 1895 **Fig. 16**

Referencias: **Boschung** (1992), **Cervigón** (1996), **Gutherz** (1967), **Robins et al.** (1986), **Topp & Hoff** (1972).

Batimetría: 35 a 183 m.

Caracteres distintivos: Los primeros radios de la aleta dorsal se prolongan, el perfil dorsal de la cabeza es regularmente convexo. Sobre el arco de la LL del lado ocular presenta un ocelo grande y en la parte media posterior separados por la LL ubicados verticalmente otros dos ocelos grandes.

Distribución geográfica: Desde Carolina del Norte (EU) hasta el N de América del Sur. Para Colombia en aguas de la G (Baruque, 1978).

Comentario: El ejemplar en que se basa el registro, claramente identificado originalmente, se perdió en el traslado de la colección del Museo del Mar de la Universidad Jorge Tadeo Lozano a la del INVEMAR.

Paralichthys tropicus Ginsburg, 1933 **Fig. 17**

Referencias: **Cervigón et al.** (1992), **Cervigón** (1996), **Gutherz** (1967), **Randall** (1968), **Uyeno et al.** (1983).

Batimetría: 77 m.

Localidad: Golfo de Salamanca, SM.

Caracteres distintivos: Presenta el mayor número escamas perforadas en la LL entre las especies de esta familia de la región. AC convexa. Cuerpo y aletas con muchas manchas café con apariencia de puntos. En la Tabla 2 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

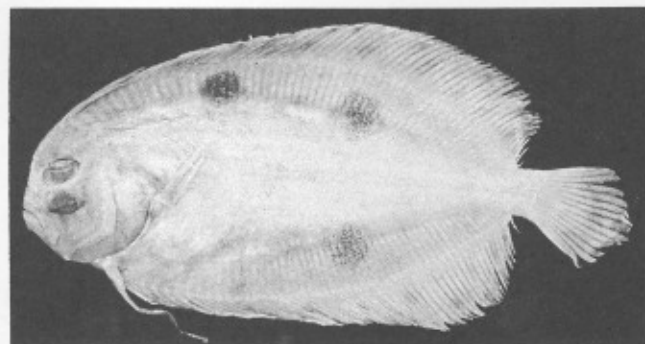


Figura 16. *Gastropsetta frontalis*, USNM 00286096, 192 mm LT, frente a Venezuela.

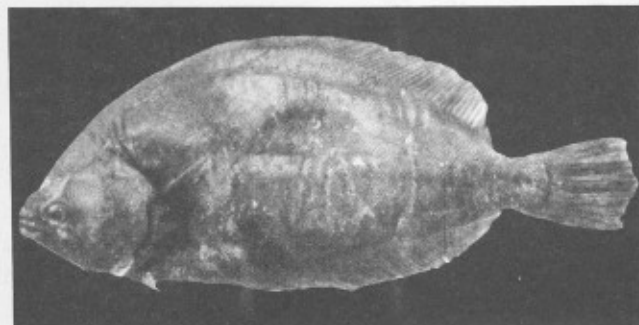


Figura 17. *Paralichthys tropicus*, INVEMAR-PEC 3250, 387 mm LT, Golfo de Salamanca (SM).

Distribución geográfica: Panamá hasta Surinam en fondos someros de sustrato blando hasta unos 185 m de profundidad.

Comentario: La gran talla, 405 mm de SL, en el ejemplar observado confirma que dentro de esta familia es la especie más grande en la región, haciéndose importante a nivel pesquero al menos en teoría. Sin embargo, no parece ser una especie ni frecuente ni abundante en Colombia.

Syacium gunteri Ginsburg, 1933 **Fig. 18**

Referencias: **Boschung** (1992), **Cervigón** (1996), **Fraser** (1971), **Gutherz** (1967), **Palacio** (1974), **Robins et al.**, (1986), **Topp & Hoff** (1972), **Valdéz & Aguilera** (1987).

Batimetría: 9 a 125 m para el material colombiano.

Coordenadas y localidades: 9° 38-44.5'N 75°44-46'W a 9°38'N 75°44.5'W, SE de Ceycén, 9°56-57'N 75°53-57'W IS.

Caracteres distintivos: Con una mancha oscura algo difusa antes del pedúnculo caudal al lado ocular. En los machos se observa un prolongamiento del primer radio de la APco. En la Tabla 4 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Florida a Texas (EU), Jamaica, Puerto Rico, Islas Vírgenes, sur del Caribe desde Panamá hasta Venezuela, costa atlántica de Sur América hasta la Guayana Francesa. En Colombia prácticamente toda la costa: G, SM, CR, IS y U.

Syacium micrurum Ranzani, 1840 **Fig. 19**

Referencias: **Böhlke & Chaplin** (1968), **Boschung** (1992), **Fraser** (1971), **Gutherz** (1967), **Palacio** (1974), **Robins et al.** (1986).

Batimetría: 40 a 50 m para el material colombiano y de 0 a 412 m en otros lugares en que se ha registrado.

Localidades: Neguange, PT.

Caracteres distintivos: Sobre la AC presenta un ocelo grande en el centro, con seis puntos más pequeños dispuestos alrededor en medialuna, un ocelo oscuro grande sobre el quiebre de la LL bajo el extremo de la APco y una mancha grande antes del pedúnculo caudal. Se disponen de 6 a 8 manchas pequeñas a lo largo de la AD y la AA. Además, a lo largo del cuerpo en el lado ocular se observan puntos oscuros pequeños dispersos sin uniformidad. En la Tabla 4 se presenta información sobre contajes y medidas del material examinado.

Distribución geográfica: Costa Atlántica de la Florida, Golfo de México, Bahamas, Mar Caribe, Antillas, costas del Atlántico suramericano hasta Río de Janeiro, África tropical occidental. En aguas colombianas se ha encontrado en G, SM, C, IS y U.

Comentario: En tallas adultas presentan líneas verticales oscuras en la zona interorbital.

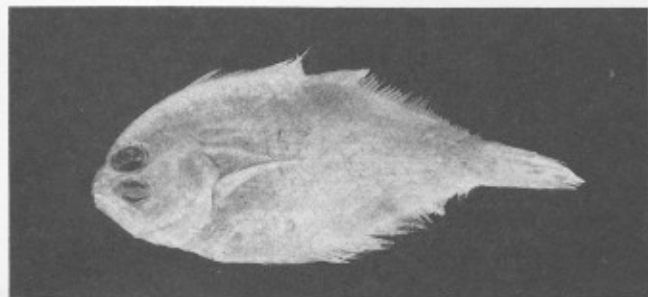


Figura 18. *Syacium gunteri*, INVEMAR-PEC 3254, 69 mm LT, Isla Tintipán (IS).

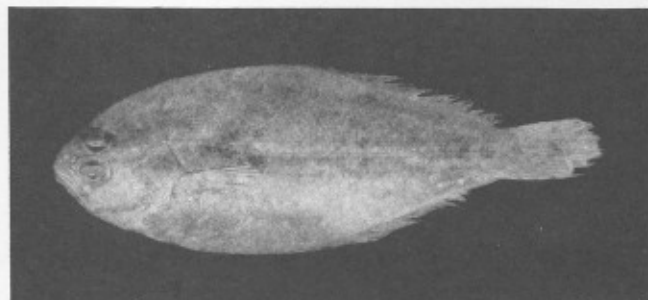


Figura 19. *Syacium micrurum*, INVEMAR-PEC 1902, 112 mm LT, Bahía Chengue (PT).

***Syacium papillosum* (Linnaeus, 1758) Fig. 20**

Referencias: Boschung (1992), Cervigón (1996), Dahl (1971), Fraser (1971), Gutherz (1967), Robins *et al.* (1986), Uyeno *et al.* (1983), Valdéz & Aguilera (1987).

Batimetría: 9 a 137 m.

Caracteres distintivos: El espacio interorbital es amplio, en los machos la APco se prolonga en un filamento, presenta una franja oscura en el extremo de la AC. Br pequeñas y robustas, presentan pocas (dos) en la rama superior.

Distribución geográfica: Se distribuye desde Bermuda, Carolina del Norte (EU) y el Golfo de México, Antillas, Mar Caribe, hasta Río de Janeiro, incluyendo la Isla de la Ascensión. Para Colombia fue registrada solamente de la G (Baruque, 1978), pero el material, originalmente depositado en el Museo del Mar de la UJTL, no llegó a la colección del INVEMAR.

Comentarios finales

La falta en la unificación de las descripciones de las especies de la familia Paralichthyidae distribuidas a lo largo del Atlántico occidental tropical y subtropical ha traído como consecuencia información bibliográfica contradictoria; esto hace pensar en la existencia de varios complejos de especies dentro de esta familia. Es así que se hace necesario coleccionar y revisar más material del Caribe, en particular de su región sur. Es el caso de *Citharichthys*, pues dentro de este género el 50% de las especies conocidas para Colombia presenta problemas merísticos y morfométricos que hacen desconfiable la identificación dentro de las referencias citadas para cada especie. Por ello se recomienda una redesccripción del género y de las especies en él incluidas.

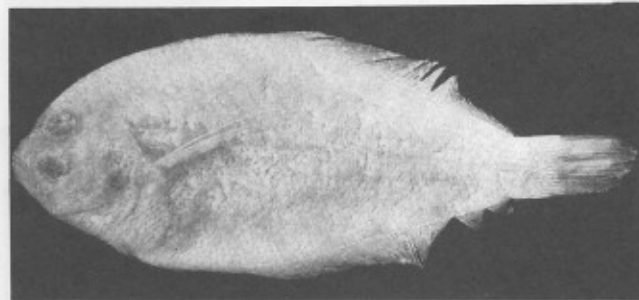


Figura 20. *Syacium papillosum*, USNM 00358613, 167 mm LT, Alabama, Golfo de México.

Tabla 4. Caracteres merísticos y morfométricos de *Etropus crossotus*, *Paralichthys tropicus*, *Syacium gunteri* y *S. micrurum* del Caribe colombiano. SL expresada en mm; los caracteres del 8 al 15 expresados en porcentajes relacionados a la HL y los caracteres del 17 al 29 en relación a la SL.

		<i>Etropus crossotus</i>		<i>Paralichthys tropicus</i>		<i>Syacium gunteri</i>		<i>Syacium micrurum</i>	
		Rango	Promedio			Rango	Promedio	Rango	Promedio
N		7		1		7		3	
1.	AC	17	17	15		16 - 17	16.71	17	17
2.	AD	78 - 81	79.71	80		76 - 83	81.00	86 - 89	88
3.	AA	61 - 63	61.71	61		63 - 68	64.57	69 - 72	70.67
4.	APcc	8	8.00	11		9	9.00	9 - 10	9.33
5.	APco	9 - 10	9.14	11		10 - 11	10.43	11	11
6.	LL	39 - 45	40.43	108		43-49	46.57	63 - 66	64
7.	Br	4 o 5 + 7 o 8	4.14 + 7.85	5 + 10		2 o 3 + 6 o 7	2.28 + 6.42	1 o 2 + 7 o 8	1.5 + 7.5
8.	OPUL	44.05 - 49.40	46.70	54.51		50.17 - 56.56	53.50	40.62 - 44.45	42.90
9.	SNL	12.13 - 15.17	13.87	19.77		11.11 - 12.82	11.99	19.24 - 19.95	19.71
10.	UJL	35.92 - 39.43	37.74	53.43		40.50 - 45.10	42.98	39.15 - 46.39	42.08
11.	OPLL	52.24 - 57.90	56.21	59.28		48.65 - 63.22	58.56	31.66 - 39.40	36.40
12.	CD	15.93 - 22.34	20.44	26.38		24.01 - 27.27	25.46	25.33 - 25.96	25.63
13.	ED	26.62 - 28.92	28.51	15.62		31.23 - 37.17	34.25	24.60 - 29.42	27.01
14.	MA	31.60 - 35.25	32.99	49.68		37.27 - 40.96	38.84	36.22 - 39.94	37.58
15.	POL	55.12 - 59.09	56.94	61.25		48.04 - 54.27	51.25	52.93 - 55.11	54.35
16.	SL	44.16 - 58.02	51.92	405.00		45.99 - 65.86	55.86	83.60 - 151.54	110.09
17.	HL	25.30 - 27.09	26.41	26.75		27.90 - 31.81	30.17	27.22 - 28.89	28.17
18.	HW	25.48 - 29.25	27.13	27.54		33.11 - 47.29	37.05	31.20 - 33.62	32.05
19.	DBL	93.43 - 96.86	94.82	88.40		94.40 - 97.12	95.76	92.53 - 93.35	93.04
20.	PAL	24.02 - 29.34	26.88	22.22		25.81 - 31.80	29.14	24.78 - 30.33	27.65
21.	TKL	73.74 - 78.15	75.68	73.09		70.97 - 73.86	72.54	73.57 - 74.8	74.37
22.	BD	46.42 - 51.70	48.93	42.96		43.66 - 48.14	45.90	40.10 - 40.61	40.44
23.	PA	2.65 - 4.79	3.65	1.77		2.95 - 6.36	4.57	3.86 - 5.29	4.49
24.	ABL	71.77 - 77.42	73.73	67.41		67.71 - 75.63	70.50	71.00 - 74.65	72.87
25.	CFL	21.17 - 24.82	23.31	18.37		21.08 - 22.23	21.62	18.29 - 20.87	19.52
26.	LPco	13.55 - 16.61	14.80	14.40		22.29 - 25.57	23.69	18.17 - 33.58	23.96
27.	PDL	3.70 - 5.75	4.48	4.04		4.11 - 5.77	5.01	4.22 - 4.76	4.58
28.	LHL	16.84 - 19.33	17.67	20.94		20.77 - 24.09	22.40	18.96 - 21.26	19.96
29.	ED	7.02 - 7.99	7.53	4.34		9.04 - 11.17	10.34	6.69 - 8.50	7.62

Etropus crossotus fue descrita originalmente para el Pacífico mexicano; así mismo, se le ha registrado en el Atlántico, desde Estados Unidos al Brasil, haciéndose necesario una comparación entre los individuos colectados en el Pacífico y en las costas del Atlántico, pues podría haber diferencias y tratarse de varias especies bajo el mismo nombre o existir una distribución disyunta.

Finalmente, es importante destacar la presencia de *Ancylopsetta cycloidea* en el Caribe colombiano, pues es un nuevo registro para esas costas. En cambio, se hace imperioso reconfirmar el estatus de *C. arenaceus*, *C. macrops*, *C. minutus*, *C. valdezi*, *E. crossotus* y *S. papillosum*, pues por razones geográficas o morfológicas su presencia en aguas colombianas no está clara. Dicha labor se debe adelantar contando con suficiente material comparativo.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo económico de INVEMAR y el Ministerio del Medio Ambiente, con la colaboración de COLCIENCIAS y el BID, en el marco del proyecto código 2105-13-079-97. Los doctores N.H. Campos y R. Lemaitre fueron fundamentales para la obtención del material del proyecto CIOH-INVEMAR-Smithsonian Institution. Luz Stella Mejía y Jeff Clayton obtuvieron las imágenes de los ejemplares del USNM. Fernando Parra prestó su colaboración cartográfica. Contribución 638 del INVEMAR y contribución 174 del Programa de Posgrado en Biología Marina de la Universidad Nacional de Colombia.

Bibliografía

- Amaoka, K.** 1969. Studies on the sinistral flounders found in the waters around Japan, taxonomy, anatomy and phylogeny. *J. Shimonoseki Univ. Fish.* 18(2): 1-340.
- Ahlstrom, E.H., K. Amaoka, D.A. Hensley, H.G. Moser & B. Sumida.** 1984. Pleuronectiformes: development. *Am. Soc. Ichthyol. Herp. Spec. Publ.*, 1: 640-670.
- Baruque, E.** 1978. Peces marinos colectados en la Península de la Guajira. Tesis de Biólogo Marino. Univ. Jorge Tadeo Lozano (Colombia). 79 p.
- Böhlke, J.E. & C.C.G. Chaplin.** 1968. Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters. Livingston, Wynnewood (EU). 771 p.
- Boschung, H.T.** 1992. Catalogue of freshwater and marine fishes of Alabama. *Bull. Alabama Mus. Nat. Hist.*, 14: 1-266.
- Cervigón, F.** 1996. Los peces marinos de Venezuela. 2a. ed. *Fund. Cient. Los Roques, Caracas*. 4: 254 p.
- Cervigón F., R. Cipriani, W. Fischer, L. Garibaldi, M. Hendrickx, A.J. Lemus, R. Márquez, J.M. Poutiers, G. Robaina & B. Rodríguez.** 1992. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de sur América. Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. FAO, Roma. 513 p.
- Chapleau, F.** 1993. Pleuronectiform relationships: a cladistic reassessment. *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 516-540.
- Dahl, G.** 1971. Los peces del norte de Colombia. INDERENA, Bogotá. 391 p.
- Fraser, T.H.** 1971. Notes on the biology and systematics of the flatfish genus *Syacium* (Bothidae) in the Straits of Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 21(2): 491-509.
- Garzón-Ferreira, J.** 1989. Contribución al conocimiento de la ictiofauna de Bahía Portete, Departamento de la Guajira, Colombia. *Trianea*, 3: 149-172.
- Guthertz, E.J.** 1967. Field guide to the flatfishes of the family Bothidae in the western North Atlantic. *Fish Wildl. Serv. Circ.*, 263: 1-47.
- Hensley, D.A.** 1995. Paralichthyidae: 1349-1380. En: Fischer, W. F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niemi (Eds.) Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. III. Vertebrados - Parte 2. FAO, Roma. 1201-1813 p.
- Hensley, D.A.** 1997. An overview of the systematics and biogeography of the flatfishes. *J. Sea Res.*, 37: 187-194.
- Leslie, A.J. & D.J. Stewart.** 1986 Systematics and distributional ecology of *Etropus* (Pisces, Bothidae) on the Atlantic coast of the United States with description of a new species. *Copeia*, 1986 (1): 140-156.
- Nelson, J.S.** 1994. Fishes of the world. 3a. Ed. Wiley, Nueva York, 600 p.
- Munroe, T.** 1998 Systematics and ecology of tonguefishes of the genus *Symphurus* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes) from the western Atlantic ocean. *Fish. Bull.*, 96(4): 1-182.
- Palacio, F.J.** 1974. Peces colectados en el Caribe colombiano por la Universidad de Miami. *Bol. Mus. Mar.*, 6: 1-137.
- Potts, D.T. & J.S. Ramsey.** 1987. A preliminary guide to demersal fishes of the Gulf of Mexico continental slope (100 to 600 fathoms). Auburn Univ, Mobile (EU). 95 p
- Randall, J.E.** 1968. Caribbean reef fishes. TFH, Hong Kong. 318 p.
- Randall, J.E. & R Vergara R.** 1978. Bothidae. En: Fischer, W. (Ed.) FAO species identification sheets for fishery purposes, Western central Atlantic Fishing Area 31. Vol I. FAO, Roma.
- Reyes J.O. y G.R. Navas,** 2000. El escáner convencional, una herramienta útil para la catalogación de organismos marinos. *Bol. Invest. Mar. Cost.* En prensa.
- Robins, C.R., G.C. Ray & J. Douglass.** 1986. Field guide to Atlantic coast fishes of North America. Houghton Mifflin, Boston. 354 p.
- Top, R.W. & F.H. Hoff.** 1972. Flatfishes (Pleuronectiformes). *Mem. Hourglass Cruises*, 4(2): 1-134.
- Uyeno, T., K. Matsuura & E. Fujii (Eds.)** 1983. Fishes trawled off Suriname and French Guiana. *Japan Mar. Fish. Resource Res. Cent.*, Tokio. 520 p.
- Valdéz, J. & O. Aguilera.** 1987. Los peces del Golfo de Venezuela. CONICIT, Caracas. 215 p.