

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

LA ACADEMIA ES ORGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXIV

MARZO DE 2000

NUMERO 90

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DIAZ-PIEDRAHITA



CONTENIDO - CONTENTS

Pág.

Pág.

Antropología (Anthropology)

- Medicina tradicional de la mujer Inga
(Traditional medicine of Inga women)
Clara Giraldo-Tafur..... 5

Botánica (Botany)

- El género *Hebeclinium* (Asteraceae, Eupatorieae)
en Colombia
(The genus *Hebeclinium* [Asteraceae, Eupatorieae]
in Colombia)
Santiago Díaz-Piedrahita & Gina Paola Méndez..... 25
- Una nueva especie de *Condylopodium*
(Asteraceae, Eupatorieae) de Colombia
(A new species of *Condylopodium*
[Asteraceae, Eupatorieae] from Colombia)
Santiago Díaz-Piedrahita & Gina Paola Méndez..... 45

Una nueva especie de *Aristolochia*

- (Aristolochiaceae) de Colombia
(A new species of *Aristolochia* [Aristolochiaceae]
from Colombia)
Favio González..... 51

Ecología (Ecology)

- Una nueva especie colombiana de *Chondrorhyncha*
(Orchidaceae)
(A new species of the genus *Chondrorhyncha* [Orchidaceae])
Pedro Ortiz V...... 57

**Geoestadística: Una herramienta para la modelación
en estuarios**

- (Geostadistics: and aid for modeling in estuaries)
*Ramón Giraldo H., Walberto Troncoso,
José E. Mancera P. & Néstor Méndez H.*..... 59

**Estudio limnológico del embalse de El Guavio (Colombia)
(Limnological study of the reservoir of El Guavio [Colombia])**

- Gabriel Roldán, Amparo Bohórquez, Ramiro Cataño &
Jorge I. Ardila*..... 73

**Notas sobre la ecología reproductiva de *Agalychnis
spurrelli* (Anura: Hylidae) en una población de****Anchicayá, Pacífico Colombiano**

- (Notes on the reproductive ecology of *Agalychnis
spurrelli* [Anura: Hylidae] in a population from
Anchicayá, Chocoan Colombia)

- Fernando Vargas, María Eugenia Bolaños-L. &
Harold Berrio-B.* 85

Matemáticas (Mathematics)

- The Stone-Čech compactification in the category
of sheaves of sets
(El compactado de "Stone-Čech" en la categoría de
haces de conjuntos)

- Clara M. Neira & Januario Varela* 101

Micología (Micology)

- Un nuevo género de uredinales sobre filices, con
implicaciones taxonómicas sobre todo el orden
(A new genus of Uredinales on ferns, with taxonomic
implications for the order)

- Pablo Buriticá & Paola A. Rodríguez* 111

Paleontología (Paleontology)

- Un nuevo Mylodontinæ (Xenarthra, Tardigrada)
en la fauna de La Venta, Miocene de Colombia.
El estado actual de la familia Orophodontidæ
(A new Mylodontinæ [Xenarthra, Tardigrada] from
the Miocene, La Venta of Colombia: the current state
of the family Orophodontidæ)

- Carlos Villarroel A.* 117

Zoología (Zoology)

- The relationships of an ensemble of guatemalan
and mexican frogs (*Eleutherodactylus:*
Leptodactylidae: Amphibia)

- (Los parentescos de un ensamble de ranas guatemaltecas y
mexicanas [*Eleutherodactylus: Leptodactylidae: Amphibia*])
John D. Lynch 129

- Vida Académica (Academic Life)** 157

- Constitución de la Academia (Members of the Academy)** ... 163

MEDICINA TRADICIONAL DE LA MUJER INGA

por

Clara Giraldo-Tafur*

Resumen

Giraldo-Tafur, C.: Medicina tradicional de la mujer inga. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 5-23, 2000. ISSN 0370-3908.

Los ingas mantienen viva una tradición médica cuya terapéutica curativa se basa en el uso de plantas. Hay evidencia de que han amalgamado a su medicina principios médicos hispánicos y de otras comunidades indígenas, así como el uso de plantas de diversas regiones del país y principalmente el intercambio con comunidades de la selva amazónica.

Se registran 119 plantas que sirven de base para la preparación de 149 remedios utilizados por las mujeres inga.

Palabras clave: Inga, etnomedicina, mujeres, plantas.

Abstract

The inga maintain alive a medical tradition whose therapeutics is based on the use of plants. There is evidence that they have incorporated into their medicine Hispanic medical principles and of other indigenous communities as well as the use of plants from other regions of Colombia, mainly by exchange with communities of the Amazonian jungle.

119 plants used by Inga women specialists in medicine are referenced as well as the preparation of 149 remedies used to solve health problems.

Key words: Inga, etnomedicine, women, plants.

Introducción

Al sudoccidente de Colombia, en el valle de Sibundoy, a una altura de 2.000 msnm viven los indígenas inga. Los ingas, sobretodo los mayores, habitan en las lomas, disper-

sos en casas rodeadas por las chagras que conforman 18 veredas. El resto de la población se concentra en la cabecera municipal de Santiago. El paisaje del valle de Sibundoy y de las lomas circundantes está dominado por potreros para la cría de ganado lechero y en algunas zonas se en-

* Antropóloga, Organización Yuluh Airú, Dirección: Av. Caracas No. 48-63. E-mail: jpinto@multi.net.co

cuentran extensos cultivos de maíz. Antiguamente la mayor parte del valle de Sibundoy estaba cubierto por bosques y por grandes pantanos con juncos, que durante este siglo, con el fin de ganar tierras cultivables, se les realizó un proceso de desecación. Hoy día encontramos algunos pocos dispersos (Bello, 1987). El área agrícola se concentra en el municipio de Santiago y Sibundoy donde hay un mayor porcentaje de asentamientos indígenas. Algunos ingas conservan aún la chagra tradicional (policultivo multiestrata) en tanto que otros han adoptado los monocultivos y la cría de ganado lechero. En las chagras a simple vista se nota un desorden de plantas y maleza, pero si se mira con detenimiento se observan diversas plantas comestibles entremezcladas con plantas medicinales. En las chagras tradicionales se cultivan el maíz (*Zea mays*), "la cuna" y "la tumaqueña" (araceas), la papa guasimba (*Systirinchium sp.*), la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), el frijol popayán (*Phaseolus sp.*), el chilacuán (*Carica pubescens*), las coles (*Brassica oleracea*), las habas (*Vicia faba*), las alverjas (*Pisum sativum*), la granadilla (*Passiflora ligularis*), las manzanas (*Malus pumila*), las ciruela reina claudia (*Bunchosia sp.*), duraznos (*Prunus persica*), achiras (*Canna indica*), tausos, curubas (*Passiflora mixta*), naranjillas (lulos) (*Solanum quitoense*), tomates de árbol (*Cyphomandra betacea*), uvillas (uchuvas) (*Physalis peruviana*), ají (*Capsicum annum*), motilón (*Heronima columbiana*), moquillo (*Saurauia scabra*), cebolla blanca (*Allium fistulosum*), limón (*Citrus limon*), naranja (*Citrus aurantium sinensis*), café (*Coffea sp.*), calabaza (*Cucurbita pepo*), maco, sachaburutu (*Phaseolus sp.*), chahuchilla, cidrayota (*Sechium edule*), remolacha (*Beta vulgaris*), lechuga (*Lactuca scariola*), cilantro (*Eryngium fetidum*), mora (*Rubus glaucus*), fresa (*Fragaria sp.*) y pera (*Pyrus communis*). En las chagras comerciales se siembra primero la papa para soltar la tierra y prepararla para los demás cultivos. Se cosecha la papa (*Solanum tuberosum*) y se siembra el maíz. Cuando éste crece se siembra el frijol. La mata de maíz sirve para sostenerlo. Siembran hortalizas, naranjilla (lulo), tomate de árbol, y repollo en producción continua. Los ingas que viven en las veredas por lo general mantienen el cultivo de "pancoger" y venden unos pocos productos en la cabecera municipal, como la papa y el frijol. Hay algunas mujeres mayores que venden los sayos (ruanas) y chumbes (fajas) a turistas ocasionales.

Así mismo, como una importante actividad económica figura el comercio de plantas, de productos medicinales como purgantes, jarabes, pomadas, riegos, etc. y la práctica de su medicina. En general venden sus productos en ciudades como Cali, Buenaventura, Bogotá, y Cúcuta entre otras. Desde el siglo XVI se denota un movimiento poblacional y hoy se constituye en una etnia que debido

a su amplia actividad itinerante tiene residencia urbana en Bogotá, Medellín, Cali, Barranquilla, Caracas, Maracaibo, y Ciudad de Panamá (Ramírez & Urrea, 1989).

Entre los ingas del municipio de Santiago, parteras, tocadoras y yerbateras solucionan algunos de los problemas de salud que se presentan en los niños, en estados del ciclo de vida femenino que requieren de cuidado especial como el embarazo, parto, puerperio, lactancia y enfermedades para las cuales encuentran solución en los remedios vegetales (ver tablas).

Aún cuando los ingas son reconocidos médicos tradicionales, existen pocas investigaciones de carácter etnobotánico y etnomédico en la región. Particularmente sobre la medicina tradicional practicada por las mujeres ingas existe un vacío bibliográfico. En las investigaciones realizadas con los indígenas ingas del valle de Sibundoy figuran Bristol (1965 y 1967) con sus trabajos sobre la etnobotánica de los Sibundoy y sobre el uso de *Banesteriopsis sp.* entre los Sibundoy; Guevara Corral (s.f.) realizó un análisis de las referencias conceptuales de la etnobotánica de los curanderos ingas; García-Barriga (1974, 1975) en su libro "Flora Medicinal de Colombia" considera los usos médicos de las plantas por parte de los ingas; Urrea & Barrera (1987) hacen una revisión general de los remedios botánicos y un modelo etnomédico ingano-kamsá; Pinzón & Garay (1989) elaboran un análisis sobre los taitas inganos e incluyen una lista de plantas sembradas en una huerta medicinal ingana; Ramírez de Jara & Urrea-Giraldo (1989) estudiaron la "Dinámica etnohistórica, sociodemográfica y presencia contemporánea del curanderismo ingano-Kamsá en las ciudades colombianas; Pinzón-Castaño & Ramírez de Jara (1991) discuten el shamanismo sibundoy y la cultura popular en Colombia.

Las Plantas medicinales

El uso de plantas medicinales como terapéutica curativa resulta del conocimiento del medio ecológico, de la capacidad simbólica que se tiene para volver el medio el escenario cultural, así como del intercambio de saberes y remedios debido a los procesos históricos y a los contactos culturales.

Durante el dominio de los españoles se dio un complejo proceso de integración de sistemas médicos. Los sistemas médicos indígenas correspondían como el sistema médico español a una determinada concepción del mundo, con unas prácticas socialmente validadas que fueron parcialmente adoptadas por ambas culturas.

Los españoles traían consigo médicos y remedios; contaban con el cuerpo teórico que explicaba el origen de la dolencia, el diagnóstico y la cura, resultado del momento científico y técnico europeo; mezcla de ciencia, escolasticismo y magia medieval, así como de múltiples contactos culturales principalmente con el Mediterráneo y Medio Oriente. Sin embargo, desconocían el medio ambiente americano y su medicina era insuficiente para sanar las nuevas enfermedades, así que para sobrevivir tuvieron que valerse del recurso médico nativo. La farmacopea hispánica se vio enriquecida por la nativa y las terapias eran ibéricas en sus principios e indígenas en sus medicamentos. El mal de ojo, el principio de frío y caliente y muchas plantas traídas de Europa y de origen asiático, chino o hindú, que fueron utilizadas en la farmacopea vegetal por los españoles son algunos ejemplos de la herencia hispánica (Gutiérrez de Pineda, 1985).

Algunas plantas utilizadas actualmente por los ingas en la terapéutica curativa no son americanas como el sauco (*Sambucus mexicana*), la manzana (*Malus pumila*), el apio (*Apium graveolens*), la hortensia (*Hydrangea opuloides*) de origen asiático, el toronjil (*Melissa officinalis*) europeo, el clavo (*Eugenia clorophyllata*) de Molucas y Filipinas, el anís (*Pimpinella anisum*) de Asia menor, Grecia y Egipto entre otras. Sin embargo, se desconoce quién las introdujo al valle de Sibundoy (colonizadores, sacerdotes, criollos, mestizos o colonos) y si el uso fue atribuido por los españoles o por los indígenas una vez conocieron las plantas.

Actualmente, existe una variedad de plantas utilizadas por los ingas, incorporadas a su sistema médico traídas del pie de monte y llanura amazónica, del páramo de Bordoncillo, de los andes peruanos y ecuatorianos, de la región andina colombiana y de las tierras bajas de la Guajira. Así mismo compran algunas hierbas, utilizadas en la medicina popular, en las plazas de mercado de Pasto, Cali y Bogotá principalmente. Las plantas son secadas en bolsas de papel y posteriormente se utilizan en la preparación de jarabes (Giraldo-Tafur, 1998).

Ejemplo de lo anterior lo constituyen las plantas traídas de los alrededores de Mocoa, Yunguillo, Villa Garzón (Putumayo), como la caraña, la cuasia (*Cuassia amara*), el coquindo (*Aspidosperma album*), la vainilla (*Vanilla sp.*) y la acacia de la India. Algunas son compradas en Buenavista resguardo Siona en el bajo Putumayo como el tigreaguasca, la chuchuhuasa (*Maytenus laevis*), el chiricaspi (*Brunfelsia grandiflora*), el copal (*Protium sp.*), el ámbar (*Tetracera sessilliflora*), y su uso es el mismo que le dan los indígenas sionas y los cofanes. Así mismo utilizan plantas originarias de los Andes peruanos y ecuatoriano-

rianos como el chilacuán (*Carica pubescens*), de la Guajira y Maracaibo como el tachi y otras originarias del páramo de Bordoncillo como raíz de China (*Dioscorea vellosa*), biwinja, chaquilulo (*Thibaudia pichinchensis*), chichaja (*Gaultheria insipida*) y el conejo guasca que lo consiguen a la orilla del Balsayaco. Algunas plantas como la esponjilla (*Luffa operculata*), la flor de ánima (*Tagetes sp.*), el yagé (*Banisteriopsis sp.*) de clima cálido han sido adaptadas por los ingas al valle de Sibundoy así como la guayabilla (*Ugni sp.*) traída del páramo (Giraldo-Tafur, 1998). Entre los terapeutas tradicionales del Putumayo llamados "Taitas" se utiliza el yagé (*Banisteriopsis sp.*) planta propia de la selva húmeda tropical, cuyo uso fue inicialmente practicado por las comunidades de la selva amazónica occidental, sionas y cofanes principalmente, y hoy día hace parte del procedimiento curativo de ingas del alto Putumayo, quienes compran el remedio a "Taitas" del bajo Putumayo, logrando los mismos efectos curativos que sus precursores.

Métodos

La investigación en el campo tuvo una duración de dos meses a partir del 25 de marzo y hasta el 23 de mayo de 1998. A las especialistas, tocadoras, parteras, y yerbateras se aplicaron entrevistas abiertas, basadas en una encuesta guía, que dieron a conocer el proceso de socialización en el conocimiento médico, los tratamientos que conocen y los respectivos procedimientos terapéuticos. Se programaron tres salidas de campo por semana durante cuatro semanas a las distintas veredas donde viven las especialistas que con su conocimiento colaboraron en la investigación. Se visitó en la cabecera municipal a doña Concepción Tisoy de 87 años (yerbatera), a doña Lucía Chasoy de 87 años (yerbatera), a doña Santa Tisoy de 58 años (yerbatera) y doña Mercedes de Jacanamijoy de 62 años (yerbatera); en Insajoy a doña Josefina Tisoy (q.e.p.d.) de 78 años (tocadora). En Vichoy se visitó a doña Margarita Jansasoy de 77 años (partera); en Machoy a doña Salvadora Chasoy de 83 años (yerbatera) y en Arcanchi a doña Rosario Tandioy de 75 años (yerbatera). Las visitas fueron acompañadas por María Jacanamijoy, Conchita Tisoy, Fanny Chasoy y Rosa Jacanamijoy, representantes del cabildo que servían de guías e intérpretes en el caso de que las especialistas no comprendiesen alguna pregunta. De las transcripciones de las entrevistas con las especialistas se elaboró una lista de plantas que utilizan en la preparación de los distintos remedios. Se recolectaron muestras botánicas con excepción de las plantas que son compradas secas en el páramo de Bordoncillo, en el bajo Putumayo, en las plazas de mercado y en la Guajira. Las muestras botánicas se prensaron y fueron enviadas a secar y determinar en el Herbario Nacio-

nal Colombiano del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá.

Los nombres de las plantas en inga fueron escritos con fonética española según la traducción de María Jacanamijoy y Conchita Tisoy gobernadora y alcaldesa mayor del Cabillo Inga Tamauca-Manoy respectivamente.

Medicina tradicional de la mujer Inga

Las mujeres ingas del municipio de Santiago prestan la asistencia básica en salud a sus hijos con remedios vegetales en caso de que estos presenten fiebre, granos en la piel, o dolor de cabeza, entre otras dolencias. Por lo general todos los ingas algo saben de plantas y siempre antes de visitar al especialista, sea tradicional o alópata, intentan curarse solos dándole un valor a la enfermedad dentro de los parámetros culturales. Si no logran la respuesta deseada buscan a las especialistas. Son tres especializaciones, ninguna excluyente de la otra: las parteras, las tocadoras y las yerbateras.

Las especialistas parteras, tocadoras y yerbateras son mujeres con una vida cotidiana similar a otras mujeres ingas. Pueden ser madres y por lo tanto están pendientes de la socialización de sus hijos, la alimentación y el cuidado de la casa. Estas mujeres también por tradición cultivan productos agrícolas en sus chagras y cuidan de los animales de corral, actividades paralelas a su práctica como especialistas en salud.

El conocimiento de las parteras, tocadoras y yerbateras es transmitido oralmente de generación en generación a las interesadas en aprender. Las parteras y tocadoras aprendieron de otras mujeres. Las yerbateras, socialmente reconocidas como tales, son aquellas mujeres que aprendieron tomando *yagé* (*Banisteriopsis* sp.) con taitas. En el caso de las yerbateras ninguna de las mujeres conocedoras tienen aprendices.

Las causas de las enfermedades dependen de los hábitos que se mantengan con el cuerpo y de las prescripciones culturales con respecto al buen comportamiento.

Las personas enferman por los cambios bruscos de temperatura, por el viento y el exceso de frío o calor. Generalmente a las mujeres que trabajan a la intemperie, expuestas a estos cambios, les entra el frío o el calor que se curan mediante plantas calientes o frías respectivamente. Así mismo los diferentes momentos del tiempo, las jornadas y las edades son portadores de valores médicos: "Los viejitos nos enfermamos más como los niños, nosotros por el trabajo pesado en la agricultura, los niños porque son tiernos" (José Tisoy, com. pers.). La "mala hora" representa

el peligro de las jornadas y "la mala hora de ánima" y "el mal viento" el peligro de transitar por lugares prohibidos. Consideran la alimentación como un factor importante para mantenerse sanos.

El cuerpo es especialmente sensible ante la pérdida de equilibrio entre lo "frío" y lo "caliente", según el síntoma las especialistas saben que la persona está enferma "pasada de frío" o "pasada de calor". Así mismo existen enfermedades, como "el mal aire", "mal viento", "susto", "sangre pesada" provocadas por la influencia de personas o espíritus. Muchos enferman porque no llevan una vida sana, descuidan sus cuerpos y su comportamiento social es reprochable (alcoholismo, drogadicción, robo).

Los ingas clasifican las plantas en frías y calientes que curan enfermedades que pertenecen a estas mismas categorías. Con las plantas calientes se preparan remedios para los tratamientos femeninos y para las personas que enferman por estar "pasadas de frío". Las plantas frías se utilizan en el tratamiento de enfermedades calientes. Por lo general la preparación de los remedios vegetales consiste en cocer varias plantas frías y calientes para lograr un jarabe "templado" que brinde las condiciones necesarias para establecer el equilibrio entre lo frío y lo caliente causante de la enfermedad. Muchos jarabes son generalmente reconstituyentes o para la gripe (por ejemplo, para la fiebre se utilizan plantas calientes; sin embargo una mujer embarazada con fiebre debe ingerir remedio templado considerando su estado). Otros remedios son purgantes los cuales son considerados por los ingas como los que limpian el cuerpo de los males, de las impurezas y excesos que cometen las personas; por lo tanto son un remedio por excelencia para comenzar cualquier tratamiento. Los purgantes son considerados algo así como "el elixir de la juventud", no porque prevengan arrugas y eviten el envejecimiento, sino porque mantienen "las fuerzas vivas" hasta una avanzada vejez.

En la medicina inga se manifiestan principios curativos legados de España, como son los equilibrios orgánicos, térmicos y físicos, humores y principios frío-caliente y el determinismo ambiental. Las terapias curativas hispánicas, eran complementadas por la alimentación, por los procedimientos de limpieza del estómago, purgantes y lavados intestinales, así como la purificación, y vigorización de la sangre con depurativos que la purgan de los malos humores, la limpian, fortifican y la equilibran (Gutiérrez de Pineda, 1985).

Las parteras y tocadoras

Una partera aprende por interés propio de otras parteras. "Yo aprendí con las parteras mismas, como era familia

de partera me acomodaban a mí" (**Margarita Jansasoy**, com. pers., 1998). Las parteras tocan, acomodan, masajean y "pulsean" (sienten las pulsaciones en las muñecas de los brazos). Muchas parteras también son utilizadas para curar las lesiones en los niños y para sobar principalmente el descuajo; en este caso les llaman "tocadoras".

Las mujeres consideradas como "tocadoras" son especialistas en sanar lesiones en los huesos y órganos internos. Reconocen mediante el tacto cada parte interna del cuerpo, el cual recorren con sus manos para identificar que está mal acomodado y por lo tanto presenta síntomas como fiebres, vómitos o diarrea, lo que llaman "descuajo": "El vómito tiene mucho que ver con lesiones en el cuello o el pecho. Para sobar utilizo pomada de chuchuhuasa (*Maytenus laevis*) o manteca de pata de res" (**Josefa Tisoy**, com. pers., 1998).

Las yerbateras

Las yerbateras diagnostican las enfermedades según el pulso y escuchando a sus pacientes hablar de los síntomas. Con base en estos, interpretan la enfermedad que curan mediante el uso de remedios preparados con plantas y alguno que otro elemento animal como colmillos o uñas. "Reconozco la enfermedad por el pulso; si una persona tiene fiebre su pulso salta duro. A veces el pulso se cae ahí sí ya está mal. Entonces lo curo con hierbas o raíces. A la persona se pulsea y se le pregunta sobre lo que siente, allí ya se sabe que tienen. Si se tiene un mal en el estómago, se siente en el pulso; entonces se le da un remedio para que bote. Si tienen fiebre también se siente en el pulso" (**Mercedes Tisoy**, com. pers., 1998). No se consideran parteras aunque conocen de las plantas que ayudan en los partos. "No soy sobandera, ni partera, no soplo ni chupo; curo sólo dando remedios vegetales" (**Santa Tisoy**, com. pers. 1998).

Por lo general las yerbateras tienen las plantas necesarias para preparar los remedios en sus chagras. Muchas de las plantas que les regalan las piden a medida que las van necesitando y las siembran. Otras plantas necesarias para preparar los remedios vegetales se consiguen en las laderas de los caminos o en los potreros donde crecen silvestres, o las compran en el páramo, tierras bajas del Putumayo y en otras regiones del país (por ejemplo en las plazas de mercado).

Tratamientos femeninos

En general todas las enfermedades que atacan el sistema reproductor femenino se deben a "desmandos" con el cuerpo, a la mala alimentación y a un descuido que per-

mite "al frío entrar al cuerpo". El carácter femenino es caliente; su sistema reproductor lo es y por eso debe existir una armonía con lo caliente y lo templado. Una mujer no debe sentarse en pisos fríos, caminar descalza o comer alimentos considerados fríos durante el embarazo y postparto, porque posteriormente, ya sea en el parto, puerperio o la vejez, estos descuidos serán las causas de las enfermedades.

Una mujer que se cuide del frío no tiene porque sufrir de cólicos, dolores en la matriz, inflamaciones o flujos vaginales. Por el contrario quien desobedezca esta simple indicación de las mayores sufrirá repetidas veces de las dolencias atrás mencionadas: "Las mujeres que no se cuidan del frío enferman de dolores en sus partes como cólicos, dolor en el parto y sufren de hemorragias" (**Concepción Tisoy**, com. pers., 1998). "La gente enferma por desmando; como antes los mayores se cuidaban, no habían enfermedades de la matriz ahora les da porque no se cuidan en la dieta. Antes se hacían baños con plantas, la comida era especial para las mujeres en dieta. Para que no se enfriaran, no comían plátano, el maíz tenía que ser tostado y sólo usaban la papa guata (*Solanum tuberosum*). Cuando hacía frío se colocaban una manta en la cabeza para no resfriarse. Uno se cuidaba y se hacía baños con plantas y en quince días no se levantaba, por eso ha de ser que las mujeres de antes somos más fuertes" (**Mercedes Tisoy**, com. pers., 1998).

Embarazo

Durante el embarazo las mujeres continúan normalmente con sus actividades cotidianas, lavan, siembran, cosechan, cocinan, cuidan de la casa etc. A partir del quinto mes se debe visitar a la partera para que vayan acomodando al bebé y no nazca de pie o sentado. La partera hace masajes en el abdomen de la madre con cera de vela tibia, sintiendo el cuerpo del bebé.

Las mujeres embarazadas deben recibir cuidado de su familia. En los primeros días del embarazo la madre toma hoja de paico (*Chenopodium ambrosioides*) cocido en leche con un huevo y cebolla blanca para purgarse.

Un parto sin hemorragias y rápido se consigue si la madre desde los seis meses de embarazo toma remedios calientes como el granicillo, la manzanilla (*Matricaria chamomilla*), e infusión de toronjil (*Melissa officinalis*) si es nerviosa.

El riesgo de aborto se presenta si el bebé está mal acomodado. La partera debe palpar y masajear el vientre de la madre y darle remedio caliente preparado de cedrón y anís

(*Pimpinella anisum*) con dos copas de aguardiente. Hay otras parteras que aconsejan las hojas de naranja (*Citrus aurantium sinensis*) con chichaja delgadita y manzanilla cocidas.

Parto

Una partera calienta sus manos con tabaco antes de sobar el vientre materno con pomadas calientes y así evita que al otro día de atender un parto se le "tullan" (cambres) por someterlas a las actividades agrícolas y cotidianas que requieran del uso de agua fría. "Cuando una señora viene a que la ayude me ruega: "por dios ayúdeme", entonces yo le ayudo dándole aguas para que no haya hemorragia, para que se sienta acompañada. Con la mano ayudo a bajar al bebé, dando masaje desde donde comienza el estómago, haciendo bajar. Con tocarles la barriga sé que están listas para parir. Cuando está lista le cojo el cuerpo y voy sobando hacia abajo, no empujando sino tocando para que esté derecho, yo no hago fuerza, la fuerza la pone la misma mamá, no vaya a ser que haga morir al bebé. Siempre que coge el dolor yo la ayudo. Si falta yo le digo que se vaya y le acomodo con un masaje bien bonito. El masaje se hace para que baje parejito" (Margarita Jansasoy, com. pers., 1998).

Cuando una mujer va a dar a luz sus familiares acuden donde la especialista que escogió la madre desde el control prenatal y le avisán. La partera se desplaza hasta la casa de la madre y pregunta qué remedios le han dado a la señora. "Cuando voy a atender un niño en la casa tienen las maticas; entonces los mismos familiares las preparan y yo las doy. Los ingas sabemos que para el parto se necesitan plantas calientes. Para aligerar el parto se da de beber cuyanguilla (Compositae) cocinada con anís, ya cuando a la mujer le comienzan los dolores se toma una infusión el granicillo, guayabilla de páramo (*Ugni sp.*) y la manzanilla (*Matricaria chamomilla*). Cuando el parto se complica y la mujer tiene hemorragia se le da sopa de maíz tostado con gallina" (Josefa Tisoy, com. Pers. 1998).

Las especialistas en cada contracción soban a la madre hacia abajo con pomada caliente hecha de "cebo de vela" o con mentol. "Cuando el bebé asoma la cabeza uno está listo para recibirla con una mantica. La madre está acostada, porque queda bien desmadejada. Yo solo ayudo a coger al niño. Allí queda la placenta, a unas les baja de una vez a otras les queda una hora o dos horas. Para que salga la placenta se coge un huevo, se le hace un agujero y la mamá sopla dentro de él cada vez que viene el dolor, con solo el soplo, no toma nada porque ya se le dio remedio caliente. Sale la placenta y después se da la guayabilla (*Ugni sp.*) para que salga toda esa sangre que queda por dentro y no se

le endurezca o se complique. Ya al salir la placenta se le soba el bajo vientre para que acomode bien y la fajo bien ajustadito con tela ancha" (Margarita Jansasoy, com. pers., 1998). Para cortar el cordón umbilical se miden dos dedos desde el estómago, se utiliza caña de maíz seca o una tijera esterilizada con alcohol, se le amarra con lana roja y se faja. Después de cortar el cordón umbilical se sopla al bebé con cigarrillo para evitar el mal viento. Lo limpian y al otro día lo bañan. Al bebé se le faja con el chumbe porque si llora se le puede reventar el ombligo.

Postparto

Después del parto una señora puede sufrir de dolores porque tiene algo así como una "bola de sangre" que llaman "palpitación en la matriz". La palpitación da porque no baja la placenta: "la placenta, queda como criando, entonces si no se saca a la hora que tenga otro hijo más dolor le va a dar. Yo masco con tabaco y sobo la barriga hasta que se riegue toda la sangre, luego cojo la lana de oveja, la lana más sucia y la pongo sobre el estómago" (Margarita Jansasoy, com. pers., 1998).

Una mujer gana fuerza después del parto tomando en la noche caldo de gallina. Como analgésico se cocina guayabilla de páramo (*Ugni sp.*) y se bebe continuamente. Debe bañarse con agua preparada con una infusión de eucalipto (*Eucaliptus sp.*), ruda (*Ruta graveolens*), y arráyan (*Myrcia sp.*). La partera soba el vientre de la madre, la faja con hojas de frailejón (*Espeletia grandiflora*) para que no se hinche y le prepara remedios calientes. La mujer no debe tener relaciones sexuales por un mes, y debe permanecer en cama porque los remedios calientes hacen sudar y si sale se puede enfermar.

Si la madre no toma aguas calientes de guayabilla (*Ugni sp.*) durante la dieta se le endurece la sangre en la matriz y se inflama. En este caso soplan el ombligo de la madre con humo de cigarrillo: "a las cuatro veces ya ablanda, porque eso queda como una piedra y en ocho días ya se disuelve. La guayabilla (*Ugni sp.*) se toma con la cena. Poco a poco la sangre va descuajando y va saliendo" (Margarita Jansasoy, com. pers., 1998). Para que se fortalezca la madre debe tomar sopa hecha de maíz tostado y plátano con leche y canela (*Cinnamomum zeylanicum*). No se debe alimentar con comidas frescas como arroz o fideos y debe tomar agua de canela con una copita de aguardiente.

Menstruación

El dolor de menstruación o "enfermedad del cuerpo porque bota sangre fea", o "enfermedad fea" como la lla-

man disminuye si se toman remedios calientes como la guayabilla cocinada con aguardiente o dos copas de aguardiente quemado con azúcar. Así como bebidas calientes preparadas con limoncillo (*Cymbopogon cytratus*), hoja de naranja (*Citrus aurantium sinensis*), canela (*Cinnamomum zeylanicum*) y clavos (*Eugenia coryophyllata*).

También para mitigar los cólicos menstruales las mujeres pueden tomar muchas veces al día la cocción de *puka tugtu* de flor roja. Otro remedio para los cólicos es la cocción de hoja de naranja con manzanilla.

Matriz

Cuando se siente dolor en la matriz es porque está irritada o inflamada. El remedio consiste en freír un riñón de chivo en tiesto de cerámica antigua con 30 dientes de ajo machacados con pepas o flor de ruda y la flor de manzanilla maceradas. Este remedio se empapa en la lana de oveja se calienta y se coloca en el abdomen de la mujer.

Control de natalidad

Para espaciar un hijo de otro por dos años, después del último día de menstruación se usa azul tugta, flor azul (*Lindernia* sp.). Raspada se pone en infusión en agua fría mezclada con ceniza blanca "flor de la ceniza" de la leña. Después se toma caldo de gallina. El mismo remedio pero en mayor concentración se utiliza para quedar estéril.

Hay otras mujeres que preparan una cocción de guayabilla (*Ugni* sp.), apio (*Apium graveolens*), granicillo y con una navaja cogen un poco de "la flor de la ceniza" -lo blanco del tizón- se revuelve y se toma.

Lactancia

Apenas el bebé nace se le debe ofrecer el pecho porque de lo contrario "se endurece el seno y ya no sale leche". Para que baje leche en abundancia se da a la madre una cocción de leche ambe y sopa de cancharina (arepa de trigo *Triticum aestivum*), así como coladas de maíz tostado con canela.

Las mujeres alimentan a sus hijos con leche materna alrededor de dos años. Ellas saben que la leche les protege de las enfermedades. Evitan dar seno cuando han bebido chicha o han trabajado muchas horas bajo el sol, pues pueden provocar la fiebre en sus bebés. En el momento del destete para secar la leche se la riega sobre ceniza caliente.

Tratamientos en los niños

Los niños ingas son los herederos de una tradición, un lenguaje, un modo de concebir el mundo y así lo mani-

fiestan sus madres en el cariño y cuidado que les brindan. Los adultos dedican tiempo a su protección, socialización y educación. Sin embargo hoy día muchos niños padecen de desnutrición, maltrato y abandono a causa del alcoholismo que está alcanzando índices preocupantes entre las madres y padres ingas.

"Un niño se cura en la casa, ya cuando está bien grave es que se lleva al hospital. Los niños van más al hospital por asfixia, no por diarrea porque eso les da por descuajo y nosotros los hacemos sobar por las tocadoras" (Santa Tisoy, com.pers., 1998). En los niños cualquier síntoma como la diarrea o vómito puede indicar que está lisiado; entonces debe llevarse donde las tocadoras. "Cuando están aprendiendo a gatear o a caminar se golpean mucho; entonces se lisian y les da la diarrea, vómito o fiebre. Por eso las tocadoras buscan en los huesitos si la fiebre es porque están lisiados" (Salvadora Chasoy, com. pers., 1998) Para las enfermedades del monte como el mal aire, la mala hora y el susto, las mujeres acostumbran como tratamiento casero soplar y ahumar con ramo bendito incienso, mirra y copal (*Protium* sp.). Si no mejoran debe acudir donde una especialista; si continúa enfermo el "Taita" es el indicado para chupar (extraer el mal con la boca).

Susto

Los síntomas del susto en los niños son sobresalto, lloriqueo, palidez, inapetencia; lloran dormidos y son irascibles. Para el susto se debe ir al centro del río donde hay remolino, coger esa agua, calentarla y poner al niño a recibir el vapor. "A los niños tiernitos se los amarra los piecitos y manos para que mientras duermen no les dé el susto"

Mal aire

El mal aire da porque se sale de noche con los niños por sitios solos y oscuros. El mal aire es el vaho que dejan los espíritus por lugares abandonados o lugares donde ha muerto gente. El mal aire se humea con ramo bendito (el que se utiliza el domingo de Pascua), se masca chondur (*Cyperus* sp.) y éste se toma machacado en agua bendita. También se ahuma copal (*Protium* sp.). Otras especialistas dan chondur (*Cyperus* sp.), vainilla (*Vanilla* sp.) y coquindo (*Aspidosperma alba*) cocidas. La especialista debe masticarlas mientras sopla y chupa el mal aire. Para evitar el mal aire deben colgarle al niño un rosario bendecido, un ajo y un pedacito de tabaco. Algunas mujeres especialistas pueden curar el mal aire de los niños y mujeres en embarazo. "Cuando una mujer viene embarazada yo le chupo el mal aire y luego le sobo y arreglo el estó-

mago. Las señoras que tienen mal aire las hacen soñar mal. Yo sé que tienen mal aire porque bostezan mucho, dicen sentir mucho malestar y porque en los ojos se les nota, yo lo reconozco por la mirada. El mal aire es un espíritu y llega en cualquier momento y a cualquier lugar, persigue al enfermo, el mal aire se acerca a la persona que está débil. Cuando estuve de dieta me dio mal aire. Andaba caminando y se me apareció y miraba un niño sin saber de donde salió, entonces me santigüe y desapareció. Pero apenas cerraba los ojos aparecía otra vez, entonces le conté a la persona que me estaba acompañando y me hicieron el sahumerio que se hace con cigarrillo, copal *Protium* sp. y ramo bendecido" (**Josefa Tisoy**, com. pers., 1998).

Mal de ojo

El mal de ojo se cura quemando copal, y ahumando a los niños con cigarrillo "uno no tiene la culpa y los niños son muy débiles entonces uno los mira y los enferma por la mirada fuerte entonces les cae mal de ojo. Uno los reconoce porque los ve en la vista misma. Se miran los ojitos caídos, el párpado se cae, tienen decaimiento, les da como susto, lloran asustados, como que algo están mirando y lloran" (**Mercedes Tisoy**, com. pers., 1998).

Descuajo

Cuando los niños comienzan a gatear y a caminar sufren caídas que provocan "se desacomoden" órganos del sistema digestivo, produciendo diarrea y vómito que llaman "descuajo", entonces hay que hacerlos sobar por una tocadora.

Lesiones

Una caída puede provocar una lesión en cualquier parte del cuerpo. Según la parte lesionada les puede dar diarrea o vómito. Por ejemplo, si se lesionan la nuca se manifiesta con vómito; entonces la tocadora soba, si es en la cola o estómago les da diarrea.

Diarrea

Si a un niño le da diarrea es porque está pasado de frío, por eso se le dan bebidas preparadas con plantas calientes como la flor de citre panga que se cocina con manzanilla (*Matricaria chamomilla*). Para la diarrea es bueno darles una infusión de toronjil (*Melissa officinalis*) a la cual se le agregan trocitos de los colmillos de algún animal o uña de danta y copal previamente pasados por la candelilla. Cuando se sale la cola del niño es porque está pasado de frío; para esto se coloca un emplasto en las nalgas de lana caliente, trozos de ladrillo calentado y hoja de altísima.

Lombrices

Cuando los niños tienen lombrices se reconocen porque los ojos se ponen muy amarillos y les da fiebre. Durante los síntomas no se les puede dar purgante, hay que esperar a que les pase el "rebote" para purgarlos. Se les da una cocción de hoja de paico (*Chenopodium ambrosioides*), de hierbabuena (*Mentha piperita*), aceite vegetal y agua de panela que ayuda a evacuar los intestinos. Para calmar la lombriz se da paico (*C. ambrosioides*), para purgarla se prepara ajo con paico. También se usa un purgante "cocinando azul tugtu" (*Lindernia* sp.) y hojas de paico (*C. ambrosioides*). A los niños solo se les da una cucharada, a los adultos dos copitas. Del "Remedio para purgar" se cuece la raíz y se toma en ayunas.

Fiebre

A los niños les da fiebre de lombriz, de mal de ojo, porque se han caído y hay una lesión. La fiebre que no sea por lesiones sino por mal viento se cura con linaza (*Linum usitatissimum*) y goma, plantas frías, cocinadas con unas pocas pepitas de coquindo (*Aspidosperma album*).

Un niño también presenta fiebre porque la madre le da pecho mientras ha trabajado en el calor, o ha tomado chicha hasta emborrachar.

Para la fiebre muy alta se utiliza el "tugsivinan (*Peperomia* sp.) cocinado en agua". Así mismo se acostumbra dar el descancel (Compositae). Cuando la fiebre presenta tos se utiliza la flor de saúco cocinada en agua. Allivinan (*Peperomia* sp.) se utiliza en las fiebres de los niños, es dulce y suave. Para la fiebre, tos y gripe se prepara un jarabe cocinando hasta espesar el pelo de choclo (*Zea mays*), el fruto del tomate de árbol (*Cyphomandra betacea*) y el fruto del manzano (*Malus pumila*). La flor violeta (*Viola* sp.) se usa con el mismo fin. Como febrífugo también usan las hojas maceradas y cocidas del descancel (Compositae), el bunguinscayo (*Amaranthus* sp.) y la ruda (*Ruta graveolens*). Estos se preparan cada uno por separado según la fiebre.

Granos en la piel

Cuando hay ronchas en la piel se baña la parte afectada con cuchisacha (*Tibouchina* sp.) previamente cocida en agua. Cuando cae llovizna se dice que son los orines del arco iris -el cuichi- y que si moja la ropa de los niños les dan granos en la piel; para curarlos se cocinan las hojas del cuchisacha, mata de arco iris, (*Tibouchina* sp.).

Dolor de cabeza

Para los dolores de cabeza se utiliza la hoja de granadilla picada sobre la frente. Así mismo se usa la hoja de gallinazo panga (*Piper sp.*) y el llantén (*Plantago major*). También se puede utilizar la cuchisacha, mata del arco iris (*Tibouchina sp.*) Igualmente para el dolor de cabeza usan yawar chondur (*Cyperus sp.*) majado en infusión.

Garganta

Para el dolor de garganta se hacen gárgaras con limón (*Citrus limon*) o con una cocción de mora de Castilla verde (*Rubus glaucus*).

Demás tratamientos

Aún cuando el conocimiento botánico de la mujer inga está representado en las yerbateras y parteras, las mujeres en general, saben de plantas y ellas, en colaboración con otras mujeres no especialistas, enumeraron una serie de enfermedades para las cuales encuentran solución en los remedios vegetales. Véase la tabla 1: Plantas medicinales y alimenticias usadas por la mujer inga en el municipio de Santiago, en el valle de Sibundoy en el alto Putumayo.

Consideraciones finales

La cultura y sus manifestaciones evolucionan en el estricto sentido de cambio, cambio que conlleva un aprendizaje como resultado de la experiencia. Algunos cambios son provocados por procesos históricos que determinan las condiciones políticas, socioeconómicas y ambientales. Las prácticas médicas como manifestación cultural se ven inmersas en estos cambios. Estas resultan del marco conceptual que se ha modelado con el tiempo, debido principalmente a los contactos con grupos sociales con tradiciones y concepciones diversas, contactos en algunos casos generadores de violencia y aculturación y en otros de intercambio y difusión. Teniendo en cuenta los múltiples contactos de los ingas desde su migración del Perú a través de la vertiente oriental de los Andes hasta llegar a Colombia por el río San Miguel (**Ramírez & Urrea, 1989**) hay evidencia de que han amalgamado a su sistema médico principios médicos hispánicos y de otras etnias como los cofanes y sionas, así como el uso de plantas medicinales de diversas regiones del país, (selva amazónica y páramo principalmente).

Las mujeres ingas se enfrentan a los problemas de salud según su tradición sociocultural, de la que resulta el modelo cognitivo del cuerpo, la salud y la enfermedad. Clasifican las plantas en frías y calientes. Las plantas frías

se utilizan en el tratamiento de enfermedades calientes. Las plantas calientes son óptimas para el tratamiento de las enfermedades de la mujer y para las personas que enferman por estar "pasadas de frío". Existen enfermedades claramente diferenciadas, que corresponden al sistema médico ingano, como son el mal viento, el descuajo, las lesiones, la palpitación y la sangre pesada que presentan síntomas específicos; los procedimientos adecuados sólo pueden ser dispuestos por las especialistas ingas.

Las parteras, tocadoras y yerbateras están en capacidad de prestar la atención básica para las enfermedades más comunes que se presentan en los niños como las diarreas, parásitos, gripas, dolores de cabeza, mal aire y pujo. Pueden brindar asistencia materna desde los primeros meses del embarazo y puerperio y atender partos vaginales.

Igualmente conocen de remedios vegetales para enfermedades como la gripe, la fiebre, la conjuntivitis, los orzuelos, la caída del pelo, el dolor de oído, el dolor de cabeza, los nervios, el corazón, el mal aire, los ataques, el hígado, el mal de orina, los golpes, el dolor de garganta, los nacidos, las manchas en la piel, las torceduras de huesos, los dolores musculares, los purgantes para la piel, para las lombrices, para la sangre pesada y para la pereza.

Los ingas reconocen que existen enfermedades y procedimientos que sólo los médicos alópatas pueden curar como es el caso de las heridas, infecciones respiratorias en los niños, problemas visuales y auditivos y cirugías como la cesárea, necesarias en los partos en los cuales vienen los bebés parados o sentados, servicio de odontología y vacunación, entre otras.

El conocimiento médico y el uso de plantas en la terapéutica curativa permanecen gracias a la existencia de quienes se interesan por aprender y a maestros dispuestos a enseñar. En este sentido se conforma una "escuela" que comprende maestro-aprendiz sucedidos en el tiempo, donde la experiencia individual participa en el proceso de conocimiento, pues en la medida en que el contexto histórico afecte las condiciones ambientales, políticas y socioeconómicas, se introducen, redefinen, modifican y desechan conceptos que procuran una continuidad frente al cambio.

Sin embargo, las mujeres conocedoras del uso y manejo de plantas en la curación de enfermedades propias de las mujeres y de los niños, las parteras y tocadoras son mayores de 70 años y por lo tanto es urgente estimular a las niñas en edad escolar mediante la socialización en este conocimiento, que brinda las herramientas necesaria-

rias para que la comunidad mantenga su salud dentro de sus parámetros culturales.

Agradecimientos

Agradezco a la comunidad inga de Santiago y al cabildo Tamauca Manoy por su colaboración. A las mujeres conocedoras de la medicina ingana, doña Mercedes Tisoy de Jacanamijoy, doña Santa Tisoy, doña Rosario Tandioy, doña Salvador Chasoy, doña Margarita Jansasoy, doña Josefa Tisoy (q.e.p.d.), doña Concepción Tisoy, doña Lucía Chasoy. A María Jacanamijoy gobernadora del cabildo, Concepción Tisoy alcaldé mayor del cabildo, Rosa Jacanamijoy y Fanny Chasoy por la valiosa asistencia en el campo, y por las traducciones.

Agradezco al Programa en salud para comunidades indígenas del Ministerio de Salud por el apoyo técnico y financiero. A los botánicos del Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia, Gustavo Lozano, Jesús Idrobo y Polidoro Pinto por la determinación taxonómica de las muestras botánicas. Al biólogo Francisco Pinto-Nolla por la asesoría botánica y revisión de textos. A Pilar Maldonado y Adriana Melendro por sus acertadas sugerencias.

Literatura citada

- Bello, J.V. 1987. 20 años del valle de Sibundoy; HIMAT; ed. Arfo Ltda; Bogotá.
- Bristol, M. 1965. Sibundoy Ethnobotany. Disertación de Ph.D. Cambridge, Harvard University.

García-Barriga, H. 1974-1975. Flora Medicinal de Colombia. Botánica Médica. ICN Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Tomos I, II y III.

Giraldo-Tafur, C. 1998. Medicina tradicional de la mujer Inga y su aplicación en la asistencia en salud. Organización YulukAirú, Ministerio de Salud y Cabildo Inga Tamauca-Manoy; Bogotá. (Informe Técnico MINSALUD).

Gutiérrez de Pineda, V. 1985. Medicina tradicional de Colombia. Magia, religión y curanderismo, Vol. II; Universidad Nacional; Colombia.

Guevara-Corral, R. s.f. Referencias conceptuales En: Curanderismo, 1^a. Parte, Memorias del V Congreso Nacional de Antropología; ICFES; Bogotá de la etnobotánica de los curanderos Ingas; En: 2do seminario de etnobotánica; Universidad del Cauca.

Pinzón C. & G. Garay 1989 El jardín de la ciencia en el valle de Sibundoy; En: Curanderismo, 1^a. Parte, Memorias del V Congreso Nacional de Antropología; ICFES; Bogotá; 115-180pp

Pinzón-Castaño, C. & M.C. Ramírez de Jara. 1991. Sibundoy Shamanism and popular culture in Colombia En: South American Shamanism; New perspectives on an old theme; Jean Langdon (ed.); University of New Mexico; New Mexico.

Ramírez, M.C. & F. Urrea. 1989. Dinámica etnohistórica, sociodemográfica y presencia contemporánea del curanderismo ingano-kamsá en las ciudades colombianas. En: Curanderismo, 1^a. Parte, Memorias V Congreso Nacional de Antropología; ICFES; Bogotá; 181-234 pp.

Urrea-Giraldo, F. & R. Barreras-Montealegre. 1989. Remedios botánicos y modelo etnomédico en el curanderismo ingano-kamsá. En: Curanderismo, 1^a. Parte, Memorias del V Congreso Nacional de Antropología; ICFES; Bogotá; 235-275 pp.

Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Actinidiaceae) <i>Saurauia scabra = pulchra</i>		moquillo	GT38	Alimento	Fruta
(Amaranthaceae) <i>Alternanthera lehmanii</i>		borrachero	n.c.	Cicatrizar heridas	Se muele la hoja de borrachero y se coloca sobre la herida
(Amaranthaceae) <i>Amaranthus sp.</i>	bunquinscayo		GT90	1) Fiebre; 2) Tos con sangre.	1) Infusión caliente de bunquinscayo; 2) infusión caliente de bunguiscayo y descansel.
(Amaranthaceae) <i>Amaranthus sp.</i>	puka borrachera	orejón	GT13	1) fiebre; 2) tos	1) Infusión caliente de puka borrachera; 2) se saca el jugo del orejón y se mezcla con clara de huevo batido y 2 limones
(Apocynaceae) <i>Aspidosperma album</i>		Coquindo *	n.c.	1) Corazón; 2) corazón; 3) corazón; 4) corazón; 5) fiebre en niños por mal viento; 6) mal aire; 7) nervios; 8) nervios; 9) riñones y el hígado; 10) sangre al orinar	1) Se masca el coquindo; 2) se toma el coquindo en infusión; 3) infusión de toronjil y coquindo; 4) infusión de coquindo, vainilla y tierra blanca; 5) infusión caliente de pepas de linaza, goma, coquindo y chondur; 6) infusión de chondur, coquindo y vainilla; 7) infusión de coquindo y valeriana; 8) se masca coquindo y gente chondur; 9) se cocina el coquindo; 10) infusión caliente de flor de palo cruz y coquindo.
(Araceae)	cuna		GT79	Alimento	Cocinada
(Araceae)	tumaqueña		GT80	Alimento	Cocinada
(Burseraceae) <i>Protium spp.</i>		copal *	n.c.	Mal aire, tomas chichaja o yagé	Se hace sahumerio con el copal
(Caesalpiniaceae) <i>Brownea ariza</i>		palo cruz	n.c.	1) Dolor al orinar; 2) sangre al orinar	1) Infusión caliente de flor de palo cruz con azucar; 2) infusión caliente de flor de palo cruz y coquindo
(Cannaceae) <i>Canna indica = edulis</i>		achira	GT81	Alimento	En harina
(Caprifoliaceae) <i>Sambucus mexicana</i>		sauco	GT67	Fiebre y tos en niños	Infusión de sauco
(Caricaceae) <i>Carica pubescens = candamarcensis</i>	chilacuan	papayuela	GT77	Tos	Se calienta colada de maíz con chilacúan
(Celastraceae) <i>Maytenus laevis</i>		chuchuhuasa *	n.c.	Para sobar el descuajo y acomodar bebes	Se cocina la chuchuhuasa
Chenopodiaceae <i>Chenopodium ambrosioides</i>		paico	GT22	1) Para bajar la placenta; 2) fortalecer antes y después del parto; 3) purgante; 4)purgante; 5) purgante para lombrices, 6)purgante para niños.	1) Cocción de manzanilla, paico, canela y panela; 2) se prepara un caldo de huevo, se le agrega cebolla blanca y paico; 3) infusión de paico y ajos; 4) se cocina la rafz de paico en leche y se toma en ayunas durante 9 días para purgar. Para lombrices la hoja del paico se coloca sobre el ombligo; 5) infusión de paico; 6) se cocina paico, hierba buena, aceite y agua de panela
(Compositae)	cuyanguilla común		GT12 GT44	1) Fiebre; 2) aligerar el parto; 3) malestar; 4) sangre en la orina	1) Infusión caliente de cuyanguilla; 2) infusión caliente de cuyanguilla y anís; 3) se prepara un jarabe de la mezcla de granicillo, guayabilla, chichaja, azu tugtu, cuyanguilla y manzanilla; se toma tres veces al día; 4) infusión caliente de cuyanguilla y guayabilla.

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Compositae)	lanco cuyanguilla		GT34	Suerte	Se usa la lanco cuyanguilla
(Compositae)		descansel	GT16 GT46	1) Fiebre; 2) fiebres altas; 3)fiebre; 4) tos de gripe	1) Infusión caliente de descansel; 2) infusión caliente de descansel; 3) se machacan las hojas de descansel y se mezclan con huevo batido; 4) se maja el tugsivinan y descansel y se toma con agua
(Compositae) <i>Acmella mutisii = Spilanthes americana</i>		botoncillo	GT85	Orzuelos y conjuntivitis	Se entibia en el fogón el botoncillo y se gotea en el ojo
(Compositae) <i>Calendula officinalis</i>		caléndula	GT83	Dolor de oído	Infusión caléndula, se aplican unas gotas en el oído
(Compositae) <i>Espeletia sp.</i>		frailejón	n.c.	Fajar a la mujer después del parto	Se usan la hojas del frailejón
(Compositae) <i>Lactuca scariola</i>		lechuga	n.c.	Insomnio	Infusión caliente de lechuga, manzana y manzanilla
(Compositae) <i>Tagetes sp.</i>	quilla tugtu	flor amarilla	GT75	Hinchazón	Se calienta la flor amarilla y se baña
(Compositae) <i>Tagetes sp.</i>		flor de anima	GT40	Insomnio	Se cocina la flor de anima, romero y ruda y se baña solo el cuerpo
(Compositae) <i>Taraxaxum dens-leonis</i>	kirru león	diente de león	n.c.	Riñón	Infusión caliente de diente de león
(Comuesta) <i>Matricariae chamomilla</i>		manzanilla	n.c.	1) Cólicos menstruales; 2) diarrea en niños; 3) para evitar el aborto; 4) mujeres en embarazo; 5) para bajar la placenta; 6) para ayudar en el parto; 7) para evitar hemorragia en el parto; 8) para los dolores de parto; 9) cólicos, dolor de parto y hemorragias; 10) insomnio; 11) malestar.	1) Se cocina hoja de naranja con manzanilla; 2) se cocina la flor de citre panga con manzanilla; 3) infusión de chichaja delgadita, hoja de naranja y manzanilla; 4) infusión de manzanilla y aguardiente; 5) cocción de manzanilla, paico, canela y panela; 6) se prepara una infusión caliente de limoncillo, manzanilla y hierba buena; 7) desde el quinto mes de embarazo las mujeres toman una infusión de granicillo y manzanilla; 8) infusión de granicillo, guayabilla de páramo y manzanilla; 9) infusión caliente de limoncillo, manzanilla y cedrón; 10) infusión caliente de lechuga, manzana y manzanilla; 11) se prepara un jarabe de la mezcla de granicillo, guayabilla, chichaja, azul tugtu, cuyanguilla y manzanilla; se toma tres veces al día
(Cruciferae) <i>Brassica oleracea</i>		col	n.c.	Alimento	Cocinada
(Cruciferae) <i>Lepidium bipinnatifidum</i>		remedio para purgar	GT42	Purgante	Se cocina la raíz del "remedio para purgar" y se toma en ayunas
(Cucurbitaceae) <i>Cucurbita pepo</i>		calabaza	n.c.	Alimento	Cocinada
(Cucurbitaceae) <i>Luffa operculata</i>		esponjilla	n.c.	Purgante para lombrices	Infusión de esponjilla (en exceso es veneno)

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Cucurbitaceae) <i>Sechium edule</i>		cidrayota	GT82	Alimento	Cocinada
(Cyperaceae)	waira chondur		GT25	1) Dolor de cabeza; 2) mal viento; 3) mal viento.	1) Se hace vaporización con infusión caliente de waira chondur y yawar chondur; 2) se masca waira chondur; 3) se usa waira chondur.
(Cyperaceae) <i>Cyperus niger</i>	gente chondur		n.c.	Nervios	Se masca coquindo y gente chondur
(Cyperaceae) <i>Cyperus sp.</i>	chondur		n.c.	1) Fiebre en niños por mal viento; 2) mal aire; 3) mal aire.	1) Infusión caliente de pepas de linaza, goma, coquindo y chondur; 2) infusión de chondur, coquindo y vainilla; 3) se masca el chondur
(Cyperaceae) <i>Cyperus sp.</i>	cuco chondur		GT26	Mal aire	Se amarra como amuleto el cuco chondur.
(Cyperaceae) <i>Cyperus sp.</i>	yawar chondur		GT51	1) Dolor de cabeza en los niños; 2) dolor de cabeza	1) Infusión de yawar chondur; 2) se hace vaporización con infusión caliente de waira chondur y yawar chondur
(Cyperaceae) <i>Cyperus sp.</i>	warme chondur	chondur de mujer	n.c.	Para que a un hombre lo quiera la mujer	Se masca el warme chondur
(Cyperaceae) <i>Eleocharis sp.</i>		cola de caballo gruesa	GT66	Riñones	Se cocina la planta
(Delleniaceae) <i>Tetracera sessilliflora</i>		ámbar	n.c.	1) Dolores de cabeza; 2)dolor de cabeza	1) Se cocina en agua el ámbar con benzoato para que no se pudra; 2) infusión de ámbar y chiricaspi
(Dioscoreaceae) <i>Dioscorea villosa</i>	ango	raíz de china	n.c.	Riñones	Infusión de raíz de China
(Ericaceae) <i>Gaultheria insipida</i>	chichaja		n.c.	1) Hemorroides; 2) evitar enfermedades, limpiar sangre, dolor de cuerpo, pereza y sueño en exceso; 3)malestar; 4) pereza; 5)purgante para la piel; 6)purgante; 7) reumatismo.	1) Infusión caliente de chichaja; 2) infusión de chichaja; 3) se prepara un jarabe de granicillo, guayabilla, chichaja, azul tugtu, cuyanguilla y manzanilla; se toma tres veces al día; 4) infusión caliente de chichaja; 5) infusión de conejo guasca, azul tugtu y chichaja; 6) se cocina la chichaja; 7) infusión caliente de chichaja.
(Ericaceae) <i>Thibaudia pichinchensis</i>	chaquilulo		n.c.	Purgante para estar saludable	Se raspa el chaquilulo y se saca el jugo
(Gramineae)		"remedio para la garganta"	GT49	Para la garganta	Se cocina y se hacen gárgaras
(Gramineae) <i>Cymbopogon cytratus</i>		limoncillo	GT41	1) Cólicos menstruales; 2)para ayudar en el parto; 3)cólicos, dolor de parto y hemorragias; 4)dolor en huesos; 5) tos	1) Se cocinan limoncillo, hoja de naranja, canela y clavos; 2) se prepara una infusión caliente de limoncillo, manzanilla y hierba buena; 3) infusión caliente de limoncillo, manzanilla y cedrón; 4) se cocina la guayabilla, apio, granicillo, limoncillo y tigreguasca; hasta formar jarabe; 5) se cocina lengua de vaca, hierba mora, limoncillo y llantén.
(Gramineae) <i>Zea mays</i>		maíz, choclo	n.c.	1) Fiebre, tos y gripe de los niños; 2) tos	1) Se cocina hasta que espese tomate de árbol, choclo y manzana; 2) se calienta colada de maíz con chilacúan

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Iridaceae) <i>Syrinchium sp.</i>	papa guasimba		GT39 GT78	Alimento	Cocinada
(Labiatas) <i>Rosmarinus officinalis</i>		romero	n.c.	1) Para el cabello; 2) insomnio	1) Se machaca romero y quina y se deja en agua durante cuatro días y se unta en el cabello; 2) se cocina la flor de anima, romero y ruda y se baña solo el cuerpo.
(Labiatae) <i>Melissa officinalis</i>		toronjil	GT32	1) Corazón; 2) nervios mujer embarazada; 3) nervios	1) Infusión de toronjil y coquindo; 2) infusión de toronjil; 3) infusión de toronjil
(Labiatae) <i>Mentha piperita</i>		hierba buena	n.c.	1) Para ayudar en el parto; 2) dolor de estómago; 3) purgante para niños	1) Se prepara una infusión caliente de limoncillo, manzanilla y hierba buena; 2) infusión de hierba buena; 3) se cocina paico, hierba buena, aceite y agua de panela
(Lauraceae) <i>Cinnamomum zeylanicum</i>		canela	n.c.	1) Cólicos menstruales; 2) para bajar la placenta	1) Se cocinan limoncillo, hoja de naranja, canela y clavos; 2) Cocción de manzanilla, paico, canela y panela.
(Lauraceae) <i>Persea americana</i>		aguacate	n.c.	Dolor de cabeza	Se calientan hojas de aguacate y se colocan sobre la frente
(Liliaceae) <i>Allium fistulosum</i>	yurra cebolla	cebolla blanca	GT86	1) Fortalecer antes y después del parto; 2) "Palpitación" en la matriz.	1) Se prepara un caldo de huevo, se le agrega cebolla blanca y paico; 2) se mezclan ajo y cebolla blanca con huevo batido.
(Liliaceae) <i>Allium sativum</i>		ajo	n.c.	1) "Palpitación" en la matriz; 2) inflamación de estómago o de cuello uterino; 3) purgante	1) Se mezclan ajo y cebolla blanca con huevo batido; 2) infusión caliente de ajo; 3) infusión de paico y ajos.
(Liliaceae) <i>Aloe vera</i>		sábila	n.c.	Pulmones	Cristal de sábila y miel se aplica en emplasto en espalda y pecho, cubierto con papel celofán
(Linaceae) <i>Linum usitatissimum</i>		linaza **	n.c.	Fiebre en niños por mal viento	Infusión caliente de pepas de linaza, goma, coquindo y chondur
(Malphigiaceae) <i>Bunchosia sp.</i>		ciruela reina claudia	GT31	Dolor de oído	Se calientan hojas de ciruela y se colocan en los oídos
Melastomataceae	changue negra		GT64	Golpes	Se cocinan las hojas y se baña la parte afectada
Melastomataceae) <i>Tibouchina sp.</i>	cuijisacha	mata arco iris	GT36 GT60	1) Golpes; 2) granos provocados por la "llovizna de páramo" u "orines de suichi (arco iris)"; 3) ronchas en la piel.	1) Se cocina la hoja de helecho y cuijisacha y se baña; 2) infusión de cuijisacha; 3) se cocina la cuijisacha y se baña la parte afectada.
(Mirtaceae) <i>Eucaliptus spp.</i>		eucalipto	n.c.	1) Para baños después del parto; 2) para bañar después del parto; 3) tos	1) Se cocina arrayán, eucalipto y ruda; 2) cocción de eucalipto y ruda; 3) infusión del cogollo del eucalipto en leche hirviendo
(Musaceae) <i>Musa sp.</i>		chiros	n.c.	Alimento	Cocinados
(Myrtaceae) <i>Eugenia coryophyllata</i>		clavo	n.c.	Cólicos menstruales	Se cocinan limoncillo, hoja de naranja, canela y clavos
(Myrtaceae) <i>Myrcia sp.</i>		arrayán	GT45	1) Fortalecer dientes; 2) para baños después del parto.	1) El cogollo se masca; 2) se cocina arrayán, eucalipto y ruda

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Myrtaceae) <i>Ugni</i> sp.		guayabilla de páramo	GT27	1) Para los dolores de parto; 2) calmar dolor del parto. Abriga el estómago. Ayuda a sacar sangre después del parto en la dieta para que no se endurezca la sangre; 3) para calmar dolores antes y después del parto; evitar hemorragias y para hacer bajar la placenta.	1) Infusión de granicillo, guayabilla de páramo y manzanilla; 2) se toma la guayabilla de páramo con gotas de aguardiente quemado; 3) se cocina la guayabilla chiquita
(Orchidaceae) <i>Vanilla</i> sp.		Vainilla	n.c.	1) Corazón; 2) mal aire.	1) Infusión de coquindo, vainilla y tierra blanca; 2) infusión de chondur, coquindo y vainilla.
(Papilonaceae) <i>Phaseolus</i> sp	sachaburutu	frijol de monte	GT47	Alimento	Cocinados
(Papilonaceae) <i>Phaseolus</i> sp.		frijol Popayán	GT55	Alimento	Cocinados
(Papilonaceae) <i>Vicia faba</i>		haba	n.c.	Heridas	Se cocinan hojas de llantén, picantillo, hierba mora y haba y se lava la herida
(Papiloniaceae) <i>Pisum sativum</i>		alverjas	n.c.	Alimento	Cocinadas
(Passifloraceae) <i>Passiflora ligularis</i>		granadillo	n.c.	Dolor de cabeza	La hoja picada del granadillo se coloca sobre la frente
(Passifloraceae) <i>Passiflora mixta</i>	poroporo o tausa	curuba	GT58	Alimento	En fruta
(Piperaceae) <i>Peperomia</i> sp.	allivinan		GT21	Fiebres en niños	Se cocina el allivinan
(Piperaceae) <i>Peperomia</i> sp.	culquivanan		GT92	Suerte	Se usa el culquivanan
(Piperaceae) <i>Peperomia</i> sp.	tugsivinan		GT17 GT52	1)Calvicie; 2)fiebres altas; 3)fuegos en la boca; 4)tos; 5)tos de gripe	Se cocina el tugsivinan y se baña la cabeza al comenzar a perder el pelo; 2) Infusión caliente de tugsivinan; 3) se cocina la cuasia y tugsivinan y se gotea en el fuego; 4) infusión caliente de tigrecillo y tugsivinan; 5) se maja el tugsivinan y descansel y se toma con agua.
(Piperaceae) <i>Peperomia</i> sp.		tigrecilla	GT43	1) Fiebre; 2) tos.	1) Se macera en mortero la tigrecilla y se toma en infusión; 2) infusión caliente de tigrecilla y tugsivinan.
(Piperaceae) <i>Piper</i> sp.	gallinazo panga		GT69	1) Dolor de cabeza; 2) dolor de cabeza.	1) Emplasto de hojas de gallinazo en la frente; 2) se machacan las hojas de gallinazo y llantén y se colocan como emplasto sobre la frente.
(Piperaceae) <i>Piper</i> sp.	cuchi	arco iris	GT87	Dolor de cabeza	Las hojas del arco iris se colocan sobre la frente
(Plantaginaceae) <i>Plantago major</i>		llantén	GT84	1) Dolor de cabeza; 2) dolor de cabeza por calor; 3) heridas; 4) tos	1) Se machacan las hojas de gallinazo y llantén y se colocan como emplasto sobre la frente; 2) se coloca la hoja llantén sobre la frente; 3) se cocinan hojas de llantén, picantillo, hierba mora y haba y se lava la herida; 4) se cocina lengua de vaca, hierba mora, limoncillo y llantén.

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Polygalaceae) <i>Polygala</i> sp.		mentol	GT59	Para lesiones	Se prepara crema con el mentol
(Polygonaceae) <i>Polygonum</i> sp.		picantillo	GT72	Heridas	Se cocinan hojas de llantén, picantillo, hierba mora y haba y se lava la herida
(Polygonaceae) <i>Rumex obtusifolius</i>		lengua de vaca	GT70	Tos	Se cocina lengua de vaca, hierba mora, limoncillo y llantén
(Polypodiaceae) <i>Blechnum</i> sp.		helecho	GT37	Golpes	Se cocina la hoja de helecho con cuichisacha y se baña.
(Rosaceae) <i>Malus pumila</i> = <i>Pyrus malus</i>		manzana	GT29	1) Fiebre, tos y gripe de los niños; 2) Gripe; 3) insomnio	1) Se cocina hasta que espese tomate de árbol, choclo y manzana; 2) infusión de tomate de árbol y manzana; 3) infusión caliente de lechuga, manzana y manzanilla
(Rosaceae) <i>Prunus persica</i>		durazno	n.c.	Alimento	Fruta
(Rosaceae) <i>Rubus glaucus</i>		mora de castilla	n.c.	Llagas en la boca	Se untan los frutos verdes de mora de castilla
(Rubiaceae) <i>Cinchona</i> sp.		quina	n.c.	Para el cabello	Se machaca romero y quina y se deja en agua durante cuatro días y se unta en el cabello
(Rubiaceae) <i>Hamelia</i> sp.	ouillo panga	hoja amarilla	GT10 GT89	Madurar granos, forúnculos, nacidos, chupos	Se machacan las hojas de ají, hoja amarilla y ruda, aplica como emplasto sobre los granos
(Rubiaceae) <i>Rebunium cf. hypocarpium</i>		"mata para tener hijos"	GT61	Para tener hijos	Infusión caliente
(Rutaceae) <i>Citrus aurantium sinensis</i>		naranja	n.c.	1) Cólicos menstruales; 2) cólicos menstruales; 3) para evitar el aborto	1) Se cocinan limoncillo, hoja de naranja, canela y clavos; 2) infusión caliente de hojas de naranja y manzanilla; 3) infusión de chichaja delgadita, hoja de naranja y manzanilla
(Rutaceae) <i>Citrus limon</i>		limón	n.c.	1) Gripe; 2) Tos; 3) tos	1) Se raspa el palo de cuasia y se hace infusión en agua con limón; 2) se saca el jugo del orejón y se mezcla con clara de huevo batido y 2 limones; 3) infusión de cuasia y limón
(Rutaceae) <i>Ruta graveolens</i>		ruda	GT57	1) Fiebre; 2) para baños después del parto; 3) para bañar después del parto; 4) Insomnio; 5) madurar granos	1) Infusión caliente de ruda; 2) se cocina arrayán, eucalipto y ruda; 3) cocción de eucalipto y ruda; 4) se cocina la flor de anima, romero y ruda y se baña solo el cuerpo; 5) se machacan las hojas de ají, hoja amarilla y ruda, se coloca como emplasto sobre los granos.
(Salicaceae) <i>Salix humboldtiana</i>		sauce	n.c.	Para el cabello	Se cocinan las hojas de sauce y se lava el cabello
(Saxifragaceae) <i>Hydrangea</i> sp.	calus turrinda tugtu	hortensia	GT23	1) Dolor de cabeza por frío; 2)dolor de cabeza; 3) hinchazón por golpes	1) Se quema la hoja de la hortensia y se coloca sobre la frente; 2) Infusión de hortensia; 3) emplasto con la hoja de la hortensia.

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Scrophulariaceae) <i>Lindernia</i> sp.	azul tugtu o wijambe o palo tugtu		GT54 GT88	1) Espaciar hijos durante 2 años concentrado provoca esterilidad; 2) Limpiar sangre; 3) malestar; 4)purgante para la piel; 5) granos en la piel; 6) purgante para lombrices.	1). Se mezcla en agua ceniza blanca de tizón con el azul tugtu y se lava el último día de menstruación; 2) infusión de wijambe; 3) se prepara un jarabe con granicillo, guayabilla, chichaja, azul tugtu, cuyanguilla y manzanilla; se toma tres veces al día; 4) infusión de conejo guasca, azul tugtu y chichaja; 5) se cocina el azul tugtu y verbena y se baña; 6) se cocina el azul tugtu
(Simarubaceae) <i>Cuassia amara</i>		cuasia *	n.c.	1) Fuegos en la boca; 2)gripa; 3) tos.	1). Se cocina la cuasia y tugsivinan y se gotea en el fuego; 2) Se raspa el palo de cuasia y se hace infusión en agua con limón; 3) infusión de cuasia y limón.
(Solanaceae) <i>Brunfelsia grandiflora</i>		chiricaspi *	n.c.	1)Dolor de cabeza; 2) pulmones	1) Infusión de ámbar y chiricaspi; 2) infusión de chiricaspi
(Solanaceae) <i>Capsicum annum</i>		ají	n.c.	Madurar granos	Se machacan las hojas de ají, hoja amarilla y ruda, se coloca como emplasto sobre los granos
(Solanaceae) <i>Cyphomandra betacea</i>	sacha tomate	tomate de árbol	GT35	1) Gripa; 2) Tos; 3) fiebre, tos y gripa de los niños.	1) Infusión de tomate de árbol y manzana; 2) se cocina el fruto del tomate de árbol y se toma la infusión; 3) se cocina hasta que espese tomate de árbol, choclo y manzana
(Solanaceae) <i>Physalis peruviana</i>		uvillas (uchuvas)	n.c.	Para ardor en ojos	Se exprimen uvillas, se mezcla con miel y se aplican gotas en los ojos
(Solanaceae) <i>Solanum cf. nigrum</i>	murras ugsa	hierba mora	GT19	1) golpes y hematomas; 2)Heridas; 3) Tos	1). Se cocina la hierba mora y se coloca como emplasto; 2). se cocinan hojas de llantén, picantillo, hierba mora y haba y se lava la herida; 3) se cocina lengua de vaca, hierba mora, limoncillo y llantén.
(Solanaceae) <i>Solanum quitoense</i>		naranjilla (lulo)	n.c.	Alimento	
(Solanaceae) <i>Solanum</i> sp.	chontara		n.c.	Mal aire	Se cocina el quillabiwinja y la chontara
(Umbelliferae) <i>Apium graveolens</i>		apio	n.c.	1) Para espaciar un hijo de otro; 2) dolor en huesos	1).Se cocina guayabilla, apio, granicillo y flor de cenizo; 2) se cocina la guayabilla, apio, granicillo, limoncillo y tigreguasca; se deja espesar hasta formar jarabe
(Umbelliferae) <i>Pimpinella anisum</i>		anís	GT15	1) Aligerar el parto; 2) evitar hemorragia en el parto	1) Infusión caliente de cuyanguillo y anís; 2) infusión caliente de anís y cedrón.
(Urticaceae)	chine	ortiga	n.c.	Pereza	Se usa la ortiga
(Urticaceae) <i>Pilea</i> sp.	sipta		GT14 GT91	Fiebre	Infusión de sipta
(Valerianaceae) <i>Valeriana</i> sp.		valeriana	n.c.	Nervios	Infusión de coquindo y valeriana
(Verbenaceae) <i>Lantana camara</i>	cucosacha		GT48 GT56	Mal aire	Se cocina la flor de santa lucía y se mezcla con cucosacha (toda la planta) y se da de beber
(Verbenaceae) <i>Verbena</i> sp.		verbena	GT68	Granos en la piel	Se cocina el azul tugtu y verbena y se baña

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
(Violaceae) <i>Viola sp.</i>	tugtu violeta	flor violeta	GT30	1) Tos; 2) fiebre y tos	1) Infusión caliente de la flor violeta; 2) infusión caliente de flor violeta.
(Violaceae) <i>Viola stipularis</i>		Santa lucía	GT53 GT62	1) Mal aire; 2) irritación de los ojos; 3) tosferina.	1) Se cocina la flor de santa lucía y se mezcla con cucosacha (toda la planta) y se da de beber; 2) se maja la Santa Lucía, se saca el jugo y las goticas se aplican en los ojos; 3) se cocina toda la planta de Santa Lucía.
(Zingiberaceae) <i>Zingiber sp.</i>		jengibre	n.c.	Dolor de muelas	Se machaca el jengibre y el polvo se unta sobre la muela
<i>Hyeronima colombiana</i>		motilón	n.c.	Alimento	
Indeterminada	biwinja		n.c.	Desinfecta heridas	Se raspa la biwinja y se cocina bien, con esta agua se lava la herida
Indeterminada	chavajisi-ámber		GT50	Dolor en la garganta	Se hacen gárgaras con infusión de chavasisamble y luego se toma
Indeterminada	chichaja delgadita		n.c.	Para evitar el aborto	Infusión de chichaja delgadita, hoja de naranja y manzanilla
Indeterminada	citre panga		n.c.	Diarrea en niños	Se cocina la flor de citre panga con manzanilla
Indeterminada	conejo guasca		n.c.	Purgante para la piel	Infusión de conejo guasca, azul tugtu y chichaja
Indeterminada	leche ambe		GT18	Para bajar la leche y que sea abundante	Se usa el leche ambe
Indeterminada	quillabiwinja		n.c.	Mal aire	Se cocina el quillabiwinja y la chontara
Indeterminada		altísimo	n.c.	Salida del colon	Se usa la hoja de la altísima con lana
Indeterminada		balsamo rosado	n.c.	Sangre en la orina	Se cocina la acacia la india, tachi, balsamo rosado y caraña
Indeterminada		caraña	n.c.	Sangre en la orina	Se cocinan la acacia la india, tachi, bálsamo rosado y caraña
Indeterminada		cedrón	GT11	1) Evitar hemorragia en el parto; 2)cólicos, dolor de parto y hemorragias	1).Infusión caliente de anís y cedrón; 2) infusión caliente de limoncillo, manzanilla y cedrón
Indeterminada	puka tugtu	flor roja	n.c.	Cólicos menstruales	Infusión caliente de puka tugtu
Indeterminada		goma	n.c.	Fiebre en niños por mal viento	Infusión caliente de pepas de linaza, goma, coquindo y chondur
Indeterminada		granicillo	n.c.	1). Para espaciar un hijo de otro; 2)para evitar hemorragia en el parto; 3) para los dolores de parto; 4) malestar; 5) cistitis	1) Se cocina guayabilla, apio, granicillo y flor de cenizo ; 2)desde el quinto mes de embarazo las mujeres toman una infusión de granicillo y manzanilla; 3) infusión de granicillo, guayabilla de páramo y manzanilla; 4) Se prepara un jarabe de la mezcla de granicillo, guayabilla, chichaja, azul tugtu, cuyanguilla y manzanilla; se toma tres veces al día; 5) se cocina granicillo y guayabilla
Indeterminada		guayabilla grande	n.c.	1).Malestar; 2) acelerar parto; 3) para espaciar un hijo de otro; 4)purgante, emborracha como el yagé; 5) dolor en huesos; 6) Cistitis; 7) sangre en la orina.	1) Se prepara un jarabe de la mezcla de granicillo, guayabilla, chichaja, azu tugtu, cuyanguilla y manzanilla; se toma tres veces al día; 2) se cocina la guayabilla con panela y medio litro de aguardiente; 3) se cocina guayabilla, apio, granicillo y flor de cenizo; 4) se toma la guayabilla grande; 5) se cocina la guayabilla, apio, granicillo, limoncillo y tigreguasca; se deja espesar hasta formar jarabe; 6) se cocina granicillo y guayabilla; 7) infusión caliente de cuyanguilla y guayabilla.

Continuación Tabla 1. Plantas medicinales y alimenticias utilizadas por la mujer inga del municipio de Santiago, valle de Sibundoy

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE INGA	NOMBRE ESPAÑOL	# c	USO	PREPARACION
Indeterminada		tachi ***	n.c.	Sangre en la orina	Se cocina la acacia la india, tachi, bálsamo rosado y coroña
Indeterminada		tigre guasca *	n.c.	1) Purgante; 2) dolor en huesos.	1) Se cocina la tigreguasca; 2) se cocina la guayabilla, apio, granicillo, limoncillo y tigreguasca; se deja espesar hasta formar jarabe.
Indeterminada		vinagrera	n.c.	Ansiedad	Infusión caliente de vinagrera

Convenciones:

- * traídas del bajo Putumayo
- ** la linaza *Linum usitatissimum* es traída del mercado de Pasto
- *** el tachi es traído de plantas de la Guajira
- el resto crecen en los potreros o en el páramo que circunda el valle.
- n.c. no recolectadas

EL GÉNERO *HEBECLINIUM* (ASTERACEAE, EUPATORIEAE) EN COLOMBIA

por

Santiago Díaz-Piedrahita¹ & Gina Paola Méndez-Ramírez²

Resumen

Díaz-Piedrahita, S. & G. P. Méndez-Ramírez: El género *Hebeclinium* (Asteraceae, Eupatorieae) en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24 (90): 25-44, 2000. ISSN 0370-3908.

Se presenta una revisión del género *Hebeclinium*, del cual están representadas en Colombia quince especies, doce de ellas endémicas y tres nuevas. Se ilustran todas las especies y se adiciona una clave actualizada para la determinación de las mismas.

Palabras clave: *Hebeclinium*, Asteraceae, Eupatorieae, Hebecliniinae, Colombia, Taxonomía.

Abstract

Three new species of *Hebeclinium* from Colombia are described and illustrated. The limits of the previously described species are defined. A key for the fifteen Colombian species is provided.

Key words: *Hebeclinium*, Asteraceae, Eupatorieae, Hebecliniinae, Colombia, Taxonomy.

El género *Hebeclinium* (Hebecliniinae, Eupatorieae) fue propuesto por De Candolle (1836) para dos especies que compartían la característica de tener el receptáculo redondeado y pubescente. Posteriormente Baker (1876) lo redujo a una sección del género *Eupatorium*, en su sentido más amplio, rango en el cual fue tratado por más de cien años, enriqueciéndose el número de especies en cerca de doce. King & Robinson (1969) lo redefinieron como género, lo ubicaron dentro de la subtribu Hebecliniinae, de la tribu Eupatorieae, y publicaron una clave para dife-

renciar las especies conocidas hasta entonces. Robinson (1997) describió dos nuevas especies originarias de Colombia. *Hebeclinium* presenta, además del receptáculo redondeado, esclerificado y piloso, los apéndices apicales de las anteras son alargados y las inflorescencias se caracterizan por ser cimas paniculadas laxas. Las especies de *Hebeclinium* se concentran en el norte de los Andes, en territorio de Colombia, Venezuela y Ecuador, aunque unas pocas especies prosperan en el sur del Perú y en el occidente de Costa Rica y Panamá. La especie típica (*Hebeclinium macrophyllum* [L.] DC.), es la más ampliamente distribuida dentro del trópico americano. Tras esta revisión se completan veintiseis especies para el género, de las cuales quince prosperan en Colombia, siendo doce de ellas endémicas del territorio nacional. Durante el pre-

¹ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Apartado 44763, revista@accefyn.org.co

² Instituto de Ciencias Naturales, Apartado Aéreo 7495, Bogotá. gmendez@ciencias.ciencias.unal.edu.co

sente estudio se encontraron tres nuevas especies que se dan a conocer; se presenta además una clave actualizada para las especies colombianas.

Hebeclinium DC., Prodr. 5: 136. 1836.

Especie tipo: *Eupatorium macrophyllum* L. [= *Hebeclinium macrophyllum* (L.) DC.] *Eupatorium* sección *Hebeclinium* (DC.) Benth. ex Baker in C. Martius, Fl. Bras. 6(2): 345. 1876.

Etimología: El nombre del género hace alusión a la presencia de pelos finos en el receptáculo.

Hierbas o sufrúcticas grandes y erectos, con ramificación moderada. Tallos cilíndricos a aristados, levemente estriados. Hojas opuestas, generalmente pecioladas; pecíolos largos; lámina anchamente ovada o lanceolada a deltoidea, base aguda a cordada, margen generalmente crenada o aserrada, nerviación pinnada, venas ascendentes o trinervadas desde cerca de la base; a menudo sobre la superficie inferior glándulas pequeñas o indiferenciadas, (numerosas en *H. macrophyllum*). Inflorescencias formadas por una cima laxa con ramas abiertas; pedicelos cortos, a menudo formando un ángulo recto con el tallo. Involucros anchamente acampanados; filarias 16-40, subimbricadas, dispuestas en 3-5 series desiguales y graduales, angostamente oblongas a ovadas u ovado-lanceoladas, las externas persistentes, las internas decíduas; receptáculo hemisférico, a menudo con el centro desigual, esclerificado (superficie interna parenquimatosa en *H. guevarae*), densamente hirsuto. Flores 12-75 por capítulo; corolas blancas, rosadas o lila, estrechamente funeliformes, superficie externa glabra por debajo, superficie interna de la garganta con numerosos pelos en algunas especies; lóbulos triangulares, ligeramente más largos que anchos, lisos en ambas superficies, generalmente con pelos uniseriados multicelulares prominentes y con unas pocas glándulas sobre la superficie externa; collar de las anteras por lo general delgado; apéndices de las anteras grandes, ovado-triangulares a oblongos, ligeramente más largos que anchos; base del estílo no ensanchada y glabra; ramas estigmáticas estrechamente filiformes, cilíndricas y mamilosas. Aqueños prismáticos, a menudo ligeramente incurvados, de 1-3 mm long, angostos hacia abajo, con 4-5 costillas, séculas a veces presentes; carpodio escasamente diferenciado; pappus de ca. 30-40 cerdas capilares persistentes, angostas, escábridas, organizadas en una serie, algunas veces ensanchadas hacia el ápice. Polen tricolpado, esférico, equinado, de ca. 17 μm de diámetro.

Número cromosómico $x = 10$.

Clave artificial para las especies colombianas de *Hebeclinium*

- 1- Corolas provistas de pelos en la parte interior de la garganta. 2
- 2- Tallos y hojas cubiertos de pubescencia blanca (pelos densos, largos y sedosos), flósculos 50-70 por capítulo (1) *H. sericeum*
- 2'- Tallos y hojas con pubescencia corta, dispersa y de color castaño pálido, flósculos 20-30 por capítulo 3
- 3- Flósculos ca. 20 por capítulo 4
- 4- Hojas pinnadas (cerca de 10 nervios por lado), ovadas y con margen crenada; corolas pálidas y de color uniforme (2) *H. guevarae*
- 4'- Hojas trinervadas (tres nervios principales parten desde la base), anchamente ovadas o deltoideas, con margen aserrado-dentada; corolas rojizas en la porción distal, hojas (3) *H. killipii*
- 3'- Flósculos ca. 30 por capítulo (4) *H. wurdackianum*
- 1'- Corolas carentes de pelos en su interior 5
- 5- Hojas lanceoladas a angosto ovadas 6
- 6- Envés foliar pubérulo, receptáculo glabro (5) *H. lellingeri*
- 6'- Envés foliar densamente pubescente y de color castaño, receptáculo piloso, filarias con el dorso glabro o apenas pubérulo, margen foliar crenado-aserrada (6) *H. phoenicticum*
- 5'- Hojas anchamente ovadas a cordadas 7
- 7 - Margen foliar anchamente crenado-dentada 8
- 8 - Filarias internas agudas en el ápice y con dos nervios conspicuos, flósculos 50-80 por capítulo (7) *H. macrophyllum*
- 8'- Filarias internas obtusas a redondeadas en el ápice y con tres a cuatro nervios, flósculos ca. 20 por capítulo (8) *H. erioclinium*
- 7'- Margen foliar aserrada, filarias internas obtusas 9
- 9 - Flores blancas o verde pálidas 10
- 10- Tallos levemente tetrágones con indumento sordido lanoso, hojas elípticas con base redondeada a cuneada (9) *H. gentryi*

- 10'**- Tallos cilíndricos con indumento pubérulo, hojas anchamente ovadas con base cordada a truncada (10) *H. frontinoense*
- 9'**. Flores de color lila o purpurinas 11
- 11** - Tallos aristados o cuadrangulares 12
- 12** – Plantas herbáceas con tallos apenas aristados, glabras con base redondeada a cuneada (11) *H. flabellatum*
- 12'**- Plantas arbustivas con tallos cuadrangulares, hojas pubescentes con la base cordada (12) *H. tetragonum*
- 11'** - Tallos cilíndricos o subcilíndricos 13
- 13** - Hojas anchamente ovadas con ápice redondeado (13) *H. torondoyense*
- 13'**- Hojas ovadas 14
- 14** – Hojas con el ápice largamente cuspidado, margen regularmente dentada, dientes triangulares, envés con puntuaciones glandulares (14) *H. longicupidatum*
- 14'**- Hojas con el ápice sutilmente agudo, margen hacia la base entera, el resto gruesa y sutilmente aserrada, envés sin puntuaciones glandulares (15) *H. escobariae*
- 1-** *Hebeclinium sericeum* (H.B.K.) R. King & H. Robins.
Phytologia 21(5):300.1971. Figs. 1 y 2

Eupatorium sericeum H.B.K. Nov. Gen. Sp. Pl. 4: 86.
Ed. Folio.1818.

Osmia sericea (H.B.K.) Sch. Bip. Pollichia 22-24: 252.
1866.

Tipo. Sin localidad precisa, *Humboldt & Bonpland* s.n.(P) [posiblemente herborizado en los alrededores del Salto de Tequendama, Cundinamarca, Colombia].

Etimología. El epíteto específico hace referencia al denso indumento seríceo que cubre toda la planta.

Frúctices a veces semiapoyantes hasta de 3 m, notablemente ramificados, tallos cilíndricos y flexuosos, cubiertos de abundante indumento blanco sedoso, en su mayoría de madera blanda y con la médula muy desarrollada, entrenudos alargados, a menudo de 15-20 cm. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 10-15 cm long, blanco sedosos; lámina foliar de 14-30 cm long x 10-22 cm lat, anchamente ovada, ápice largamente acuminado-cuspi-

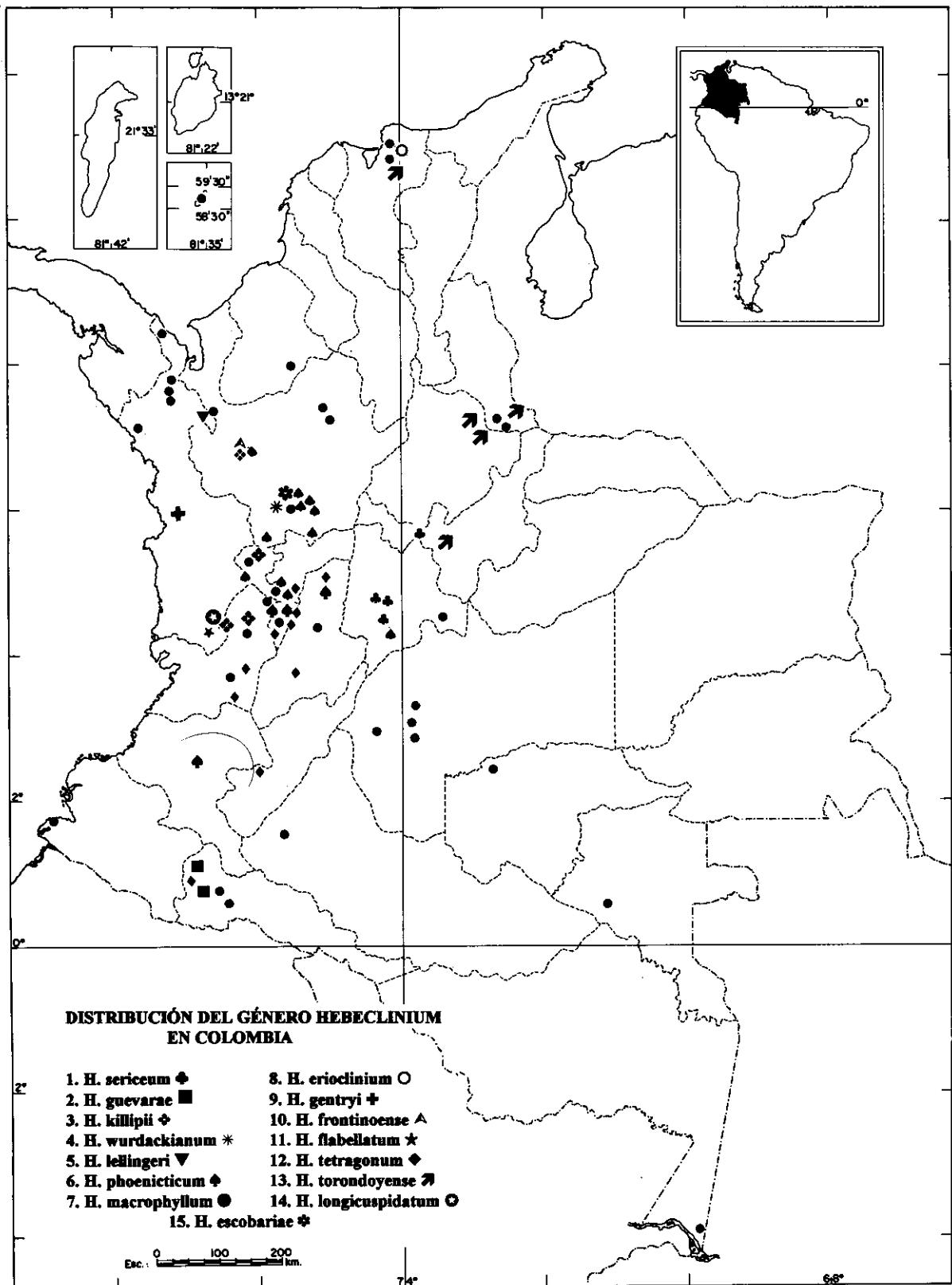
dado, base cordada, margen aserrada, dientes largos y cortos alternados, de hasta 5 mm long, trinervadas desde cerca de la base, con dos pares de nervios menores hacia abajo, superficie adaxial verde pálido y con indumento corto grisáceo y sedoso, superficie abaxial canesciente y sedoso-tomentoso.

Inflorescencias dispuestas en panículas amplias, hasta de 30 cm altura x 35 cm de ancho, con abundantes capítulos pequeños, de ca. 5 mm alt; ca. 20 flósculos por capítulo, involucro acampanado, filarias ca. 30 por capítulo, dispuestas en cuatro series graduales, fusco-estramíneas, las más externas anchamente ovadas, de 1.0-2.0 mm long x 0.5 mm lat, vináceas o purpurinas, las intermedias ovado -elípticas, de 2.5-4.0 mm long x 1 mm lat, las internas angosto-ovadas, de 4.5 mm long x 0.4 mm lat, pajizas, obtusas o redondeadas en el ápice, y con cuatro nervios, dos centrales prominentes, margen ciliada; receptáculo convexo, alveolado y densamente lanoso; corolas lila o rosadas, tubuloso-acampanadas, de ca. 3 mm long, gradualmente ensanchada hacia el ápice, porción tubular de 2 mm long, tubo ligeramente ensanchado en la base, con lóbulos pequeños, estigmas lila. Aqueños prismáticos, de 1-3 mm long, con costillas engrosadas hacia arriba y con unas pocas glándulas sésiles; pappus estramíneo, setas desiguales, hasta de 3 mm long, más largas que el aquenio, carpopodio irregular.

Distribución geográfica: Esta especie ha sido herborizada en territorio de los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, entre los 1700 y los 2600 metros de altura.

Comentarios. Esta es una de las cuatro especies que presenta pelos en la parte interior de la garganta de los flósculos; sin embargo, se separa fácilmente de las del grupo por el notable desarrollo de sus hojas, por el abundante número de flósculos, y especialmente por la densa pubescencia blanca formada por cuantiosos pelos largos y sedosos, que cubren toda la planta.

Material examinado: COLOMBIA, BOYACÁ: carretera Chiquinquirá-Pauna, San Antonio, 2400-2600 m, 18 Mar 1986, J. L. Fernández et al. 5960 (COL, NY); CUNDINAMARCA: 3000 m, 1921, Ariste José Hno.s.n. (US); Salto de Tequendama, La Hondonada, 2250-2300 m, 2 Oct 1938, J. Cuatrecasas 166B (COL, US); Soacha, carretera Chusacá-Las Mesitas, alrededores del Salto del Tequendama, 2460 m, 13 Ago 1980, S. Díaz 2221 (COL [2 pl.]); Albán, La María, 2000 m, 1 May 1965, E. Forero 184 (COL); Facatativá, vía Albán-Los Alpes, 1700 m, 20 Abr 1961, G. Huertas & L. A. Camargo 5104 (COL); Mosquera, 2600 m, 24 Jun 1965, R. M. King et al. 5747 (COL, NY, US); Bogotá, en el Salto y cerca de Tenasucá,



2000-2500 m, Ene 1854, J. J. Triana 2276/I = 1173 (COL, US); Inmediaciones del Cerro del Ermitaño, abajo del Salto de Tequendama, 2100 m, 6 Jul 1963, L. Uribe 4357 (COL, US); id. id., sudeste de Santandercito, 2100 m, 10 Jul 1967, L. Uribe 5863 (COL, US); SANTANDER: Bolívar, cueva de las Guacamayas, Mar 1949, L. Uribe 1672 (US).

2 - *Hebeclinium guevaraee* (R. King & H. Robins.) R. King & H. Robins. *Phytologia* 21(5):299. 1971 Fig. 3

Eupatorium guevaraee R. King & H. Robins. Sida 3: 322. 1969.

Tipo: Colombia, PUTUMAYO: El Mirador, 50 Km al este de San Francisco, 2100 m, 5 Ago 1965, R. M. King & A. Guevara 6183 (holótipo US, isótipo COL).

Etimología. Especie dedicada a Alvaro Guevara, uno de los herborizadores de la colección típica.

Sufrúticos erectos y pobemente ramificados, hasta de 1 metro alt, tallos cilíndricos, medulosos, corteza estriada, glabra o ligeramente pubescente; hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de hasta 15 mm long; lámina foliar de 8 cm long x 5 cm lat, ovada, cortamente acuminada y con la base redondeada a cordada, margen dentado-crenada, venas foliares muy prominentes en el envés, ca. 10 por lado, 3 pares mayores en la mitad inferior.

Inflorescencias de ca. 35-40 cm long, dispuestas en panículas cimosas laxas; capítulos discoideos acampanados, de ca. de 5 mm lat x 8 mm alt, incluidas las ramas estigmáticas; receptáculo convexo con pelos dispersos; filarias 30-35 por capítulo, dispuestas en 4-5 series, anchamente lanceoladas, con el ápice más bien redondeado y con tres nervios dorsales, márgenes de las filarias muy finamente aserrados; flósculos ca. 20 por capítulo, blanquecinos, tubulares, angostos y funeliformes, de ca. 3 mm long, incluidos los lóbulos, pentalobulados, lóbulos casi el doble de largos como de anchos, dorsalmente con varios pelos multicelulares prominentes y unas pocas glándulas, el resto de la superficie externa glabra; porción superior del tubo de la corola con una serie de pelos multicelulares, estambres apendiculados, pappus formado por ca. de 40 setas estrigosas, algunas de ellas ligeramente ensanchadas en el ápice, y de ca. 3 mm long. Ajenios prismáticos, de 1.2-1.5 mm long, con 4-5 costillas, castaño oscuros, glabros en la parte inferior y con unas pocas glándulas en la parte superior, base del ajenio ensanchada y diferenciada en un carpopodio.

Distribución geográfica: Esta especie ha sido herborizada en el departamento del Putumayo, en un ran-

go altitudinal comprendido entre los 1350 y los 2100 metros.

Comentarios. Esta especie presenta pelos en el interior de la garganta. Muestra su mayor afinidad con *Hebeclinium killipii*, de la cual se separa por el color de las flores pálido y uniforme, la margen crenada, y la nerviación plinervada.

Material examinado: COLOMBIA, PUTUMAYO: Villa Garzón, carretera Puerto Asís, 1350 m, 3-5 May 1994, J. L. Fernández et al. 11411 (COL).

3 - *Hebeclinium killipii* (B.L. Robins.) R. King & H. Robins. *Phytologia* 32(6): 284. 1975. Fig. 4

Eupatorium killipii B.L. Robins. Contr. Gray. Herb. 77: 21. 1926.

Eupatorium cuatrecasasii R. King & H. Robins. Sida 3: 324. 1969. Tipo: Colombia, Valle, vertiente occidental de la cordillera occidental, hoyo del río Sanquinini, la Laguna, 1200-1400 m, 17 Dic 1943, J. Cuatrecasas 15607 (holótipo US).

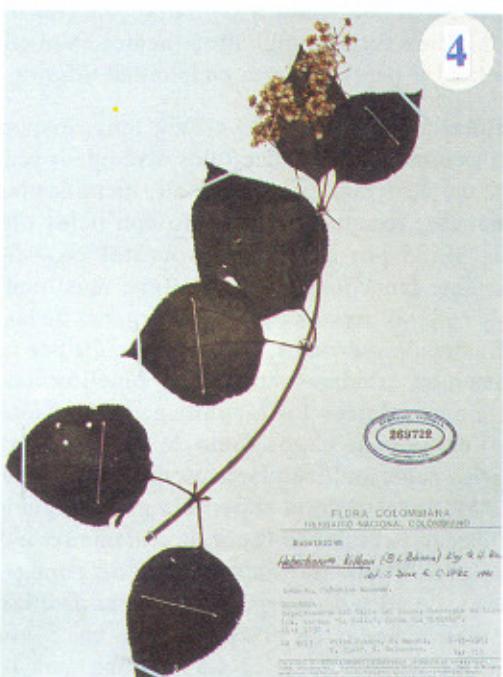
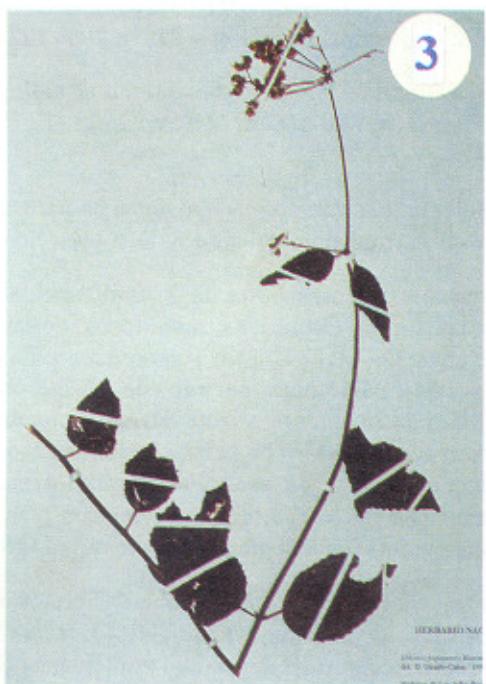
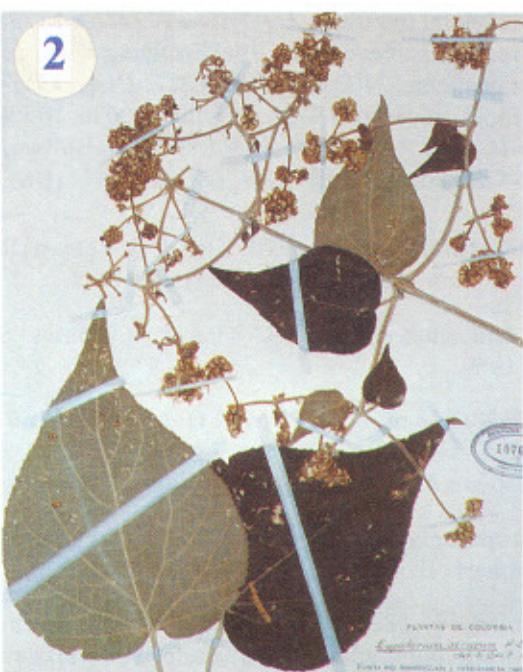
Hebeclinium cuatrecasasii (R. M. King & H. Robins.) R. King & H. Robins. *Phytologia* 21(5): 299. 1971.

Tipo. Colombia, VALLE: bosque en el valle del río Dagua, Cisneros, 300-500 m, 21 Sep 1922, E. P. Killip 11488 (Gr.).

Etimología. Especie dedicada al botánico norteamericano Elsworth Payne Killip, quien recogió la colección típica.

Hierbas sufruticosas hasta de 3 m alt, erectas, poco ramificadas. Tallos cilíndricos, medulosos, corteza ligeramente canalicular, glabra o ligeramente pubescente; hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 2.5-3.8 cm long; lámina foliar de 10 cm long x 8 cm lat, anchamente ovada, cortamente acuminada y con la base redondeada a ligeramente atenuada, margen aserrado-dentada, densamente pubescentes en las venas, con tres nervios principales palmeados, con dos pares mayores en la mitad inferior.

Inflorescencias dispuestas en panículas-cimosas laxas; capítulos discoideos, acampanados, de ca. 5 mm lat x 7 mm alt; receptáculo muy cónico con numerosos pelos largos, con ca. 20 flósculos; filarias 30-35 por capítulo, con 5-7 nervios, dispuestas en 5-6 series, anchamente lanceoladas, con el ápice redondeado, margen de las filarias aserrado-ciliadas; flósculos verde-blanquecinos, a veces con la parte superior rojo-violácea, estrechamente funeliformes, de ca. 3.5 mm long (incluyendo los lóbulos),



Figuras 1-4. 1-2. *Hebeclinium sericeum* (H.B.K.) R. M. King & H. Robinson. Izquierda tomado de S. Díaz 2221 (COL); derecha tomado de L. Uribe 5863 (COL); 3. *Hebeclinium guevarae* (R. M. King & H. Robinson) R. M. King & H. Robinson. Tomado de J. L. Fernández et al. 11411 (COL); 4. *Hebeclinium killipii* (B.L. Robinson) R. M. King & H. Robinson. Tomado de P. Franco et al. 1877 (COL)

pentalobuladas; lóbulos de más de dos veces de largos que de anchos, superficie externa de la corola glabra por debajo, con glándulas en los lóbulos; superficie interna de la corola con pelos multicelulares uniseriados más bien largos; pappus compuesto por 35-40 setas muy ensanchadas en el ápice, de ca. 3 mm long. Aqueños prismáticos, de 1.5 mm long, de con 4-5 costillas, de color castaño oscuro, con sétulas; base del aquenio ensanchada y diferenciada en un carpopodio.

Distribución geográfica: Esta especie ha sido herborizada en territorio de los departamentos de Antioquia, Risaralda y Valle, en altitudes comprendidas entre los 1200 y los 2000 metros. Su área se extiende hasta la provincia de Carchi en Ecuador.

Comentarios: *Hebeclinium guevarae* se caracteriza por las hojas con margen aserrado-dentada y con nerviación marcadamente trinervada desde la base foliar; el color de las flores varía ligeramente; en la mayoría de los ejemplares estudiados se presentan verde-blanquecinas, habiendo algunos pliegos con flores lila pálido, particularmente en la parte superior. La base foliar generalmente redondeada puede aparecer más o menos atenuada. La densidad del indumento también varía, siendo más notable en los ejemplares provenientes de los alrededores de La Elvira, en la vía Cali-Buenaventura.

Material examinado: COLOMBIA, ANTIOQUIA: Frontino, km. 27 de la carretera Nutibara-Murí, 21 Sep 1987, J. Zarucchi et al. 5521 (COL, US); RISARALDA: Mistrató, corregimiento de San Antonio de Chamí, 1600-1650 m, 24 Abr 1992, J. L. Fernández et al. 9953 (COL); VALLE: Argelia, vereda La Bella, finca La Miranda, 1877 m, 25 Ene 1983, P. Franco et al. 1877 (COL [2 pl.], US); Cali, carretera a Buenaventura, corregimiento La Elvira, 1900 m, 17 Oct 1994, J. Giraldo-Gensini & L. O. Agredo 505 (US); Restrepo, vereda Román, vía Pavas- Restrepo, 1720 m, 19 Abr 1990, J. E. Ramos 2579 (US).

4- *Hebeclinium wurdackianum* H. Robinson Biollania ed. esp 6: 513. 1997. Fig. 5

Tipo. Colombia, ANTIOQUIA: Frontino, corregimiento Nutibara, cuenca alta del río Cuevas, finca de Libardo Rodríguez, 1770 m, 23 Sep 1987, D. Sánchez, C. Orrego, S. Sylva, G. Martínez, D. Restrepo y M. Bahamón 1598 (holotipo MO, isótipos COL (2 pl.), MEDEL, HUA).

Etimología. Nominada en homenaje a John Wurdack, destacado botánico norteamericano.

Plantas herbáceas, perennes, de aproximadamente 2 metros, tallos cilíndricos de color café oscuro, de hasta 12

mm diam., hacia la parte superior densamente con indumento hirsuto rojizo. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 2-4 cm long, hirsutos; lámina de herbácea a subcoriácea, anchamente ovado-triangular, de 10-17 cm long x 7-13 cm lat, subcordada en la base o bien anchamente redondeada, margen abundantemente denticulada, ápice acuminado; haz foliar con áreas del retículo densamente pilosas, pelos con base engrosada, envés foliar teñido de púrpura, casi siempre los nervios son teñidos de púrpura y se hacen más pálidos e hirsutos hacia los extremos, nervios secundarios dispuestos en pares subopuestos.

Inflorescencia muy cimosa, ramas opuestas y anchamente divaricadas, pedúnculos de 2-12 mm long, con pelos hirtos rojizos. Capítulos súbitamente acampanados, de ca. 7 mm alt x 5-6 mm lat, brácteas del involucro ca. 50, verdes que gradualmente pasan a café pálido, dispuestas en seis series, anchamente ovadas o bien oblongas u oblongo-lanceoladas, de 0.7-5.0 mm long x 0.7-1.0 mm lat, redondeadas en el ápice, exteriormente glabras y con cuatro costillas. Receptáculo hirsuto. Flores ca. 30 por capítulo, corola tubular en la parte inferior y angostoinfundibuliforme en la parte inferior, purpúrea, de ca. 4 mm long, interiormente pubérula, tubo de ca. 1.7 mm long, garganta de 1.7 mm long, lóbulos de ca. 0.5 mm long x 0.3 mm lat, exteriormente pubérulos. Tecas de las anteras de 0.9 mm long, apéndices apicales oblongos. Aqueños de ca. 1.8 mm long, inferiormente glabros, en la parte superior algo glanduliferos, ápice setulífero, setas del pappus blancas de ca. 4 mm long, con el ápice sutilmente ensanchado o no.

Distribución geográfica. Conocida hasta ahora sólo por el ejemplar tipo proveniente de Frontino, en el departamento de Antioquia, colectada a 1770 metros de altitud.

Comentarios. *Hebeclinium wurdackianum* es una de las especies que presenta pelos en el interior de la corola. Los tallos usualmente son gruesos, con abundantes pelos hirsutos de color rojizo o púrpura. Las hojas son subtruncadas en la base, escasamente trinervadas con dos pares de venas iguales y ascendentes a lado y lado de la central. Las márgenes inferiores son redondeadas y las laterales contienen venas terciarias abiertas.

5- *Hebeclinium lellingeri* R. M. King & H. Robinson. Phytologia 27(6): 389. 1974. Fig. 6

Tipo. Colombia, CHOCÓ: lado noroccidente del Alto del Buey, camino del filo, desde la unión del ramal del río Mutatá, arriba del río Dos Bocas, hacia el pico del Alto del Buey, 1450 – 1750 m, 9 Feb 1971, D.B. Lellinger & E.R. de la Sota 223 (holotipo US).

Etimología. Especie dedicada al Dr. David B. Lellinger, uno de los herborizadores de la colección típica.

Plantas sufruticosas o bien escandentes, hasta de 60 cm alt, poco ramificadas; tallos cilíndricos negruzcos, apenas disperso-pubérulos; hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 6-10 mm long, lámina angosto-elíptica, 4-10 cm long x 1.3-3.5 cm lat, margen remotamente aserrado, ápice cortamente angosto-acuminado, base cortamente angosto-cuneada, nerviación pinada, superficie adaxial glabra, superficie abaxial ligeramente pubérula.

Inflorescencias paniculadas, ramas rectas, patentes, pedicelos de 1-5 mm long, densamente pubérulos; capítulos de ca. 6 mm alt, x 3-4 mm diam, filarias ca. 35-40, subimbricadas y dispuestas en 5 series muy desiguales, de 1-4 mm long x 0.8 mm lat, oblongas o bien oblongo-lineares, redondeadas en el ápice, con la margen diminutamente fimbriadas y glabras y con 2-3 costillas en el dorso; receptáculo hemisférico, glabro y densamente escleroideo; flósculos ca 22-25, corola de ca. 3 mm long, angosto infundibuliforme, lilacina, glabra en la base y en el interior, lóbulos cortamente triangulares, tal largos como anchos y glandulíferos y pilosos en el dorso; filamentos delgados, tecas de ca 0.9 mm. long, apéndice apical oblongo-ovado; ramas estigmáticas tenuemente filiformes y densamente papilosa, papillas suaves; aquenios de ca 2 mm long, con escasas setas y glándulas; carpopodio casi siempre asimétrico; setas del pappus ligeramente ensanchadas en el ápice.

Distribución geográfica. Conocida hasta ahora sólo por el ejemplar tipo proveniente del Alto del Buey en el departamento del Chocó, colectada entre los 1450 y los 1750 metros de altitud.

Comentarios. Esta especie, cercana a *Hebeclinium phoenicticum*, se distingue por sus hojas más suaves y glabras y por el receptáculo glabro, carácter poco usual en el género.

6- ***Hebeclinium phoenicticum* (B.L. Robins.) R. King & H. Robins. Phytologia 21(5): 300. 1971. Fig. 7**

Eupatorium phoenicticum B. L. Robins. Contr. Gray Herb. N. S.: 60:26. 1919.

Tipo. Colombia, TOLIMA: Murillo, 2200-2600 m, 18 Dic 1917, F. W. Pennell 3159 (Gr, NY, US).

Etimología. El epíteto específico alude al color rojizo del indumento que cubre los tallos y las hojas de la planta.

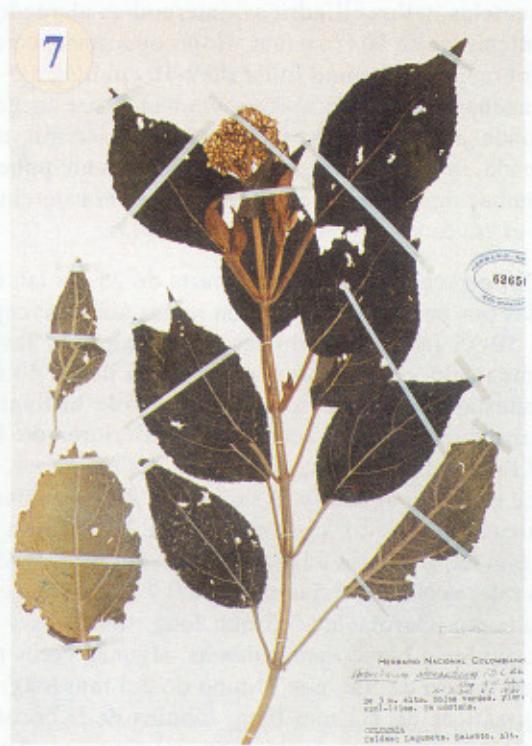
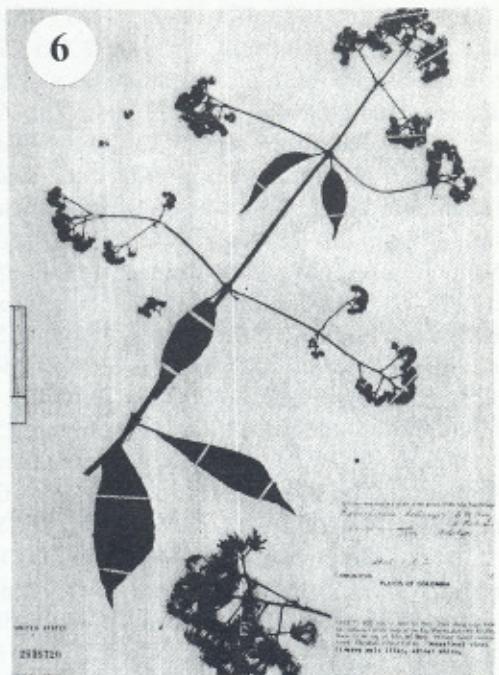
Arbustos generalmente de 2 m de altura, excepcionalmente hasta de 4 m, algunas veces con ramas semiaiyoyantes. Tallos cilíndricos, con médula blanca muy desarrollada, cubiertos por indumento tomentoso a lanoso de color castaño claro, a veces con tono rojizo. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 1.5-5.0 cm long, ligeramente ensanchados en la base y amplectantes; lámina foliar de 5.5-17.5 cm long x 2.0-11.5 cm lat, ovada, base redondeada a cuneada, ápice agudo y ligeramente cuspidado, margen crenada a aserrada, haz foliar hirsuta, ligeramente áspera al tacto, envés velutino, muy suave al tacto, nervio medio promínulo por la haz, nervios secundarios 5-8 por lado, alternos o subopuestos y ascendentes, anastomosados cerca de la margen, retículo promínulo.

Inflorescencias dispuestas en tirso corimbífero, hasta de 35 cm altura x 35 cm lat, ramas densamente lanosas, decrecientes, las últimas de 1-5 mm long; capítulos de 5-8 mm alt, con ca. 20 flósculos; receptáculo convexo a hemisférico, redondeado, piloso, de ca. 1 mm diam, filarias 20-24, dispuestas en 4-5 series desiguales, obtusas en el ápice y ciliadas en los márgenes, las exteriores triangulares, densamente cubiertas por indumento unicelular lanoso, de color marrón oscuro, de 2.5 mm long x 0.5 mm lat, las intermedias ovado-elípticas, de 3-4 mm long x 1.0-1.5 mm lat, con menos indumento en el dorso, similar al de las filarias exteriores, las interiores angosto-ovadas, de 4.5 mm long x 1 mm lat, con la base de color crema y glabra; flósculos tubulares, de color verde liláceo, ensanchados hacia el ápice, de 4 mm long, porción tubular de 3 mm long, lóbulos muy pequeños, ramas estigmáticas de 4 mm long. Aquenios prismáticos, de 1.5 mm long, con 5 costillas, negros y con escasos pelos cerca del ápice; carpopodio asimétrico y de color más claro; pappus estramíneo, setas desiguales, las mayores hasta de 4 mm long.

Distribución geográfica. Esta especie ha sido herborizada en territorio de los departamentos de Antioquia, Cauca, Caldas, Cundinamarca, Chocó, Quindío, Risaralda y Tolima, en altitudes comprendidas entre los 1500 y los 3000 metros.

Comentarios. Esta especie muestra su mayor afinidad con *Hebeclinium lellingeri*, de la que se separa fácilmente por el envés pubescente de las hojas, con pelos de color castaño, y por el receptáculo piloso.

Material examinado. COLOMBIA, ANTIOQUIA: Caldas, vereda La Corrala, finca La Zarza, 2440 m, 28 Abr 1986, L. Albert et al. 6635 (HUA, MEDEL); id. id., L. Albert et al. 6651 (HUA, MEDEL, US); id. id. L. Albert et al. 6668 (COL [2 pl.], HUA, MEDEL); Santa Helena, 1500-2000 m, 1 Ene 1931, W.A. Archer 1244 (US); Medellín, La



Figuras 5-8. 5. *Hebeclinium wurdackianum* H. Robinson. Tomado de D. Sánchez et al. 1598 (Isotipus, COL); 6. *Hebeclinium lellingerii* R. M. King & H. Robinson. Tomado del tipo D.B. Lellinger & E.R. de la Sota 223 (holotipo US); 7. *Hebeclinium phoenicticum* (B. L. Robinson) R. M. King & H. Robinson. Tomado de K. von Sneidern 3535 (COL); 8. *Hebeclinium macrophyllum* (L.) DC. Tomado de F. J. Roldán 1421 (COL).

Sierra, 2000 m, 1 Ene 1939, W.A. Archer 1481 (US); Santa Helena, vía Medellín-Rionegro, 2500 m, 2 Abr 1949, A. Betancourt et al. 609 (US); entre Buenavista y el Alto del Chaquiro, norte de Uramá, 2100-2500 m, 5 Abr 1944, E. L. Core 550 (US); San Pedro, Ago 1938, Daniel Hno. et al. 1568 (COL, US); Páramo de Sonsón, 3000 m, 26 Ene 1947, Daniel Hno. 3447 (COL, US); Alto de Capiro, vía Sonsón-Abejorral, 2800 m, 26-28 May 1944, J. A. Ewan 15760 (US); Santa Elena vía Medellín-Rionegro, 2300-2500 m, 14 Dic 1946, P. Falla 3 (COL); vía Medellín-Rionegro, 2500 m, 17 Nov 1948, E. P. Killip et al. 39890 (US); Las Palmas, entre Medellín y El Retiro, 11 Nov 1946, J. Sánchez 16 (US); San Pedro, 2400 m, 14 Jul 1938, Tomás Hno. 230 (COL); Medellín, alto de Santa Elena, 2500 m, 15 Ene 1960, L. Uribe 3418 (COL); Medellín, cerro del Padre Amaya, 6.9 Km de Medellín a Santafé de Antioquia, 2640 m, 10 Mar 1987, J. L. Zarucchi et al. 4619 (NY, US); id. id., 22 May 1988, J. L. Zarucchi et al. 6794 (COL, NY, US); Jardín, Km 20 vía Jardín-Riosucio, ca 15 Km SE de Jardín, alto de Ventanas, 2700-2900 m, 29 Oct 1988, J. L. Zarucchi et al. 6934 (COL, US); CAUCA: Parque Nacional Natural Munchique, El Tambo, vereda La Romelia, La Gallera, 1500 m, 25 Jul 1993, C. Barbosa et al. 8684 (COL); CALDAS: Laguneta, Salento, 2800 m, 21 Mar 1942, K. v. Sneidern 3035a (NY); id. id. K. v. Sneidern 3535 (COL [2 pl.]); CUNDINAMARCA: San Miguel, 2700 m, 17 Dic 1959, L. E. Mora 807 (COL [2 pl.]); CHOCÓ: macizo de Tatamá, costado nororiental del río Tatamá, 2700 m, 20 Feb 1983, J. H. Torres et al. 2140 (COL); QUINDÍO: Salento, 2600-2900 m, 2-10 Ago 1922, F. W. Pennell 9188 (US); Salento, 2800 m, 21 Mar 1942, K. von Sneidern 3335A (US); Salento, La Guayana, 2600 m, 20 Ene 1998, W. Vargas 4460 (COL); RISARALDA: Santa Rosa, camino de herradura entre Termales y el páramo de Santa Rosa, 2500-2700 m, 17 Jul 1980, J. M. Idrobo et al. 9566 (COL [2 pl.]); TOLIMA: Santa Isabel, vereda La Yuca, cerca de la Bodega, finca Buenavista, alto La Esperanza, 2700 m, 31 Jul 1980, J. M. Idrobo et al. 10289 (COL); id., vereda Purima, cerro Purima, 2540 m, 1 Ago 1980, J. M. Idrobo et al. 10389 (COL); id., vereda Purima, finca El Padro, 2340 m, 2 Ago 1980, J. M. Idrobo et al. 10423 (COL); Pereira, Parque Regional Ucumari, 2300 m, 16 Abr 1994, C. Murcia 155 (COL).

7- *Hebeclinium macrophyllum* (L.) DC., Prodr. 5: 136. 1836. Fig. 8

Eupatorium macrophyllum L. Sp. Pl., ed. 2. 1175. 1762-1763.

Ageratum guianense Aublet. Hist. Pl. Guiane. 2: 800. 1775. Tipo: Guayana Francesa, (BM ? Aublet [no visto].

Eupatorium molle Swartz. Prodromus Veg. Ind Occ. 111. 1788. nomen illeg. Tipo: Jamaica, Swartz (S? [no visto]).

Coleosanthus tiliaefolius Cass. Bull. Soc. Philom. 1819: 157. 1819. & Dict. Sci. Nat. 24: 519. 1822.

Eupatorium populifolium Mart. Flora 20, 2 Beibl. 105. 1837. not. *Eupatorium populifolium* H. B. K. Nov. Gen. Sp. 4: 87. 1818 [= *Critonia morifolia* (Miller) R. King & H. Robinson], no *Eupatorium populifolium* Hook. & Arn. [= *Urolepis hecatantha* (DC.) King & Robinson], Companion Bot. Mag. 1: 242. 1835.

Eupatorium dryadeum DC. Prodromus 7: 269. 1838, nuevo nombre para *E. populifolium* Mart. Tipo: Brasil, Martius 139 (M? [no visto]).

Ageratum coeruleum Sieber ex Baker in Mart., Fl. Bras. 6(2): 345. 1876, nom. nud. Tipo: Martinica, F. Kohaut 192 (B, destruido).

Tipo. América, Plumier sp. 10, pl. 129.

Etimología. El epíteto específico hace alusión al gran desarrollo de las hojas.

Plantas herbáceas o sufruticosas, erectas, ligeramente tomentosas, tallos cilíndricos, internodos alargados, frecuentemente de 10 cm o más. Hojas opuestas, pecioladas, membranáceas; lámina foliar de 9-16 cm long x 5-17 cm lat, anchamente ovada, ápice acuminado, base anchamente cordada y con un corto acumen en la inserción, margen crenada, de color verde grisáceo y finamente pubescente en ambas superficies, y en algunas ocasiones aterciopelada por el envés y con abundantes glándulas.

Inflorescencias terminales hasta de 25 cm lat, constituidas por panículas densas con ramas abiertas; capítulos con 50-75 flósculos y de cerca de 7 mm alt. Involucro acampanado, compuesto por seis series de ca. 40 filarias dispuestas regularmente, de color verde brillante, con engrosamientos blanquecinos; las exteriores de 1.0-2.0 mm long x 1.0 mm lat, ciliadas en las márgenes, con el ápice obtuso a agudo, y la superficie dorsal cubierta por indumento lanoso; las intermedias de 3.2-3.5 mm long x 1.0 mm lat, similares a las anteriores, angosto-ovadas; las más internas de 3.2-3.5 mm long x 0.7 mm lat con el ápice agudísimo. Corolas de 3.5 mm long, tubulares y delgadas, verdes o blanco-amarillentas, algunas veces teñidas de púrpura o de lila, con el tubo de 2.5 mm long, ramas estigmáticas de 1.2 mm long, lóbulos de la corola muy pequeños, papilosos en la superficie interna. Aquenios prismáticos de 1 mm long, de color negro con costillas blancas y ligeramente rugosos cerca del ápice, con carpodio asimétrico, recurrente en las costillas, con unas

pocas sétulas cortas sobre las costillas hacia la parte superior; pappus compuesto por ca. 40 setas desiguales, estrigosas y de 3.5 mm long.

Nombres vernáculos. Para esta especie se conocen los fitónimos “*yullo*” y “*catalina*” en Chocó, “*hoja de mariposa*” y “*karate de mariposa*” en el Putumayo y “*sanalotodo*” en el Valle.

Usos. En el pliego de *C. Giraldo & P. Pinto 1* (COL) aparece la cita: “Los Siona la utilizan para quitar manchas de la piel, se coge la hoja, se macera y se pone en las manchas en la noche”. Los indígenas cuna de Arquía la emplean como antipsicótica, de acuerdo con la información consignada en el pliego *L. Forero 413* (COL). El nombre “*sanalotodo*” sugiere su utilización como medicinal.

Distribución geográfica. Esta especie está ampliamente distribuida en el territorio colombiano, encontrándose en los departamentos de Amazonas, Antioquia, Bolívar, Boyacá, Caquetá, Córdoba, Cundinamarca, Chocó, Guaviare, Huila, Magdalena, Meta, Nariño, Norte de Santander, Putumayo, Quindío, Risaralda, Tolima, Valle y Vaupés, en un rango altitudinal comprendido entre el nivel del mar y los 3000 metros.

Comentarios. Por el notable desarrollo de las hojas esta especie recuerda a *Hebeclinium sericeum*, *H. torondoyense*, *H. longicupidatum*, *H. erioclininum* y *H. phoenicticum*. De la primera se separa por el tipo de indumento y por la carencia de pelos en el interior de la corola. De *H. torondoyense* se diferencia por la forma de la lámina y particularmente por el ápice redondeado de las hojas. De *H. erioclinium* se distingue por el número de flósculos que en esta última especie llegan a 20. Y por último, de *H. phoenicticum* por la forma de la lámina foliar y por la pubescencia.

Material examinado: COLOMBIA, AMAZONAS: corregimiento de Araracuara, camino entre Araracuara y la cueva de los Guácharos, 11 Sep 1977, *L. E. Aguirre 1059* (COL); ANTIOQUIA: 3 Km al SW de planta Providencia, 28 Km al suroccidente de Zaragoza, en La Tirana y el río Anorí, 400-700 m, 11 Mar 1977, *W. S. Alverson & J. D. Shepherd 183* (COL); id. id., 4 Abr 1977, *W. S. Alverson & J. D. Shepherd 347* (COL [2 pl.]); San Luis, vía Medellín-Bogotá, km. 100-125, 900-1030 m, 2 Abr 1987, *R. Callejas et al. 3411* (NY); cercanías de Planta Providencia, 26 Km al sur y 23 Km al occidente de Zaragoza, en el valle del río Anorí, entre Dos Bocas y Anorí, 400-700 m, 7 May 1974, *J. Denslow 2244* (COL, US); Venecia, vía férrea Medellín-Cali, puente Soto-Bolombolo, 1000-1200 m, quebrada Sinifaná, 14 Jul 1990, *F.J. Roldán 1421* (COL); BOLÍVAR:

vía Las Dantas a Puerto Canoa, 27 Feb 1918, 400-800 m, *F. W. Pennell 4523* (NY); BOYACÁ: Municipio de Puerto Boyacá, Inspección de Puerto Romero, alrededores de la quebrada La Fiebre, 320 m, 22 Nov 1977, *G. P. Méndez et al. 15* (COL); CALDAS: Manizales, vía La Linda, 1700 m. Sept 1990, *M. Herrera 6* (COL); CAQUETÁ: Florencia, 400 m, 29 Mar 1940, *J. Cuatrecasas 8813* (COL); CÓRDOBA: corregimiento de Uré, orilla del río Uré, 24 Sep 1980, *J. Espina 658* (COL); CUNDINAMARCA: carretera Medina-Cumaral, Km 15, 600 m, 16 Jun 1979, *L. M. Pedraza & P. Rodríguez 27* (COL); CHOCÓ: 2-4 km. al noroccidente de Teresita, 100 m, 18 May 1967, *J. A. Duke 11044(2)* (NY); Acandí, corregimiento de Unguía, reserva indígena Cuna de Arquía, camino hacia el Darién, quebrada El Limón, 200 m, 16 Jun 1976, *L. E. Forero 413* (COL); id. id., 100 m, 21 Jun 1976, *L. E. Forero 476* (COL); Riosucio, Parque Nacional Natural Los Katíos, alrededores del campamento de Tilupo, 250-320 m, 1 Jun 1976, *E. Forero et al. 1735* (COL, NY); ríveras del río Pavarandó, en Pavarandó Grande, cerca al límite con Antioquia, al occidente de Mutatá, 150 m, 8 Oct 1977, *A. Gentry & H. León 20218* (COL); Serranías de la margen izquierda del río Cacarica, cerca de desembocadura en el Atrato, Riosucio, 6 Jul 1957, *R. Romero C. 6364* (COL); río Juradó, 100 m, 21 Sep 1940, *K. v. Sneidern 217* (COL); Parque Nacional Natural Los Katíos, sector Bijao, 18 May 1982, *S. Zuluaga R. 998* (COL); Parque Nacional Natural Los Katíos, zona del Alto del Limón, 500 m, 5 Oct 1982, *S. Zuluaga R. 1228* (COL); GUAVIARE: San José del Guaviare, margen izquierda del río, 240 m, 14 Nov 1939, *J. Cuatrecasas 7761* (COL); San José del Guaviare, caño La Raya, Ago 1998, *N. C. Garzón & A. Muriel 3299* (COL); HUILA: Oriente de Neiva, 31 Jul 1917, *H. H. Rusby et al. 485* (NY); MAGDALENA: Parque Nacional Natural del Tayrona, El Cedro, 450 m, 22 Jun 1983, *S. Díaz et al. 4081* (COL); Santa Marta, Parque Nacional Natural Tayrona, ensenada de Neguanje, 20 Sep 1976, *G. Lozano & R. Schnetter 2903* (COL); Santa Marta, Cacagualito, 762 m, Dic 1901, *H. H. Smith 628* (NY); id. id., *H. H. Smith 629* (COL, US); MÉTIA: Sierra de la Macarena, vereda El Tablazo, vertiente oriental del río Güejar, caño Venado, 630 m, 24 May 1973, *M. L. Chaparro 4* (COL); id., id., a orilla del caño Diamante, afluente del río Güejar, 550 m, 29 May 1973, *M. L. Chaparro et al. 87* (COL); San Juan de Arama, caño Guanaya, 520 m, 25 Sep 1987, *J. Fuertes et al. 390a* (COL [2 pl.]); Sierra de la Macarena, vereda El Tablazo, ribera alta del río Güejar, 550-600 m, 29 May 1973, *M. C. García et al. 473* (COL); Guamal, vereda el Encanto, 470 m, 9 Mar 1989, *R. Sánchez 1115* (COL); sabanas de San Juan de Arama, margen izquierda del río Güejar, alrededores de aterrizaje “Los Micos”, 495 m, 20 Dic 1950, *J. M. Idrobo & R. E. Schultes 567* (COL [2 pl.]); Parque Nacional Natural Tinigua, río

Duda, serranía Chamuisa, Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena, campamento Paujil, 350 m, Jul 1996, P. Stevenson 1833 (COL); **NARIÑO**: Tumaco, Espriella, 20 Jun 1951, R. Romero 2795 (COL); **NORTE DE SANTANDER**: región del Sarare, hoyo del río Chitagá, entre Chorro Colorado y Bata, 1300 m, 17 Oct 1941, J. Cuatrecasas et al. 12240 (COL); región del Sarare, hoyo del río Cubagón, vertientes del Caráño, 500-700 m, 18 Nov 1941, J. Cuatrecasas 13274 (COL US); **PUTUMAYO**: selva higrófila del río Putumayo, en las márgenes del afluente izquierda Piñuña Negro, 240 m, 20 Nov 1940, J. Cuatrecasas 10696 (COL); Puerto Asís, resguardo de Buenavista, cerca al yucal de los Piaguaje, camino al Piñuña Blanco, 100 m, 18 Sep 1992, C. Giraldo & P. Pinto I (COL); alrededores de la granja Almirante Tomo, 350 m, 10 Feb 1978, R. Jaramillo & G. Pérez 5607 (COL); Puerto Asís, 305 m, 1 Ago 1965, R. M. King et al. 6158 (NY, US); **QUINDÍO**: La Tebaida, vereda La Argentina, finca Santa Fé, quebrada La Argentina, 1090 m, 31 Oct 1985, G. Arbeláez et al. 1158 (COL, HUQ); **RISARALDA**: Pueblo Rico, corregimiento de Santa Cecilia, vereda Piunda, a la derecha de la carretera Sta. Cecilia-Pueblo Rico, 720-850 m, 26 Abr 1991, J. L. Fernández Alonso et al. 8814 (COL); Pereira, parque natural Ucumári, 2460, 3000 m. 12 Jun 1989, F. González et al. 1554 (COL); **TOLIMA**: Ibagué, Jardín Botánico A. von Humboldt, Universidad del Tolima, 30 Oct 1991, H. Esquivel 1222 (COL, TOLI); **VALLE**: Isla de Gorgona, playas y trocha en dirección a la playa de Pablo VI, 0-150 m, 10-14 Sep 1987, J. L. Fernández et al. 7537 (COL); La Cumbre, 2100 m, 25 May 1922, F. W. Pennell 5903 (NY, US); Zarzal, hacienda Valparaíso, cerca de Bugalagrande, 1020 m, 20 Jul 1939, E. Pérez & J. Cuatrecasas 6354 (COL); Yumbo, 900 m, 11 Nov 1989, J. E. Ramos 2022 (NY); Yumbo, hacienda El Embarcadero, 1000 m, 24 Ene 1990, S. Sarria 716 (COL); Cartago, 974 m, Jul 1853, J. J. Triana 2277/2=1175 (COL, US); **VAUPÉS**: Alto Vaupés, alrededores Miraflores, 300 m, 2 Feb 1944, G. Gutiérrez & R. E. Schultes 728 (COL). Sin localidad precisa: Colección Mutis: 4845 (COL, MA-MUT).

8 - Hebeclinium erioclinium (B.L. Robinson) R. M. King & H. Robinson, Phytologia 21(5): 299. 1971. Fig. 9

Eupatorium erioclinium B. L. Robinson., Proc. Amer. Acad. 54: 243. 1918.

Tipo. Colombia, **MAGDALENA**, alrededores de Santa Marta, 1373 m alt, 15-20 Dic 1898-1901, H. H. Smith 625 (holotipo GH; isótipos MO, US).

Etimología. El epíteto alude al receptáculo lanoso de la especie.

Hierbas erectas, de 1.20-1.50 m de altura, tallo cilíndrico, fúlvido-tomentoso, con médula bien desarrollada; hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 3.5-8.0 cm long, suborbicular-ovadas, acuminadas, crenado-dentadas, redondeado-truncadas en la base, o bien subcordadas, margen integerrima hacia la base, el resto ligeramente crenado-dentada, lámina foliar de 12-26 cm long x 8-22 cm lat, membranácea, glabriúscula a ambos lados, nervios y venas fulvo-tomentosos, dos pares de nervios basales y justos sobre la base palmeado-trinervada.

Inflorescencias paniculadas terminales y laterales, de aspecto piramidal, trífidas y laxas, hasta de 20-30 cm alt, con abundantes capítulos. Capítulos subcilíndricos, subsésiles, y agrupados en glomérulos subesféricos, involucro acampanado, de 2 mm alt, filarias ca. 16, ovado-oblongas, bastante desiguales, obtusas o redondeadas en el ápice y con 3-4 nervios dorsales, márgenes ciliadas. Receptáculo bastante convexo y densísimamente lanoso; pelos blancos y rectos, de 0.6-0.8 mm long, flósculos ca. 20 por capítulo, corolas delgadas, cilíndricas, cortamente pentalobuladas, de 3 mm long, hispíndulas contra el limbo, aparentemente blancas; ramas estigmáticas larguísimas, de 2 mm long, delgadas y filiformes. Aqueños negros, glabros y con cinco costillas hacia abajo decrecientes, hasta de 1.3 mm long, callosos en la base, con sétulas hacia la parte superior; setas del pappus 30-35, de 1.5 mm long, blancas, delgadas y estrigosas.

Distribución geográfica. Esta especie se ha herborizado en los departamentos de Antioquia y Magdalena, en un rango altitudinal comprendido entre los 1800 y los 1900 metros.

Comentarios. Por el desarrollo y la consistencia foliar esta especie muestra su mayor afinidad con *Hebeclinium macrophyllum*, de la que se separa fácilmente por el número de flósculos, cercano a 20, y por las filarias obtusas o redondeadas y con 3-4 nervios en el dorso y las ramas estigmáticas bastante desarrolladas.

Material examinado: COLOMBIA, MAGDALENA: Cincinnati, 1932, J. Giacometti 123 (US).

9 - Hebeclinium gentryi R. King & H. Robins. Ann. Miss. Bot. Gard. 64: 368. (370). 1977. Fig. 10

Tipo. Colombia, **CHOCÓ**: Alto del Buey, 1200-1800 m, bosque húmedo tropical, 8 Ene 1973, A. Gentry & E. Forero 7290 (holotipo US, isótipos COL, MO).

Etimología. Especie dedicada al botánico norteamericano Alwyn Gentry, uno de los herborizadores de la colección típica.

Plantas sufrutescentes erectas, de aproximadamente 1 m alt. Tallos oscuros, tetrágono, sórdidamente lanosos, hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 5-10 mm long, lámina ovada, de 3.5-7.0 cm long x 1.8-3.7 cm lat, base ligeramente obtusa o bien subredondeada, margen diminutamente aserrada o bien doblemente aserrada, ápice diferente, cortamente acuminado, haz foliar verde, glabra o glabrescente pero contra la margen y sobre los nervios primarios diminutamente pubérula, envés amarillento oscuro y con punteaduras glandulares, nervios y nérulos sórdidamente pubérulos, nervios secundarios pinados o bien ascendentes y pocos.

Inflorescencias corimboso-paniculadas, pedúnculos y pedicelos densamente pubérulos, las ramas terminales de 1.0-5.0 mm long, capítulos casi siempre de 5 mm alt x 3.5-4.0 mm lat, filarias del involucro ca. 40, subimbricadas y desiguales, dispuestas en 4-5 series, de 1-3 mm long x 0.3-0.6 mm lat, angosto-oblongas, redondeadas en el ápice, margen con pelos corta y densamente pubérulos, las de arriba dorsalmente casi siempre trisulcadas, las interiores densamente pubérulas; receptáculo ligeramente convexo y con pocos pelos dispersos; flósculos ca. 25 por capítulo, corolas tubulosas blancas de ca. 3 mm long, glabra, lóbulos triangulares de ca. de 0.4 mm long x 0.4 mm lat, exteriormente densamente diminuto-pubérulos, pelos cortos y subclavados apicalmente, porción libre de los filamentos de 0.15 mm long, achenos de 1.5 mm long, con pocas glándulas dispersas, con setas largas, setas del pappus cerca de 45, casi siempre de 2.5 mm long, a veces ligeramente más anchas en el ápice.

Distribución geográfica: Esta especie ha sido colectada en territorio del departamento del Chocó, entre los 1200 y los 1800 metros de altura.

Comentarios. *Hebeclinium gentryi* es muy afín a *H. reedii* de la provincia limítrofe del Darién, en Panamá. Las dos especies exhiben tallos lanosos, la superficie exterior del involucro también es pubescente, los receptáculos son menos hemisféricos que en las demás especies de este género, y las hojas presentan márgenes, al menos parcialmente, doblemente aserradas. Se diferencia de *H. reedii* por las hojas más pequeñas, la forma de la lámina foliar y la nerviación, y las filarias más finamente oblongas y subimbricadas, pero lo más importante es que la haz es glabra o glabrescente. En el caso de Colombia la especie más cercana es *H. frontinoense*, que se diferencia por los tallos cilíndricos, pubérulos, y las hojas anchamente ovadas con base cordada a truncada.

Material examinado: COLOMBIA, CHOCÓ: cerro Mecana, 500-700 m, 7 Ene 1984, A. Juncosa 1754 (COL).

10 - *Hebeclinium frontinoense* Díaz & Méndez sp. nov.

Fig. 11

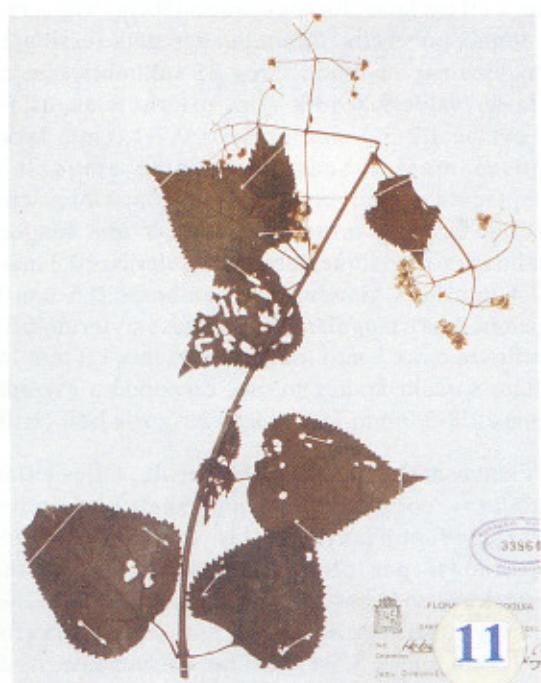
Typus. Colombia, ANTIOQUIA: Frontino, corregimiento Nutibara, cuenca alta del río Cuevas, 900 m alt, 26 Sep 1987, D. Sánchez et al. 1681 (holotypus COL, isotypus MEDEL).

Etimología. El epíteto alude al páramo de Frontino, en Antioquia, localidad de la colección típica.

Plantae herbaceae ad circa 50 cm altae. Caules teretes, sparce puberuli leviter canaliculate. Folia oppositae discolora petiolata, petiolus 1.8-2.7 mm longis puberulis adaxiale canaliculatus, abaxiale rotundatus, ad basim incrassatus; laminae late-ovatae, 7.0-9.5 cm longae x 5.5-8.0 cm latae, base truncatae vel leviter cordatae, margine serratae, apice acutae mucronatae vel leviter rostratae, supra glabrae fere ad marginem ed nervis primariis minute puberulis, subtus fulviores obscure glandulo-punctatae in nervis dense sordidae puberulae; in firme trinervatae sed 2 nervis proximalibus ascendentibus, nervis secundariis pinnatis patentibus.

Inflorescentiae corymboso-paniculatae circa 10 cm. altae x 20 cm latae. Ramis usque ad 9 cm longis, ramis 1.3 cm longis puberulis. Capitula aggregata sessilia 3-5 mm alta; squamae involucri circa 23 subimbricatae circa 5-seriatae valde inaequilongae, exterioris angusto-ovatae vel ovatae 1.2-3.0 mm longae x 0.7-1.0 mm latae apice obtusae magine scarioso-ciliatae extus sulcatae; receptacula leviter convexa pilosula; flores circa 16; corollae anguste-infundibulares 2-7 mm longae albo-viridulae intus glabrae, lobis triangularibus 0.3 mm longis x 0.4 mm latis glanduliferis; antherae 0.5 mm longae appendicibus triangularis; appendices stylorum filiformes papillose circa 2 mm longae. Achaenia 1.3 mm longa 5-costata sursum leviter pilosa, carpopodia asymmetrica; pappus 2.8-3.0 mm longussetis strigosis basi coalitis.

Plantas herbáceas de ca. 50 cm alt., tallos cilíndricos, medulosos, corteza tenuemente canaliculada o lisa y ligeramente pubérula. Hojas opuestas, discoloras, pecioladas, pecíolos ligeramente ensanchados y abrazadores en la base, planos por encima, cilíndricos por debajo y pubérulos, de 1.8-2.7 mm long; lámina foliar de 7.0-9.5 cm long x 5.5-8.0 cm lat, anchamente ovada, ápice agudo y mucronado, ligeramente rostrado, base truncada a ligerísimamente cordada, margen aserrada, con tres pares de nervios ascendentes, el primer par cerca de la base, el segundo hacia la mitad de la lámina y el tercer par cerca de la base, y con numerosos nervios secundarios transversales perpendiculares al nervio medio que se



Figuras 9-12. 9. *Hebeclinium erioclinium* (B.L. Robinson) R. M. King & H. Robinson. Tomado del tipo H.H. Smith 625 (Isótipo US); 10. *Hebeclinium gentryi* R. M. King & H. Robinson. Tomado de E. Forero & A. Gentry 7290 (Isotipus COL); 11. *Hebeclinium frontinoense* Díaz & Méndez. Tomado de D. Sánchez et al. 1861 (COL); 12. *Hebeclinium flabellatum* Díaz & Méndez. Tomado de E. Forero et al. 7294 (Holotipus COL).

anastomosan con los ascendentes, que a su vez se ramifican; impresos por la haz y pubérulos, por el envés prominentes y también pubérulos; haz glabra o con escasos pelos en los nervios, envés glabro o con escasísimos pelos escabros y puntuaciones glandulares dispersas.

Inflorescencias corimboso-paniculadas, de 10 cm alt x 20 cm lat; pedúnculos hasta de 9 cm long, pedicelos de 1-3 cm, pubérulos. Capítulos de 3-5 mm alt, agrupados al final de los pedicelos en grupos de 3-5 capítulos sésiles, brácteas subtendentes foliáceas decrecientes, las últimas subuladas. Involucro pluriseriado en ca. 5 series, filarias ca. 23, las inferiores angosto-ovadas de 1.5 mm long x 0.8-1 mm lat, seguidas por filarias ovadas de 1.2 mm long x 0.7 mm lat, y las superiores angosto-ovadas 3.0 mm long x 1.0 mm lat; márgenes enteras o ligeramente escarioso-ciliadas, canales más oscuros, ápice obtuso, ventralmente amarillas y brillantes en seco; flósculos 16 por capítulo, receptáculo ligeramente convexo y pilósulo, corola de color verde blancuzco, de 2.7 mm long x 0.4 mm lat, ligeramente ensanchada en la base, infundibuliforme, con cinco lóbulos de 0.3 mm alt, ramas estigmáticas de 2.0 mm long. Aquenios de 1.3 mm long x 0.4 mm lat, con cinco costillas más claras que el resto del aquenio y que presentan escasos pelos hacia la parte superior, carpodio diferenciado; pappus estrigoso y setas unidas en la base, de 2.8-3.0 mm long.

Distribución geográfica. Esta especie sólo se conoce por el ejemplar tipo, proveniente de Frontino, en el departamento de Antioquia, a una altitud de 900 metros.

Comentarios. *Hebeclinium frontinoense* pertenece al grupo de especies que carecen de pelos en el interior de las corolas, y se caracteriza por presentar hojas anchamente ovadas, aserradas y se caracteriza por las flores blanquecinas o verde pálido y las filarias con ápice obtuso. Es afín a *H. gentryi*, especie de la que se distingue por los tallos cilíndricos con indumento pubérulo y por las hojas con base truncada o ligeramente cordada, en contraste con los tallos tetrágono cubiertos por indumento sórdido lanoso y las hojas elípticas y con base redondeada o cuneada.

11 - *Hebeclinium flabellatum* Díaz & Méndez sp. nov.

Fig. 12

Typus. Colombia, CHOCÓ: San José del Palmar, hoyo del río Torito, afluente del río Hábita, finca los Guaduales, quebrada Santafé, 630-730 m, 14 Mar 1980, E. Forero et al. 7294 (holotypus COL).

Etimología. El epíteto alude a la nerviación foliar notoriamente flabelada.

Plantae herbaceae usque ad 60 cm altae. Caules obscure tetragonii glabri vel sparce puberuli. Folia opposita, petiolis 1.0-6.5 cm longis canaliculatis puberulis, laminis late-ovatis 3-10 cm longis x 2-7 cm latis membranaceis ad apicem acutis vel leviter cuspidatis base truncatis vel leviter rotundato-cuneatis, margine duplicato-serratis supra glabris nitidis, subtus glabris vel in nervis breviter pilosis; nervis secundariis flabellatis in angulo 40-50° ascendentibus supra prominulis subtus impresis.

Inflorescentiae thyrsoidae, ramis recte patentibus, pedicellis 3-10 mm longis velutinis tenuis. Capitula campanulata circa 7 mm alta x 6 mm lata; squamae involucri circa 30, subimbricatae 5-seriatae, valde inaequilongae, ad apicem obtusae margine scariosae fimbriatae extus glabrae 4-costatae, externae ovatae vel late-ovatae 1.3 mm long x 1.0 mm latae, internae angustae-ovatae 4-5 mm longae x 0.5 mm latae, hyalinae; receptacula hemisphaerica leviter puberula. Flores circa 20; corollae tubulosae 3.0-3.5 mm longae lavandulae, inferne et intus glabrae, lobis triangularibus extus papillosis; antherae 1.2 mm longae, appendicibus oblongis; appendices stylorum tenuiter filiformes. Achaenia 1.8 mm longa, glabra, setifera, setae pappi 4 mm longae strigosae.

Plantas herbáceas, de ca. 60 cm alt., tallos aristados y ligeramente tetrágono, glabros o parcialmente cubiertos con indumento pubérulo y blanquecino. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos de 1.0-6.5 cm long, canaliculados en la parte superior y parcialmente cubiertos con indumento similar al del tallo; lámina foliar anchamente ovada, de 3.0-10.0 cm long x 2.0-7.0 cm lat, delgadas y membranáceas; base foliar cerca al pecíolo truncada o ligeramente redondeada-cuneada en las hojas más jóvenes, ápice agudo a ligeramente cuspidado, margen doblemente aserrado, alternando dientes grandes con dientes de menor tamaño, nervios flabelados, dos pares ascendentes que nacen justo cerca de la base y en ángulo de 40-50° y que se desvanecen hacia el borde, el segundo par se ramifica dicotómicamente y los bordes se incurvan hacia arriba, el tercer par nace en el tercio superior; superficie adaxial glabra y brillante, nervio medio prominente pero se desvanece hacia el ápice, los nervios secundarios promínuos; superficie abaxial glabra o con escasísimos pelos en los nervios, nervios impresos.

Inflorescencia tirsoidea, laxa, pedúnculos y pedicelos cubiertos por indumento velutino castaño pálido, pedicelos de 3-10 mm long, gráciles, opuestos. Capítulos de 7 mm alt x 6 mm lat, abruptamente acampanados, filarias del involucro ca. 30, subimbricadas, dispuestas en

5 series, desiguales, ápice obtuso y con las márgenes escarioas y fimbriadas, dorsalmente glabras y con cuatro nervios; las más externas de 1.3 mm long x 1 mm lat, ovadas a anchamente ovadas y más oscuras que las interiores; las más internas angosto-ovadas, de 4-5 mm long x 0.5 mm lat, translúcidas. Receptáculo hemisférico, pubérulo. Flósculos ca. 20 por capítulo, corola lila, tubulosa, de 3.0-3.5 mm long, porción tubular cilíndrica, de 2.0 mm long, garganta ligeramente ensanchada y de ca. 1.0 mm long, glabra, lóbulos triangulares, de 0.3-0.5 mm long x 0.3 mm lat, exteriormente densa y diminutamente papilosos, anteras de 1.2 mm long, apéndice apical oblango, de 0.2 mm long; ramas estigmáticas de 2.5 mm long, delgadas. Aquenios de 1.8 mm long, glabros en toda su extensión, setíferos, setas de 4 mm long, no ensanchadas en el ápice, estrigosas.

Distribución geográfica. Esta especie sólo se conoce por el ejemplar tipo, proveniente de San José del Palmar, en el departamento del Chocó, a una altitud comprendida entre los 630 y los 730 metros.

Comentarios. *Hebeclinium flabellatum* muestra poca afinidad con las demás especies colombianas por el hábito herbáceo, los tallos apenas aristados y las hojas completamente glabras, translúcidas en seco y con los nervios flabelados.

12- *Hebeclinium tetragonum* Benth., Pl. Hartw. 198. 1845.

Fig. 13

Eupatorium guapulense Klatt, Leopoldina 20: 90. 1884.

Tipo. ECUADOR, Guápulo, C. T. Hartweg 1097 (K).

Etimología. El epíteto alude a los tallos marcadamente tetrágono.

Plantas herbáceas o arbustivas, generalmente de 2 m alt, a veces hasta de 4 m. Tallos aristados, tetrágono o pentágonos, médula blanca bien desarrollada, corteza estriada de color castaño claro y con indumento lanoso, laxo o denso. Hojas opuestas de 8-25 cm long x 7-25 cm lat; lámina discolora, anchamente ovada, base cordada, ápice obtuso y rostrado, margen aserrada, dientes largos y cortos alternados, los mayores hasta de 4 mm de altura, pecíolos hasta de 15 cm long, acanalados en la superficie adaxial y ligeramente ensanchados en la base, has foliar hirsido a estrigoso, envés similar pero con el indumento de los nervios más densos, hojas generalmente trinervadas desde o cerca de la base, con uno o dos pares de nervios menores hacia abajo.

Inflorescencias dispuestas en panículas corimbosas terminales amplias, hasta de 30 cm alt x 40 cm lat, con abundantes capítulos pequeños de ca. de 5 mm alt, sésiles o subsésiles, y con ca. 16-20 flósculos, pedúnculos hasta de 20 cm long y pedicelos decrecientes hacia el ápice; involucro acampanado, filarias ca. 20, de color marrón pálido, dispuestas en 4 series, con el ápice obtuso o redondeado, las márgenes ciliadas, dorsalmente lanosas y con 4 nervios, las exteriores anchamente ovadas y de 1 mm long x 1 mm lat, las intermedias angosto-ovadas, de 2.5-3.5 mm long x 0.5 mm lat, las interiores lanceoladas y de 5 mm long x 0.4 mm lat; receptáculo cónico, foveolado y lanoso; corolas tubuloso-acampanadas, de 3.5 mm long, tubo de 2 mm long y lóbulos muy pequeños, ramas estigmáticas de ca. 4 mm long, de color azul a lila. Aquenios de 1.5 mm long, prismáticos negros, carpopodio asimétrico, hialino, con sétulas y papillas en la parte superior; pappus formado por setas pajizas, desiguales, de 3.5 mm long.

Nombre vulgar y usos. *E. L. Core*, en el ejemplar 911, señala el nombre vulgar "hoja de pan" en el Cauca; por sus características amargas las hojas son empleadas para curar el hígado.

Distribución geográfica. Esta especie ha sido herborizada en territorio de los departamentos de Caldas, Huila, Putumayo, Quindío, Risaralda, Tolima y Valle, en un rango altitudinal comprendido entre los 1800 y los 3000 metros de altura.

Comentarios. Esta especie se separa fácilmente de las demás por presentar tallos marcadamente cuadrangulares, y hojas pubescentes con base cordada.

Material examinado. COLOMBIA, ANTIOQUIA: (Frontino), Alto de Portachuelo, cabeceras del río Musinga, 2100 m, 28 Mar 1944, *E. L. Core* 491 (US); CALDAS: Nevado del Ruiz, 2700 m, 16 Jul 1965, *R. M. King et al.* 5968 (COL, US); CAUCA: Chapa, Río Blanco, 2500 m, Jul 1944, *E. L. Core* 911 (US); Coconuco, 2300-2500 m, 17-18 Jun 1922, *E. P. Killip* 6841 (US), San José, San Antonio, 2300-2400 m, 1 Jul 1922, *F. W. Pennell* 7664 (US); HUILA: La Plata, vereda Aguabonita, finca Merenberg, 30 Abr 1982, *J. H. Torres* 1229 (COL); PUTUMAYO: alto de la cordillera, entre el valle de Sibundoy y Mocoa, El Portachuelo, 2600 m, 30 Dic 1940, *J. Cuatrecasas* 11479 (COL, US); QUINDÍO: Salento, carretera Salento-La Ceja, 2590 m, 12 Dic 1985, *G. Arbeláez et al.* 1259 (COL); Génova, alto de las Guacas, carretera río Rojo alto, 2470 m, 7 Mar 1989, *G. Arbeláez et al.* 2819 (COL); Salento, alto río Quindío, reserva La Montaña, 2600-2900 m, 21-25 Nov 1990, *R. Bernal et al.* 1915 (COL); id., vereda Cocora, alrededores de la

quebrada Cárdenas, 2600-2900 m, 9 May 1990, *F. González et al.* 2129 (COL); id. id. estación La Picota, Corporación Regional del Quindío, 2720 m, 7 May 1990, *C. I. Orozco et al.* 2064 (COL); Salento, 2000-2200 m, 25-31 Jul 1922, *F. W. Pennell* 8937 (US); Pinares, Salento, 2600-2900 m, 2-10 Ago 1922, *F. W. Pennell* 9194 (US); Génova, camino a la finca La Rusia, 2900-3030 m, 18 Jul 1990, *M.C. Vélez et al.* 2290 (COL, HUQ); Génova, vereda río Gris Alto, finca El Jardín, 3000 m, 13 Nov 1995, *M. C. Vélez* 5813 (COL); **RISARALDA:** Pereira, parque natural Ucumári, entre El Cedral y La Pastora, 2300 m, 15 Jun 1989, *R. Bernal et al.* 1657 (COL); Pereira, parque natural Ucumári, alrededores de La Pastora, 2460-2600 m, 16 Abr 1993, *S. Díaz* 4411 (COL); Pereira, parque natural Ucumári, La Pastora, 2500 m, 1 Dic 1989, *P. Franco et al.* 2737 (COL); Pereira, parque natural Ucumári, Peña Bonita, entre La Pastora y la Laguna del Otún, 2450 - 2650 m, 24 Jul 1989, *M.P. Galeano* 105 (COL); id., id., entre La Pastora y Peña Bonita, 2590 m, 1 Ago 1989, *M. P. Galeano* 263 (COL); id., id. id, camino a Los Chorros, 2520 m, 1 Jul 1990, *M. P. Galeano & R. Bernal* 480 (COL); Santa Rosa, camino de herradura entre Termales y el Páramo de Santa Rosa, declive al lado izquierdo de la quebrada el Cortijo, 2350 m, 20 Jul 1980, *J. M. Idrobo et al.* 9756 (COL [3 pl.]); parque natural Ucumári, La Pastora, 2400 - 2500 m, 8 Oct 1989, *O. Rangel et al.* 5125 (COL); id. id. id. arriba de La Pastora, 2610 m, 10 Oct 1989, *O. Rangel et al.* 5357 (COL); **TOLIMA:** Ibagué, corregimiento de Toche, finca Galleguito, 2780 m, 27 Jul 1996, *C.A. Agudelo et al.* 3334 (COL [2 pl.]); cuenca del río Combeima, finca El Silencio, 2600 m, *C. Barbosa et al.* 3203 (COL); Chaparral, arriba de San José de las Hermosas, 1800 m, 21 Nov 1980, *L. A. Camargo* 7751 (COL); id., id., 1820 m, 21 Nov 1980, *L. A. Camargo* 7753 (COL); Mariquita, La Palmilla, 2200 m, Feb 1854, *J. J. Triana* 2277/I (COL); **VALLE:** Tuluá-Santa Lucía, Piedritas, 2080-2100 m, 16 Feb 1990, *T. B. Croat* 70616 (US); Florida, corregimiento Pueblo Nuevo, vereda Las Brisas, hacienda Los Alpes, 2500 m, 10 Oct 1989, *S. Sarria* 357 (COL); Cerrito, corregimiento de El Pomo, finca Dos Quebradas, 2200 m, 23 Abr 1990, *S. Sarria* 1307 (COL).

13- *Hebeclinium torondoyense* (V. Badillo) R. King & H. Robinson, Phytologia 21(5): 300.1971. Fig. 14

Eupatorium torondoyense V. Badillo. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 9: 189. 1944.

Tipo. Venezuela, MÉRIDA: entre Torondoy y las Cuadras, 1700 m, May 1944, *V. M. Badillo* 973 (VEN).

Etimología. El epíteto hace referencia a la población de Torondoy, localidad de la colección típica.

Plantas fruticosas, erectas, hasta de 4 m alt, ramas jóvenes angulosas y rufo-tomentosas, que pasan a glabras en los tallos más gruesos y viejos; hojas opuestas, a veces las superiores alternas, pecioladas, peciolos de 5-12 cm long, tomentulosos, lámina foliar de 10-25 cm long x 12-20 cm lat, anchamente ovada hasta cordada o subcuneada, ápice agudo o levemente acuminado, base redondeada o cordada, márgenes en la base enteras, ligeramente dentadas en la mitad superior, los dientes mí nimos y casi inconspicuos, puberulenta por la haz, rufo-puberulentas y glandulosas por el envés, glándulas amarillas en forma de puntos, membranáceas o subcartáceas, pinninervias hasta subtrinervadas, con tres pares de nervios robustos y alargados.

Inflorescencias terminales tiroideo-paniculadas, de ca. 30 cm lat x 15 cm alt, al comienzo más o menos dicótomas, después diversamente divididas, capítulos numerosos y densamente aglomerados, con ca. 25 flósculos, sésiles o cortamente pedicelados, pedicelos de 1.5 mm long, densamente crispado-pubescentes; involucro sub-acampanado, de ca. 5 mm alt, filarias 30-35, dispuestas en 4-5 series, de 3.5-4.0 mm long, glabras y ciliadas en los bordes, teñidas de purpurino, receptáculo convexo y densamente piloso; flósculos tubulares, de color lila o rojizo, glabras o con escasos pelos en la porción apical, corola de 4 mm. long, porción tubular de 2.5 mm long, garganta de 1.5 mm long, ramas estigmáticas de 2 mm long, papilosas, lóbulos de la corola triangulares, de ca. 0.2 mm long, papilosos en la superficie exterior. Aqueños glabros, negruzcos, con glándulas en las costillas y de 1.5-2.0 mm long, pappus blanquecino o pajizo, formado por ca. 40 setas tan largas como las corolas.

Distribución geográfica. Esta especie ha sido herborizada en territorio de los departamentos de Boyacá, Magdalena, Norte de Santander y Santander, en un rango altitudinal comprendido entre los 2000 y los 2500 metros.

Comentarios. Se caracteriza por las hojas anchamente ovadas con ápice redondeado y por el indumento de color cinamóneo que cubre toda la planta.

Material examinado: COLOMBIA, BOYACÁ: Municipio de Pajarito, corregimiento de Corinto, 2200 m, 11 Oct 1967, *G. Lozano et al.* 846 (COL); MAGDALENA: Cincinnati, *J. Giacometto* 81 (US); Santa Marta, base de Cerro Quemado y Cerro San Lorenzo, finca La Granja, 2000-2300 m, 23 Abr 1959, *R. Romero* 7858 (COL); NORTE DE SANTANDER: Loso, al norte de Toledo, 2200-2400 m, *E. P. Killip & Smith* 20346 (US); SANTANDER: Suratá, valle del río Suratá, 2000-2300 m, *E. P. Killip & Smith* 16723 (US); California, vecindades de la pobla-

ción, 2200 m, 27 Ene 1927, E. P. Killip & Smith 17101 (US); La Baja, alrededores, 3300 m, 31 Ene 1927, E. P. Killip & Smith 18133 (NY, US); id. id., 18356 (US); Charta, colinas al sur del Monte San Martín, 2300-2500 m, 10 Feb 1927, E. P. Killip & Smith 19144 (NY, US).

14-*Hebeclinium longicupidatum* Díaz sp. nov. Fig. 15

Typus. Colombia, CHOCÓ: Carretera Cartago-San José del Palmar, ca. km. 65, 1900-2000 m, 15 Nov 1978, G. Lozano y J. Díaz 3067 (holotypus COL).

Etimología. El epíteto específico alude al notable desarrollo del ápice foliar largamente cuspidado.

Plantae frutescentes erectae circa 1.20 m altae. Caules teretes medullosis dense villosis. folia opposita, in sicco papyracea, petiolis usque ad 4 cm longis, adaxiali canaliculatis, laminis late-ovatis, usque ad 17 cm longis x 11 cm latis, pentanervatis, nervis supra impressis, subtus prominentibus et dense villosis, margine dentatis (dentibus triangularibus usque ad 3 mm altis inter se 1 cm distantibus) ad apicem longe cuspidato-rostratis (rostris usque ad 1 cm longis) base rotundatis vel truncatis utrinque leviter villosis subtus obscure glanduloso-punctatis, discoloribus.

Inflorescentiae thyrsoides usque ad 30 cm latae x 20 cm altae, pluricephala, capituli sursum aggregatis, ramis recte patentibus, pedicellis usque ad 2 cm longis villosis; bracteae subtendentes folia similes vel anguste-ovatis sed sursum gradatim minores. Capitula circa 7 mm alta, squamae involuci circa 30, imbricatae circa 4-seriatae, inaequilongae exteriora late ovatae ad apicem leviter acutae margine ciliatae extus tomentosae, 1.5-3.0 mm longae x 1 mm latae, interiora angusto-ovatae 5 mm longae x 0.5 mm latae extus glabrae; receptacula conica alveolata dense lanata. Flores circa 22; corollae circa 4 mm longae, anguste infundibulares; roseis glabrae, lobis triangularibus extus papilloso 1.5 mm altis; antherae 1 mm longae, appendicibus oblongo-ovatis; appendices stylorum filiformes, leniter papillosae roseis; achaenia 1.5 mm longa, paucis setifera; carpopodia asymmetrica; setae pappi circa 22, strigosae, inaequalibus, 3-4 mm longae.

Frúticos hasta de 1.20 m alt, tallos cilíndricos con medula bien desarrollada, corteza marrón cubierta por denso indumento viloso, pelos unicelulares de ca. 1 mm long. Hojas opuestas pecioladas, pecíolos hasta de 4 cm long, acanalados dorsalmente y ligeramente ensanchados hacia la base, lámina foliar discolora, papirácea, anchamente ovada, en el ejemplar hasta de 17 cm long x 11 cm lat, base redondeada a truncada, ápice largamente

cuspidado-rostrado, apéndice hasta de 7 cm long margen regularmente dentada, dientes triangulares hasta de 3 mm alt, espaciados entre sí hasta 1 cm, lámina pentanervada desde la base y con un par de nervios menores paralelos a la margen, nervios más externos divergiendo en ángulo de 25° los más internos en ángulo de 55°, impresos por la haz, prominentes por el envés, superficie adaxial laxamente vellosa, superficie abaxial similar pero con los nervios densamente vellosos y con puntuaciones glandulares dispersas.

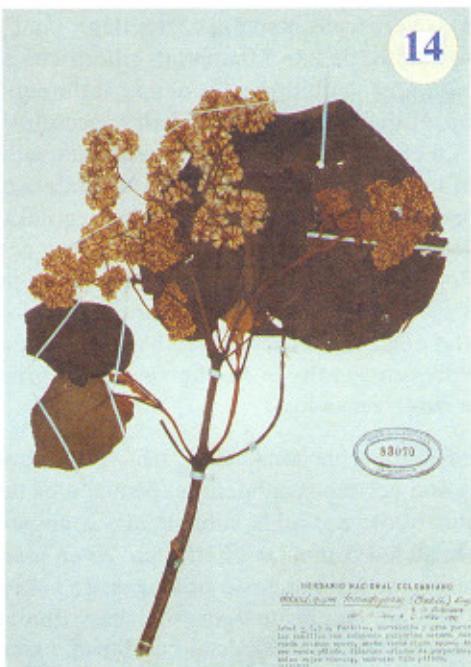
Inflorescencias thyrsoides de ca. 30 cm lat x 20 cm alt, con abundantes capítulos pequeños y bastante aglomerados cerca de los ápices; pedúnculos villosos, hasta de 15 cm long, similares a los tallos, pedicelos hasta de 2 cm long; brácteas subtendentes foliáceas hasta de 9 cm long x 3 cm lat; capítulos de ca. 7 mm alt, con alrededor de 30 filarias imbricadas y dispuestas en 4 series graduales de color castaño claro; las más externas de 1.5-2.0 mm long x 1.0 mm lat, anchamente ovadas, dorsalmente tomentosas y con el ápice ligeramente agudo y las márgenes ciliadas; las siguientes de 2.5-3.0 mm long x 1.0 mm lat, similares pero sin pelos en el dorso; las intermedias de 3.5-3.8 mm long x 1.0 mm lat, ovadas, y las internas angosto-ovadas y de 5.0 mm long x 0.5 mm lat. Receptáculo cónico alveolado y densamente lanoso, pelos blancos; flósculos ca. 22 por capítulo, corolas rojizas de 4 mm long, tubulares, gradualmente ensanchadas hacia el ápice, porción tubular más larga que la garganta, lóbulos triangulares de 0.5 mm alt, ligeramente papilosos, anteras de 1 mm long, ramas estigmáticas de 3.5 mm long, rojizas, incurvadas en el ápice, papulosas. Aquenios de 1.5 mm long, prismáticos y con escasas séculas en la parte superior, carpopodio asimétrico, pappus con ca. 22 setas desiguales, estrigosas hasta de 4 mm long, y más largas que los aquenios.

Comentarios. Esta especie se caracteriza por las hojas con ápices largamente cuspidados y la margen regularmente dentada, con dientes triangulares. Pertenece al grupo de las especies con puntuaciones glandulares en el envés.

15- *Hebeclinium escobariae* H. Robinson. Biollania ed. esp. 6: 512-513. 1997. Fig. 16

Tipo. Colombia, ANTIOQUIA: Municipio de Caldas, Finca La Oculta, bosque húmedo, ca. 2000 m, 17 Mar 1983, L. Albert de Escobar 3354 a (holotipo US).

Etimología. Especie nominada en homenaje a Linda Albert de Escobar, quien trabajó varios años en Colombia como curadora del Herbario de la Universidad de Antioquia.



Figuras 13-16. 13. *Hebeclinium tetragonum* Bentham. Tomado de *F. González et al.* 2129 (COL); 14. *Hebeclinium torondoyense* (Badillo) R. M. King & H. Robinson. Tomado de *G. Lozano et al.* 846 (COL); 15. *Hebeclinium longicupidatum* Díaz. Tomado de *G. Lozano & J. Díaz* 3067 (COL); 16. *Hebeclinium escobariae* H. Robinson. Tomado de *L. Albert de Escobar & J. Folson* 3354 (HUA).

Plantas herbáceas, perennes, gráciles y poco ramosas, flexuosos, tallos de 2.0-5.0 mm lat, cilíndricos o bien subhexangulares, cubiertos de denso indumento fulvopubérulo. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos angostos de 2.0-5.5 cm long; lámina membranácea ovada, de 5.5-16.0 cm long x 3.5-10.0 cm lat, cortamente aguda en la base, margen hacia la base entera, el resto gruesa y aserrada, ápice sutilmente agudo; haz foliar dispersamente pubérulo, envés con los nervios densamente pubérulos, nervios secundarios casi en la base dos a lado y lado y uno distal cerca de las márgenes basales, subparalelos y ascendentes en ángulo de 45° que a veces a primera vista parecen subtrinervados.

Inflorescencia anchamente cimosa, ramas alternas y los rámulos con corimbos subdensos, pedúnculos de 0-5 mm long, pubérulos; capítulos súbitamente acampanados, de ca. 6 mm alt x 4-5 mm lat; filarias ca. 25 en más o menos cinco series ovadas o angosto-oblongas, de 1-4 mm long x 0.5-0.8 mm lat, con las márgenes densa y diminutamente fimbriadas y el ápice redondeado u obtuso, exteriormente glabras, generalmente con cuatro costillas. Receptáculo hirsuto. Flósculos 12-15 por capítulo, corolas angostas, infundibuliformes, de color azul violeta, ca. 4.2 mm long, interiormente glabras, tubo de ca. 1.2 mm long, garganta de 1.5mm long, lóbulos de ca. 0.4 mm long x 0.3 mm lat, exteriormente pubérulos, tecas de las anteras ca. 0.9 mm long, con el apéndice apical oblongo. Aqueños de 1.3 mm long, casi siempre glabros, ligeramente setulíferos en la parte superior, setas del pappus blancas, ca. 3 mm long con el ápice sutilmente ensanchado.

Distribución geográfica. Esta especie ha sido herborizada en territorio del departamento de Antioquia, entre los 1900 y los 2370 metros de altitud.

Comentarios. De acuerdo con la descripción original, existen isótipes de esta especie en HUA y NY; infortunadamente, en ninguno de esos herbarios se han encontrado los pliegos respectivos. En HUA está depositado el pliego *Albert de Escobar 3354* que coincide con la especie, pero al que no puede darse carácter de tipo por no coincidir plenamente los datos de etiqueta.

Esta especie se diferencia por las hojas delgadas con margen fuertemente aserrada y por las ramas de la

inflorescencia alternas. Además carece de pelos en el interior de la corola.

Material examinado. COLOMBIA, ANTIOQUIA: Caldas, quebrada La Oculta, 1900 m, bosque muy húmedo, 17 Mar 1983, *L. Albert de Escobar & J. Folson 3354* (HUA), Caldas, sur de Medellín, Alto de Morrogil, 2200-2370 m, 23 Oct 1983, *A. Juncosa & G. Misas 1083* (COL, US).

Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento a Alejandra Correa y a Favio González por el material fotográfico, y a los curadores de los herbarios COL, HUA, MEDEL, NY y US, por facilitar material de referencia para llevar a cabo la presente revisión.

Bibliografía

- Badillo, V. M.** 1944. Una nueva especie del género *Eupatorium*, sección *Hebeclinium*. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 9:189.
- Baker, J. G.** 1876. Compositae II. Eupatorieae in Martius, C. Flora Brasiliensis 6(2): 181-375. pl. 51-102.
- De Candolle, A. P.** 1836. Eupatorieae in Prodr. 5:103-211.
- R. M. King & H. Robinson.** 1969. Studies in the Compositae Eupatoreiae, IX. A Review of the genus *Eupatorium* section *Hebeclinium* in Colombia. Sida 3(5): 321-326.
- _____. 1971. Studies in Eupatoreiae (Asteraceae), XXXVII. The genus *Hebeclinium*. Phytologia 21(5): 298-301.
- _____. 1974. Studies in Eupatoreiae (Asteraceae), CXVIII. New species of *Ageratum*, *Fleischmannia* and *Hebeclinium* from Northern South America. Phytologia 27(6): 387-394.
- _____. 1977. *Guayania davidsei* and *Hebeclinium gentryi*, new species from northern South America (Eupatoreiae-Asteraceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 366-370.
- _____. 1987. The genera of the Eupatoreiae (Asteraceae). Monographs in Systematic Botany 22: 399-401. Mo. Bot. Gard.
- Robinson, B. L.** 1918. A descriptive revision of the Colombian eupatoriums. Proc. Amer. Acad. Arts Sc. 54(4): 264-330.
- Robinson, H.** 1997. New species of *Ayapanopsis* and *Hebeclinium* from South America (Asteraceae: Eupatoreiae). Biollania Edición Esp. No.6: 509-514.

UNA NUEVA ESPECIE DE *CONDYLOPODIUM* (ASTERACEAE-EUPATORIEAE) DE COLOMBIA

por

Santiago Díaz-Piedrahita* & Gina Paola Méndez-Ramírez**

Resumen

Díaz-Piedrahita, S. & G. P. Méndez-Ramírez: Una nueva especie de *Condylopodium* (Asteraceae-Eupatorieae) de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 45-49, 2000. ISSN: 0370-3908.

Se describe e ilustra una nueva especie del género *Condylopodium* para Colombia. Se definen los límites de las especies descritas, reduciéndose una de ellas a la sinonimia, y se presenta una clave actualizada.

Palabras clave: *Condylopodium*, Eupatorieae, Alomiinae, Asteraceae, Botánica Sistemática, Colombia.

Abstract

A new species of *Condylopodium* from Boyacá is described and illustrated. The limits of the previously described species are defined, and one of the species (*C. pennellii*) is reduced to the synonymy of *C. cuatrecasasii*. A key for the Colombian species is provided.

Key words: *Condylopodium*, Eupatorieae, Alomiinae, Asteraceae, Systematic Botany, Colombia.

El género *Condylopodium* fue propuesto en 1972 por R. M. King & H. Robinson, con el fin de agrupar en él aquellas especies que comparten las siguientes características: estilo con un nódulo basal ensanchado y pubescente, hojas con la

base cuneada y la lámina sericea o villosa, tallos igualmente villosos, ramas estigmáticas notablemente claviformes, setas del pappus unidas en la base y ligeramente desiguales, las más largas ensanchadas apicalmente. Por entonces, éste era el único género de la subtribu Alomiinae representado en Colombia, lo cual permitía plantear más de un interrogante en cuanto a sus posibles relaciones con otros géneros afines. El nombre *Condylopodium* alude al ensanchamiento basal del estilo. Como especie típica fue escogida *Eupatorium fuliginosum* H. B. K., a la cual se añadieron, simultáneamen-

* Miembro de Número Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, revista@accefyn.org.co

** Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, A.A. 7495, Bogotá, Colombia, gmendez@ciencias.ciencias.unal.edu.co

te con la propuesta del nuevo género, *C. cuatrecasasii*, *C. pennellii* y *C. killipii*. Esta última especie desentonaba por presentar el nódulo basal glabro y la base foliar redondeada; por este motivo, en 1995 H. Robinson la transfirió al género *Crossothamnus*, taxón que contaba con una sola especie [*C. weberbaueri* (Hieron.) King & H. Robinson], endémica del Perú. Las relaciones de afinidad se han aclarado al existir dos especies de *Crossothamnus*, una propia de Colombia y otra endémica de Perú, y al ampliarse el área de *Condylospodium fuliginosum* (H.B.K.) King & H. Robinson al Ecuador.

El análisis de los materiales depositados en el Herbario Nacional de los Estados Unidos (US), y especialmente el de los pliegos recientemente ingresados al Herbario Nacional Colombiano (COL) ha permitido distinguir una nueva e interesante especie, caracterizada por presentar hojas enteras, glabras, translúcidas y brillantes, que contrastan con las hojas densamente seríceas o villosas de las demás especies. Además los tallos, en lugar de indumento viloso, presentan escasos tricomas capitados. La revisión del material disponible permitió igualmente aclarar que los caracteres y las áreas geográficas de *C. cuatrecasasii* y *C. pennellii* se corresponden completamente, motivo por el cual es imposible diferenciarlas; por tal razón esta última especie se reduce a la sinonimia. Para facilitar la distinción de las especies, se presenta una clave actualizada.

Clave para las especies de *Condylospodium*

1. Hojas concóleras glabras, translúcidas y brillantes, flores amarillas *C. hyalinifolium*
- 1'. Hojas discóleras densamente seríceas o vilosas. 2
2. Tomento aterciopelado cinamóneo a rojizo, lóbulos de la corola sólo con glándulas en la superficie externa, flores amarillentas. *C. fuliginosum*
- 2'. Tomento viloso ocráceo, lóbulos de la corola con escasos pelos y glándulas en su superficie externa, flores verde pálido *C. cuatrecasasii*

Condylospodium hyalinifolium Díaz & Méndez. sp. nov.

Fig. 1

Frutices scandentes vel arborescentes laxe ramosi rami flexuosi. Caules teretes; cortice rubra striata pilosa, pilis glandulosis capitatis. Folia opposita distinctae petiolata, petiolis circa 1 cm longis canaliculatis; laminis 3.0-9.0 cm longis x 1.5-3.5 cm latis ovatis acuminatis vel rostratis, base cuneatis integris glabris hyalinis; nervis secundariis pinnatis circa 7 arcuatis et anastomosatis supra prominulis subtus prominentis.

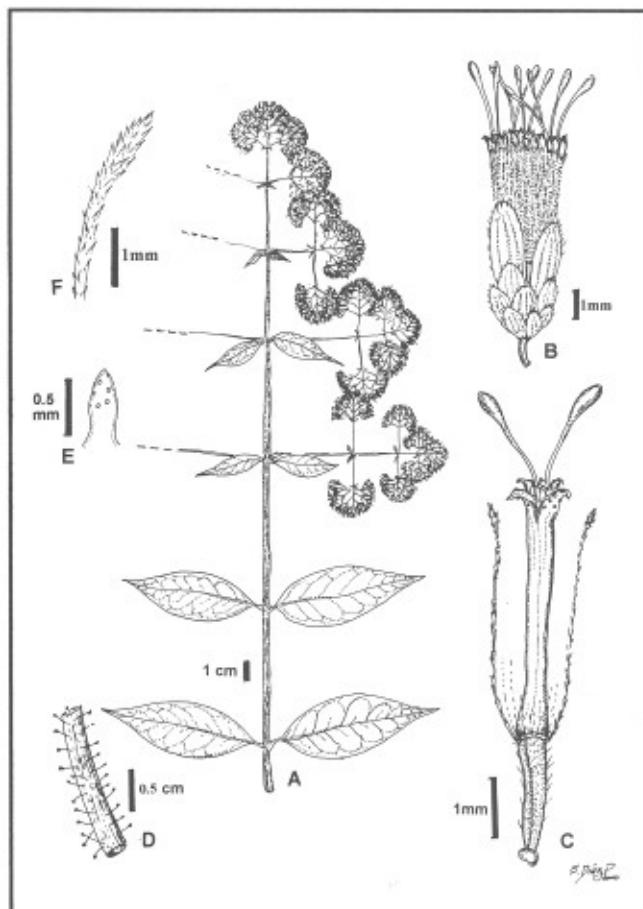
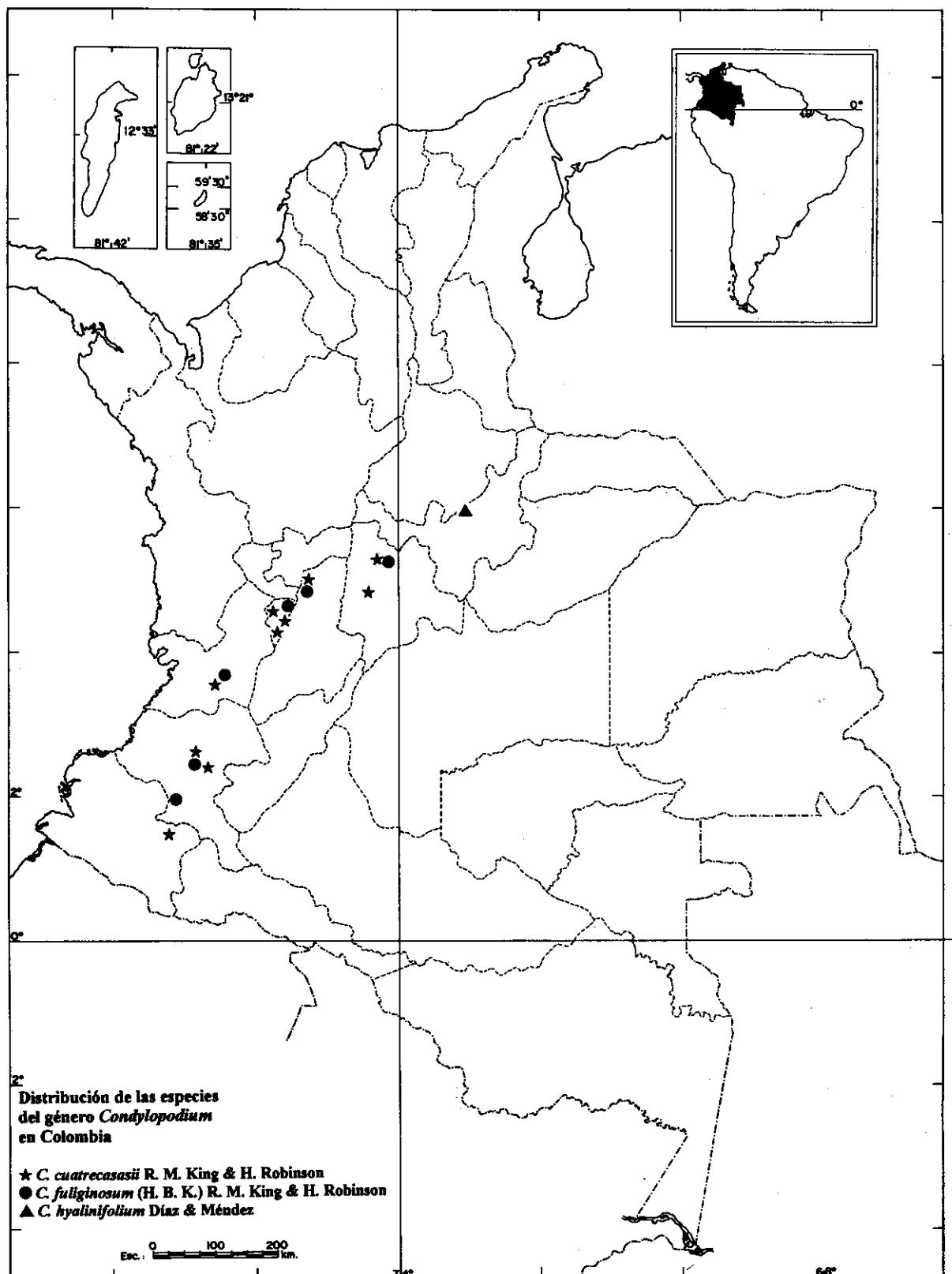


Figura 1. *Condylospodium hyalinifolium* Díaz & Méndez A. Hábito; B. Capítulo; C. Flósculo; D. Detalle del tallo; E. Lóbulo de la corola mostrando las glándulas; F. Porción terminal de una seta del papus. Tomado del holotipo J. Cadena et al. 220 (COL).

Inflorescentiae terminales paniculatae usque ad 20 cm altae x 20 cm latae; pedicellis primariis longis circa 90° divergentibus, pedicellis ultimis brevibus congestis. Capitula campanulata circa 5 mm alta; involuci squamae circa 15 subimbricatae valde inaequilongae 4-seriatae glabrae ciliatae rubescentes, externis late-ovatis vel ovatis 2.0-3.0 mm long x 1.0-1.5 mm lat internis angosto-ovatis 5 mm long x 1.2 mm lat. extus leniter striatae. Receptacula convexa puberula foveolata. Flores 4-5 in capitulo; corollae circa 4.5 mm longae anguste tubulares superne parum infundibulares, lobis triangularis glanduliferis; filamenta antherarum in parte superiore distincta, thecae ca. 1 mm longae base rotundatae; stily inferne nodulosi dense hirsuti, appendicibus elongate valde clavatis; achaenia prismaticae 5-costata setifera, carpopodia rotundata; pappus setiformis uniseriatus, seti circa 30 basi coalitis scabris inaequalis ad apicem distinctae dilatatis.

Figura 2. Distribución geográfica de las especies de *Condylopodium* en Colombia.

Tipo. COLOMBIA, BOYACÁ: Duitama, vereda Santa Helena, La Sierra, margen izquierdo del río La Rusia, Santuario de Guanentá, 2700 m, 16 Dic 1998, *José J. Cadena & Robinson Galindo* 220 (Holotypus COL, Isotypus UIS).

Arbustos de ca. 3 m alt. con ramas flexuosas. Tallo cilíndrico, corteza rojiza, estriada, pilosa, pelos glandulares blancos y capitados. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos hasta de 1 cm. long, canaliculados, ligeramente ensanchados en la base, hojas concólicas, de color verde lustroso en vivo, en seco amarillas y translúcidas; lámina foliar ovada a angosto-ovada, de 3.0-9.0 cm long x 1.5-3.5 cm lat, glabra, ápice rostrado, base cuneada, nervios ca. 7 por lado, arqueados, anastomosados hacia los bordes, prominulos por la haz, prominentes por el envés, y que divergen en ángulo de 35°, margen entera, ligeramente revoluta.

Inflorescencias terminales tirsoideas, de ca. 20 cm alt x 20 cm lat, pedúnculos de ca. 6 cm long, divergentes en ángulo recto, pedicelos de 5 cm long, decrecientes hacia el ápice, los terminales congestionados. Involucro acampanado de 5 mm long, filarias ca. 15 por capítulo, de color vino tinto, dispuestas en 4 series, dorsalmente glabras, cóncavas, translúcidas y provistas de 2 nervios longitudinales arqueados, margen ciliada, las exteriores anchamente ovadas y de 2.0 mm long x 1.0 mm lat, las intermedias ovadas de 3.0 mm long x 1.5 mm lat, las más internas angosto-ovadas de 5.0 mm long x 1.2 mm lat. Receptáculo cónico, pilósulo, foveolado; flósculos 4-5 por capítulo, corola funeliforme, amarilla, de 4.5 mm long, porción tubular de 3 mm long, lóbulos triangulares papilosos en ambas caras, anteras redondeadas en la base, ramas estigmáticas claviformes, de 5 mm long. Aqueños de 2.5 mm long de color marrón, con 5 costillas, setulas en la parte superior y carpopodio diferenciado, setas unidas en la base, ca. 30, estrigosas.

Condylopodium cuatrecasasii R. M. King & H. Robinson. *Phytologia* 24(5): 398-399. 1972.

Condylopodium pennellii l.c.: 399-400. 1972. Colombia, Cauca: Aganche, 1200-1500 m, 14 Jul 1922, *F. W. Pennell & E. P. Killip* 8331 (US).

Tipo: COLOMBIA, CAUCA: Popayán, Timbío, en Hatoviejo, bosque, 1800 m, 14 Jul 1939, *E. Pérez-Arbeláez & J. Cuatrecasas* 6083 (Holotipo US, Isótipos COL, 2 pliegos).

Frúticos escandentes o arborescentes, de hasta 5 m alt. con ramas flexuosas. Tallo cilíndrico, corteza de color castaño, estriada, tomentosa. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos hasta de 2.5 cm. long, hojas discoloras; lámina

foliar anchamente elíptica, de 10.0-25.0 cm long x 3.5-10.0 cm lat, ápice progresivamente acuminado, base cuneada, adaxialmente dispersamente pubérula, abaxialmente glandulifera y densamente pilosa, de pelos cortos, nervios secundarios pinnados ascendentes, ca. 12-14 por lado, arqueados hacia la margen, prominulos por la haz, prominentes por el envés, y que divergen en ángulo de 35°, margen diminuta y remotamente aserrada.

Inflorescencias terminales o subterminales, anchamente paniculadas, de ca. 20 cm alt x 20 cm lat, más o menos triangulares, pedúnculos de ca. 6-8 cm long, pedicelos alargados y divergiendo en ángulo de 40 grados, los últimos más cortos y superpuestos, de 5 cm long, decrecientes hacia el ápice. Capítulos de 8-9 mm alt., involucro acampanado, filarias ca. 30 por capítulo, las más exteriores anchamente ovadas, las intermedias ovadas y las más internas angosto-ovadas, de color verde o rojizas, dispuestas en 4 series, dorsalmente estriadas, cóncavas, pubérulas, de 1-6 mm long x 0.8-1.5 mm lat. Receptáculo convexo, pubérulo; flósculos 20-25 por capítulo, corola angosto-tubular, de 4.0-4.5 mm long, lóbulos triangulares, ligeramente más largos que anchos, externamente glandulíferos y con algunas setas, glándulas de color marrón, filamentos de las anteras soldados en la porción tubular, libres en la parte superior, anteras con la base redondeada, tecas de 1.3 mm long, apéndice apical oblongo-ovado; estilo con un nódulo basal densamente hirsuto, ramas estigmáticas alargadas, claviformes, de ca. 4.5 mm long. Aqueños prismáticos, de 1.8-2.2 mm long, con setulas dispersas, con 5 costillas y carpopodio diferenciado, setas unidas en la base, ca. 40, escábridas, uniseriadas.

Material examinado: COLOMBIA: CAUCA: río Ortega, 1500-1700 m, 23 Jun 1922, *F. W. Pennell & E. P. Killip* 7238 (US); Entre Ríosucio y Riopiedras, al occidente de Popayán, 1800-200 m, 3 Jul 1922, *F. W. Pennell & E. P. Killip* 8195 (US); CUNDINAMARCA: Pacho, Hacienda Patasía, 1820-2400 m, 5-7 Ago 1947, *H. García-Barriga* 12512 (US); id. id., *H. García-Barriga* 12519 (COL, US); Albán, 2000 m, 27 Jul 1947, *M. Schneider* 371A (COL); NARIÑO: La Unión, cerro de La Jacoba, 2100-2150 m, 30 Jul 1977, *S. Díaz et al.* 861 (COL); QUINDÍO: Pijao, carretera Pijao-Santa Helena, camino a Magallanes, 2150 m, 28 Ago 1984, *G. Arbeláez et al.* 433 (COL); Circasia, vereda Membrillal, quebrada La Concha, 1460 m, 10 Abr 1992, *M. C. Vélez et al.* 2860 (COL); Calarcá, vereda Pradera Alta, finca Buenavista, 1900-2000 m, 3 May 1993, *M. C. Vélez et al.* 3265 (COL); TOLIMA: Santa Isabel, vereda La Pava, finca La Pavita, 2030 m, 4 Ago 1980, *J. M. Idrobo et al.* 10500 (COL); id., vereda Santa Isabel, finca Berlín, 2165 m, 5 Ago 1980, *J. M. Idrobo et al.*

al. 10619 (COL); VALLE: Cali, Villa Carmelo, 1700 m, 15 May 1982, H. Murphy 375 (COL, US).

Condylopodium fuliginosum (H.B.K.) R. M. King & H. Robinson

Eupatorium fuliginosum H. B. K. Nov. Gen. et Sp. Pl. 4:

Frúctices escandentes o arborescentes, de hasta 5 m alt. con ramas flexuosas abiertas. Tallo cilíndrico, corteza de color cinamóneo, estriada, densamente tomentosa. Hojas opuestas, pecioladas, pecíolos hasta de 1.0-3.0 cm. long, hojas fuertemente discoloras; lámina foliar anchamente elíptica, de 9.0-20.0 cm long x 5.0-8.0 cm lat, ápice agudo, base cuneada, adaxialmente escasamente villosas, retículo tenuemente bullado, abaxialmente villosas, nervios secundarios pinnados ascendentes, ca. 12-16 por lado, arqueados hacia la margen, impresos por la haz, estrigosos, prominentes por el envés, y que divergen en ángulo de 35°, margen diminuta y remotamente aserrada.

Inflorescencias terminales o subterminales, anchamente paniculadas, de ca. 20 cm alt x 20 cm lat, más o menos triangulares, pedúnculos opuestos a subopuestos, de ca. 3-9 cm long, pedicelos aglomerados y decrecientes hacia el ápice. Capítulos de 8-10 mm alt., involucro acampanado, filarias 34-38 por capítulo, las más exteriores anchamente ovadas, de 2.0-3.0 mm long x 1.0-1.5 mm lat, las intermedias ovadas, de 2.5-4.5 mm long x 1.5 mm lat, y las más internas angostamente obovadas, de 5.0-5.2 mm long x 1.0-1.2 mm lat, de color verde y con indumento marrón, dispuestas en 4 series, dorsalmente pilósulas, cóncavas. Receptáculo hemisférico, de 1 mm alt, foveolado, pubérulo; flósculos 15-17 por capítulo, corola angosto-tubular, de 4.0-4.5 mm long,

lóbulos ligeramente más largos que anchos, externamente glandulíferos, glándulas amarillas y brillantes, con pelos, filamentos de las anteras soldados en la porción tubular, libres en la parte superior, anteras con la base redondeada, tecas de 1.3 mm long, apéndice apical ovado; estilo con un nódulo basal densamente hirsuto, ramas estigmáticas alargadas, claviformes, de ca. 4.5 mm long. Aqueños prismáticos, ca. de 1.8 mm long, con sétulas dispersas, con 5 costillas y carpopodio diferenciado, redondeado en la base, setas unidas en la base, ca. 40, escábridas, uniseriadas.

Material examinado: COLOMBIA, CAUCA: río Patía, quebrada San Alfonso, 600 m, 7 Sep 1944, E. L. Core 1165 (US); El Tambo, corregimiento de Chapa, vereda EL Crucero, quebrada El Gramalote, 1745 m, 18 Jul 1996, E. Mesa 79 (COL); CUNDINAMARCA: Pacho, hacienda Patasía, 1820-2400 m, 5-7 Ago 1947, H. García-Barriga 12506 (COL, US); id. id. id., H. García-Barriga 12112 (COL, US); QUINDÍO: El Roble, Alto de Biotá, 2200 m, Jul 1853, J. J. Triana 1176Bis (COL); TOLIMA: Santa Isabel, vereda Purima, finca El Prado, 2340 m, 2 Ago 1980, J. M. Idrobo et al. 10423 (COL); VALLE: hoyo del río Cali, arriba de Tareas, 2400 m, 24 Jul 1946, J. Cuatrecasas 21727 (US).

Bibliografía

- King, R. M. & H. Robinson. 1972. Studies in the Eupatoreiae (Asteraceae), CVIII. A new genus, *Condylopodium*. *Phytologia* 24(5): 397-400.
- _____, 1987. The genera of the Eupatoreiae. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 22. 582 pp.
- _____, 1995. Additions to the genus *Crossothamnus* from Colombia and Ecuador (Alomiinae- Eupatoreiae- Asteraceae). *Phytologia* 78(4):381-383.

UNA NUEVA ESPECIE DE *ARISTOLOCHIA* (*ARISTOLOCHIACEAE*) DE COLOMBIA

por

Favio González*

Resumen

González, F.: Una nueva especie de *Aristolochia* (*Aristolochiaceae*) de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 51-55, 2000. ISSN 0370-3908.

Una nueva especie de *Aristolochia* (*Aristolochiaceae*) procedente de los alrededores de Villavicencio (Meta, Colombia) es descrita e ilustrada. La nueva especie pertenece a *Aristolochia* ser. *Thrysicae*. Se incluye una clave para diferenciarla de sus especies afines del norte de Suramérica.

Palabras clave: Aristolochiaceae, *Aristolochia*, Neotrópico, Colombia.

Abstract

A new species of *Aristolochia* (*Aristolochiaceae*) from the Villavicencio area (department of Meta, Colombia) is described and illustrated. The new species belongs to *Aristolochia* ser. *Thrysicae*. A key to distinguish it from its closely related species from northern South America is also presented.

Key words: Aristolochiaceae, *Aristolochia*, Neotropics, Colombia.

Introducción

En la monografía de las Aristolochiaceae para la Flora de Colombia (González, 1990) se reevaluó la sistemática del género *Aristolochia* en el Neotrópico, y se propuso la serie *Thrysicae*. En trabajos complementarios (González, 1991, 1994, 1997, 1999) esta serie ha sido reconocida como un taxón monofilético con base en la presencia de una zona basal de abscisión tanto en el pecíolo como en

el pedúnculo, de cápsulas con septos cancelados y de semillas con dos alas y rafe filiforme.

Varias colecciones de una especie de *Aristolochia* con hojas trilobadas, procedentes del departamento del Meta, en la región de Villavicencio, llaman la atención debido a que poseen todos los caracteres diagnósticos de la serie *Thrysicae*, pero la morfología de la lámina foliar difiere bastante de las especies hasta ahora conocidas de dicha serie.

La única especie colombiana de *Aristolochia* que posee hojas profundamente trilobadas es *A. trilobata* L. Dos especies más en Sur América también poseen hojas trilobadas, *A.*

* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A. A. 7495, Santafé de Bogotá, Colombia. E-mail: fgonzg@ciencias.ciencias.unal.edu.co

surinamensis Willd., del oriente de Sur América, y *A. wendeliana* Hoehne, del sur de Brasil. Por su parte, *A. odoratissima*, especie ampliamente distribuida en el Neotrópico, ocasionalmente presenta hojas trilobadas, pero éstas nunca llegan a ser profundamente trilobadas. Ninguna de estas especies, sin embargo, presenta los caracteres diagnósticos de la serie *Thrysicae*; además, las inflorescencias, las flores, las cápsulas y las semillas de éstas (véase **Feuillet & Poncy, 1998; González, 1990; Hoehne, 1942**) difieren bastante de las nuevas colecciones procedentes del área de Villavicencio. Todo lo anterior confirma que dichas colecciones corresponden a una especie aún no descrita.

Aristolochia colombiana F. González, sp. nov. Fig. 1.

Tipo. Colombia: Departamento del Meta, Villavicencio, Finca Las Brisas, ca. 15 km SW de Villavicencio vía a Acacías, 04°03'59.0"N, 73°41'59.5"W, 460 m alt., 18 Dic 1999, F. González et al. 3784, fl (Holotipo COL; isótipos COL, K, LLANOS, NY, P, VEN por distribuir).

Aristolochia acutifoliae affinis, a qua imprimis differt lamina tripartita in petiolo cuneatim excurrente, limbo perianthii oblongo.

Lianas densamente pubérulas, con indumento corto de color marrón. Pseudoestípulas ausentes. Peciolo 3.5-9.0 cm largo, densamente pubérulo, con zona basal de abscisión y canaliculado adaxialmente. Lámina trilobada, 10-17 cm largo, 7-19 cm ancho, haz verde brillante, glabrescente excepto a lo largo de las venas primarias y secundarias, las cuales son esparsidamente pubérulas, envés verde claro, pubérulo especialmente sobre las venas, base truncada o muy levemente cordada, cuneada en la unión con el peciolo, lóbulo central oblongo y con el ápice agudo a acuminado, lóbulos laterales algo variables en forma, por lo general anchamente ovados a oblongos y con el ápice redondeado; venación campilódroma, venas primarias basales 5, las tres centrales dirigidas hacia el lóbulo central, las dos laterales cada una dirigida hacia uno de los lóbulos laterales, todas levemente impresas por la haz y prominentes por el envés; venas de segundo orden levemente promínulas por la haz, promínulas por el envés; venas de orden mayor levemente promínulas por ambas caras, formando una reticulación laxa. Flores parciales en ripidos hasta de 7 cm largo, a veces dos por nudo, con entrenudos hasta de 1 cm largo, densamente pubérulos; brácteas enteras, angostamente ovadas, 2-4 mm largo, 1.5-2.5 mm ancho, densamente pubérulas especialmente por el envés. Pedúnculo más ovario 1.0-1.5 cm largo, densamente pubérulo especialmente a lo largo de las venas, el pedúnculo con zona basal de abscisión. Perianto muy ligeramente curva-

do entre el tubo y el limbo, pubérulo especialmente a lo largo de las venas, exteriormente verde hacia la base y rojo oscuro hacia el ápice; utrículo oblongo, 5-6 mm largo, 3-4 mm diámetro, densamente lanoso en la parte interna especialmente hacia la zona abaxial; siringe presente, equilátera, hasta de 1.5 mm de largo; tubo subinfundibular, 7-12 mm largo, 1.5-2.0 mm diámetro proximal, 2.5-3.0 mm diámetro distal, en ángulo de ca. 180° con respecto al utrículo, interiormente con abundantes tricomas cónicos, blancos; limbo unilobado, oblongo, 1.0-1.5 cm largo, 6-8 mm ancho, en ángulo de ca. 150° con respecto al tubo, interiormente morado y con tricomas cónicos blancos alrededor de las fauces, amarillo en la mitad distal, ápice obtuso; ginostemo 6-lobulado, 3.0-3.5 mm largo, anteras oblongas, 1.5-2.0 mm largo. Cápsulas anchamente cilíndricas, 5.0-6.5 cm largo, 3.0-3.5 cm diámetro, con septos

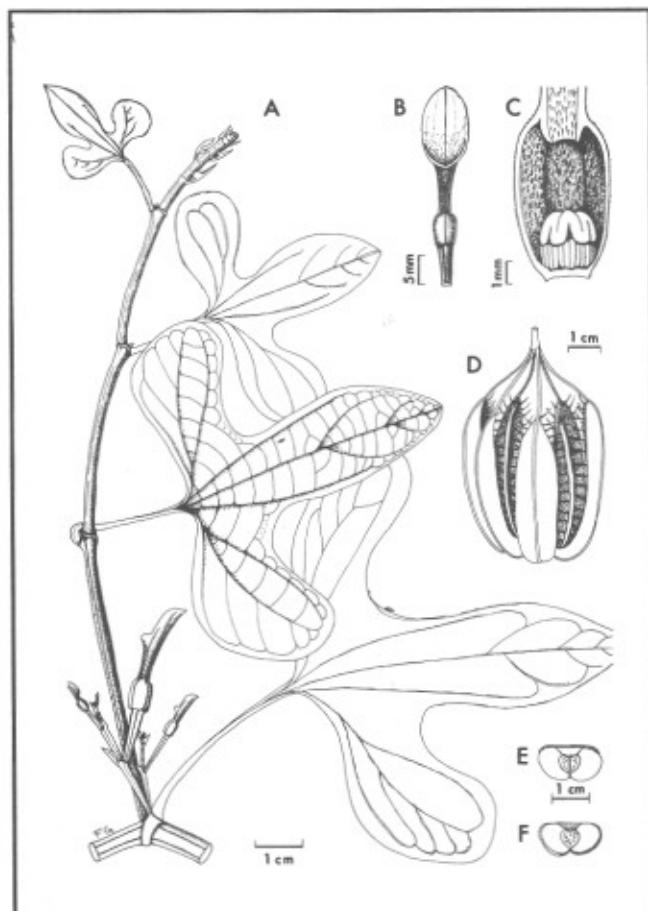


Figura 1. *Aristolochia colombiana* F. González (A-C, González et al. 3784; D-F, Nielsen s.n.). A. Rama florífera. B. Flor, vista frontal. C. Utrículo y parte del tubo disectados para mostrar el ginostemo. D. Cápsula dehiscente. E. Semilla, cara adaxial. F. Semilla, cara abaxial.

cancelados, míticas. Semillas anchamente oblongas, bialadas, 8-10 mm largo y 13-15 mm ancho incluidas las alas, semilla propiamente dicha cordiforme, ca. 5 mm largo y 6 mm ancho, rafe filiforme.

Aristolochia colombiana ha sido colectada únicamente en áreas aledañas a Villavicencio, en alturas que oscilan entre 400 y 500 msnm. Crece en bosques de galería y bosques relictuales primarios y secundarios. El follaje de la nueva especie es usado por la mariposa *Parides lysander* (Papilionidae) como sitio de oviposición y alimento de sus larvas (G. Nielsen, com. pers.).

Aristolochia colombiana se distingue fácilmente de las demás especies de *Aristolochia* ser. *Thrysicae* por las hojas profundamente trilobadas (véase clave). La flor de la nueva especie se asemeja bastante a la de *A. acutifolia*, aunque el perianto de esta última es más arqueado especialmente a lo largo del tubo, y presenta un utrículo obovoide y un limbo anchamente ovado, casi tan ancho como largo. Estas dos especies pueden distinguirse muy fácilmente por una serie de características en los órganos vegetativos y en las florescencias parciales (Tabla 1).

Material adicional estudiado. Meta: Villavicencio, sitio Bendición Baja, riberas de la Quebrada Negra, cerca de su desembocadura al río Guatiquía, alt. 450-500 m, 9 Ago 1987, F. González et al. 1266, st (COL); 15 km al

suroccidente de Villavicencio, 10 Ago 1999, G. Nielsen s.n., fl (fr colectado en septiembre) (COL).

Clave para las especies de *Aristolochia* ser. *Thrysicae* del norte de Sur América

1. Lámina foliar profundamente trilobada. Occidente de los Llanos Orientales de Colombia *A. colombiana*
1. Lámina foliar entera
2. Lámina foliar oblonga, elíptica, obovada o angostamente ovada
3. Base de la lámina foliar cuneada u obtusa (cuando obtusa, entonces asimétrica)
4. Lámina foliar con la base obtusa, asimétrica y margen revoluto. Rípidos muy cortos, densifloros, los entrenudos 3-4 mm largo. Perianto ligeramente curvado (ca. 120°) entre el utrículo y el tubo, hasta de 8 cm largo; utrículo 1.2-1.8 cm x 8-10 mm; limbo 2.5-4 cm largo, cuculado, con la cara interna papilosa, ápice emarginado, con una muesca triangular hasta de 2 mm profundo *A. silvatica*

Tabla 1. Caracteres diferenciales entre *Aristolochia colombiana* y su especie afín *A. acutifolia*.

Características	<i>A. acutifolia</i>	<i>A. colombiana</i>
Longitud del pecíolo	1-4 cm	3.5-9.0 cm
Forma de la lámina foliar	Entera, oblonga, angosto-ovada o elíptica	Profundamente trilobada
Ancho de la hoja	3.2-7.0 cm	7-19 cm
Base de la lámina foliar	Por lo general profundamente cordada	Truncada o muy levemente cordada, conspicuamente cuneada en la unión con el pecíolo
Venación	Actinodroma-campilódroma	Campilódroma
Florescencias parciales	Hasta de 12 cm largo, con entrenudos hasta de 1.5 cm largo	Hasta de 7 cm largo, con entrenudos hasta de 1 cm largo
Utrículo	Obovoide	Oblongo
Limbo	Ovado, rara vez oblongo, en ángulo de 130-160° con respecto al tubo	Oblongo, en ángulo de ca. 150° con respecto al tubo

4. Lámina foliar con base cuneada, simétrica y margen no revoluto. Entrenudos de los ripídos elongados, hasta de 1 cm largo. Perianto reflexo, fuertemente curvado (en ángulo de 45° o menos) entre el utrículo y el tubo, hasta de 12 cm largo; utrículo 3-4.4 cm x 2.2-2.7 cm; limbo 3.5-4.5 cm largo, con la cara interna lisa, ápice acuminado *A. dalyi*
3. Base de la lámina foliar usualmente cordada, a veces truncada o redondeada
5. Lámina foliar oblonga u obovada, con base truncada o muy levemente cordada *A. maxima*
5. Lámina foliar elíptica o angostamente ovada, rara vez (en *A. acutifolia*) oblonga, con base usualmente cordada
6. Lámina foliar elíptica, glabrescente. Seno foliar estrecho, redondeado, los lóbulos convergentes y a veces sobre-puestos *A. paramaribensis*
6. Lámina foliar elíptica o angosto-ovada, rara vez oblonga. Seno foliar amplio, los lóbulos divergentes a paralelos
7. Limbo del perianto angosta- a muy angostamente ovado *A. tonduzii*
7. Limbo del perianto anchamente ovado.
8. Hojas ásperas por la haz y usualmente levemente constrictas hacia la parte media; seno foliar 1-3 cm profundo. Limbo del perianto 3.0-6.5 cm largo, 2.2-3.6 cm ancho *A. fragrantissima*
8. Hojas lisas por la haz, no constrictas hacia la parte media, seno foliar (cuando presente) hasta de 1.5 cm profundo. Limbo del perianto hasta de 2 cm largo y 1.5 cm ancho *A. acutifolia*
2. Lámina foliar ovada a anchamente ovada, base profundamente cordada.
9. Lámina foliar anchamente ovada, tan larga como ancha; limbo del perianto < 1 cm ancho *A. schunkeana*
9. Lámina foliar ovada, más larga que ancha; limbo del perianto > 1 cm ancho.
10. Plantas densamente lanosas. Llanos Orientales de Colombia y Llanos de Venezuela *A. pannosoides*
10. Plantas glabrescentes o pubérulas, no lanosas.
11. Plantas densamente pubérulas, por lo menos en el envés foliar. Perianto ligeramente arqueado, formándose un ángulo > 90° entre el utrículo y el tubo. Utrículo 8-20 mm largo, limbo ovado a oblongo, 25-50 mm largo. Ginostemo 3.5-5 mm largo. Cápsula 5-8 cm largo. Ampliamente distribuida desde Centroamérica hasta el centro de Sur América *A. sprucei*
11. Plantas glabrescentes o esparcidamente pubérulas principalmente en las partes jóvenes y a lo largo de las venas foliares por el envés. Perianto fuertemente reflexo entre el utrículo y el tubo, en donde se forma un ángulo de ca. 45°. Utrículo 4.5-8 cm largo, limbo angosto-ovado, 4-7.5 cm largo. Ginostemo 1-1.3 cm largo. Cápsula 13-20 cm largo. Restringida al Chocó, Cauca y Nariño (Colombia), y al noroccidente de Esmeraldas (Ecuador) *A. trianae*

Agradecimientos

A G. Nielsen, por aportar importante información acerca de la localidad típica y la fenología de la nueva especie y de la mariposa asociada a ésta. A E. Linares y M. A. Bello, por su valiosa ayuda en campo. A la Universidad Nacional de Colombia, Colciencias y el Jardín Botánico de Nueva York, por el apoyo financiero y académico brindado durante mis estudios de doctorado en la Universidad de la Ciudad de Nueva York. Al profesor J. Ramírez, director científico de la Estación Biológica "Roberto Franco", Universidad Nacional de Colombia, por el apoyo logístico durante la fase de campo requerida.

Literatura citada

- Feuillet, C. & O. Poncy. 1998. Aristolochiaceae. In: A.R.A. Görtz-van Rijn & M.J. Jansen-Jacobs (eds.), Flora of The Guianas. Royal Botanic Gardens, Kew.
- González, F. 1990. Aristolochiaceae. Flora de Colombia. Monografía No. 12. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 184 pp.
- _____, 1991. Notes on the Systematics of *Aristolochia* subsect. *Hexandrae*. Ann. Missouri Bot. Gard. 78 (2): 497-503.
- _____, 1994. Aristolochiaceae. Flora of Ecuador. Monograph No. 51.
- _____, 1997. Hacia una filogenia de *Aristolochia* y sus congéneres neotropicales. Caldasia 19 (1-2): 93-108.
- _____, 1999. A phylogenetic analysis of the Aristolochioideae (Aristolochiaceae). Ph. D. dissertation. The City University of New York.
- Hoehne, R.C. 1942. Aristolochiaceae. Flora Brasiliaca. 15(2):1-141, t. 1-123. São Paulo.

UNA NUEVA ESPECIE COLOMBIANA DE *CHONDORHYNCHA* (ORCHIDACEAE)

por

Pedro Ortiz V.¹

Resumen

Ortiz V., Pedro: Una nueva especie colombiana de *Chondrorhyncha* (Orchidaceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 57-58, 2000. ISSN 0370-3908.

Se describe una nueva especie del género *Chondrorhyncha* (Orchidaceae), procedente del Valle del Cauca (Colombia), caracterizada por sus flores bastante grandes, de color blanco, labelo amarillo con manchitas moradas en el ápice y un callo ancho formado por varias quillas longitudinales.

Palabras clave: *Chondrorhyncha*, Orchidaceae, Maxillarieae, Zygopetalinae, Colombia, Taxonomía Vegetal.

Abstract

A new species of the genus *Chondrorhyncha* (Orchidaceae) from Valle del Cauca (Colombia) is described, characterized by its rather large, white flowers with yellow lip marked with purple dots and a callus formed by several longitudinal ridges.

Key words: *Chondrorhyncha*, Orchidaceae, Maxillarieae, Zygopetalinae, Colombia, Vegetable Taxonomy.

Por intermedio del Prof. David Manzur Macías, de la Universidad de Caldas (Manizales), entusiasta cultivador de orquídeas de esa ciudad, recibí para el estudio una interesante muestra de una orquídea procedente del Valle del Cauca (Colombia), que resultó ser una especie nueva para la ciencia. Me es grato describir esta nueva especie y dedicársela a su cultivador.

***Chondrorhyncha manzurii* P. Ortiz sp. nov.**

Figs. 1-2

Tipo: COLOMBIA, VALLE DEL CAUCA: Lago Calima, Vereda Varsovia, ca. 1600 m. Col. Julio César Miranda 1997. Cult. David Manzur M., Manizales, oct. 1999. *P. Ortiz - D. Manzur 1113* (Holotipo COL).

Diagnosis: Inter species *Chondrorhyncha* distinguitur floribus sat magnis, sepalis atque petalis albis, labello flavo margine anteriore albo maculis purpureis consperso, praedito callo amplio composito tribus carinis longioribus, centrali altiore, ceteris minoribus, et aliis brevioribus et humilioribus.

Descripción: Hierba epífita relativamente grande para el género, tallos abreviados, hojas dísticas oblongo-elípticas articuladas a una base estrecha de 6-7.5 cm de

¹ Docente adscrito en el Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; Curador de Orquídeas, Herbario Nacional. - portiz@javeriana.edu.co.

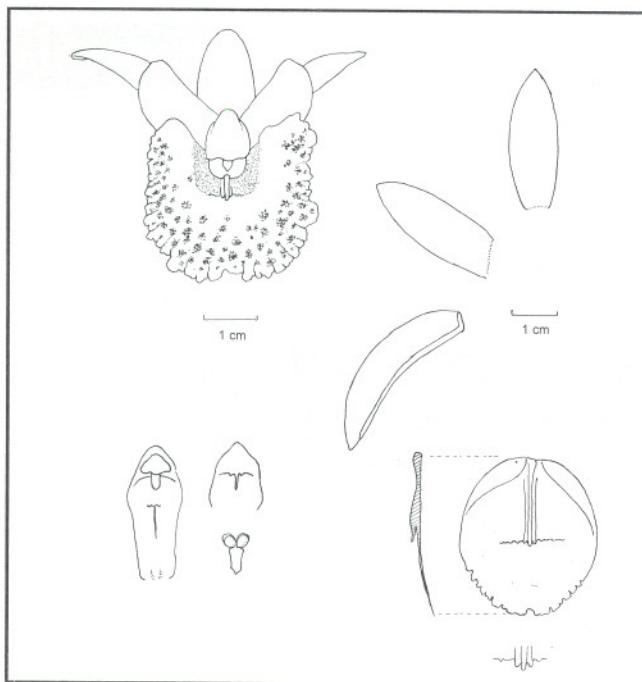


Figura 1. *Chondrorhyncha manzurii* P. Ortiz - Arriba izquierda: flor de frente. - Derecha: sépalos, pétalos y labelo. - Abajo izquierda: columna y polinios.

largo, la lámina de hasta 38 cm de largo por 3.3 cm de ancho con ápice agudo. Inflorescencia oblicua, nacida de la parte interna de una vaina foliar, pedicelo con tres brácteas infundibuliformes de ca. 1.5 cm de largo. Flor única, con una segunda bráctea estéril, flor resupinada, relativamente grande para el género, sépalos y pétalos de color blanco, lámina del labelo amarilla con el borde anterior blanco con numerosas manchitas moradas. Sépalo dorsal elíptico agudo de 33 mm de largo por 10 mm de ancho, sépalos laterales elípticos agudos falcados de 37 mm de largo por 11 mm de ancho, fuertemente cóncavos, dirigidos hacia atrás y hacia arriba; pétalos elípticos obtusos de 30 mm de largo por 12 mm de ancho, con la base decurrente a lo largo del pie de la columna, con los ápices un poco reflexos; labelo anchamente elíptico, la lámina cóncava, de 36 mm de largo por 42 mm de ancho en el centro, los bordes laterales erguidos junto a la columna, el borde anterior reflexo, ondulado; callo ancho formado por una serie de quillas longitudinales que llegan hasta el medio de la lámina, las tres centrales más largas y destacadas de la lámina, formando una prominencia tridentada, la quilla central más alta que todas, con una prominencia mayor en la base, el callo tiene en total 20 mm de anchura. Columna algo curva, especialmente en la parte interna, algo ensanchada a los lados del estigma, de ca. 24 mm



Figura 2. *Chondrorhyncha manzurii* P. Ortiz. Aspecto en vivo

de largo, con pie prominente, con una estría central longitudinal en la parte ventral y una quilla corta en la base, estigma cóncavo, rostelo linear con dos dientes cortos a los lados. Antera ancha y corta, polinios 4 aplazados frontalmente con estípite ancho y alargado, ligulado.

Etimología: La especie está dedicada al Prof. David Manzur Macías, de Manizales, entusiasta cultivador de orquídeas, quien cultiva esta planta.

Distribución: Sólo se han encontrado unas pocas plantas en el Valle del Cauca, en la región del Lago Calima (*fide collectoris*).

Esta es una de las especies colombianas más notables del género *Chondrorhyncha* por su tamaño bastante grande y por la belleza de sus flores de color blanco, con labelo amarillo con manchitas moradas en el ápice. Se puede comparar por el tamaño con *Chondrorhyncha andreae* P. Ortiz de la misma zona aproximadamente y algo en el color con *Chondrorhyncha maculata* Garay, planta también de la Cordillera Occidental y que no se ha vuelto a encontrar, que yo sepa. *Ch. andreae* tiene un colorido diferente y un callo, aunque parecido, de diferentes características. *Ch. maculata* tiene flores mucho más pequeñas (los segmentos florales tienen más o menos la mitad que los de esta nueva especie), de color verde-amarillento con manchitas moradas en el labelo y callo bilobulado. Es una especie digna de ser multiplicada y cultivada.

GEOESTADISTICA: UNA HERRAMIENTA PARA LA MODELACION EN ESTUARIOS

por

Ramón Giraldo H.¹, Walberto Troncoso ², José E. Mancera P.² & Néstor Méndez H.²

Resumen

Giraldo H. R., W. Troncoso, J. E. Mancera P. & Néstor Méndez H.: Geoestadística: una herramienta para la modelación en estuarios. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 59-72, 2000. ISSN 0370-3908.

Se aplican métodos geoestadísticos en la modelación de variables fisicoquímicas y biológicas medidas en el estuario Ciénaga Grande de Santa Marta, localizado en la costa Caribe de Colombia. Se hace el análisis de la información tomada en marzo de 1997 en dicho ecosistema. Los resultados indican que las variables consideradas presentan fuertes estructuras de dependencia espacial y que por consiguiente es recomendable la aplicación de la técnica kriging y la posterior realización de mapas de distribución para dar explicación de este tipo de información. No obstante que la toma de muestras fue realizada en la época de mayor sequía de la región, las isolíneas de distribución en general indican que las magnitudes de las variables son más similares a las encontradas tradicionalmente en época lluviosa, posiblemente como consecuencia del efecto del fenómeno del niño.

Palabras clave: Dependencia espacial, semivariograma, kriging, estuarios.

Abstract

We apply geostatistical methods in the modelling of physical, chemical, and biological variables measured in the Ciénaga Grande of Santa Marta estuary, located on the Caribbean coast of Colombia. The information taken in march of 1997 was analyzed in this ecosystem. This data set indicates that the variables introduce strong structures of space dependence and thus the application of kriging and the subsequent preparation of maps of distribution are recommended in order to give explanation for this type of information. Though the sampling was carried out in the region during the dry season, distribution maps indicate in general that the magnitudes of the variables are more similar to those found traditionally in rainy season, possibly because of consequence of the phenomenon "El niño".

Key words : Spatial dependence, semivariogram, kriging, estuaries.

1. Universidad Nacional de Colombia. Departamento de Matemáticas y Estadística. Santafé de Bogotá. e-mail. rgiraldo@matematicas.unal.edu.co
2. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras INVEMAR. Santa Marta. e-mail. lagunas@invemar.org.co

Introducción

En el proceso de evaluación y diagnóstico de la calidad del agua de los ecosistemas estuarinos se requiere estudiar la dinámica de las variables, su interrelación y el aporte de cada una de ellas a los cambios del mismo. Para la determinación de tales aspectos, se aplican tradicionalmente técnicas estadísticas multivariadas (Manly, 1994), las cuales suponen, cuando no son usadas desde un punto de vista descriptivo, que al estudiar un fenómeno se obtienen muestras de vectores aleatorios, lo cual implica independencia y por consiguiente no correlación. Esta estructura puede resultar inválida cuando se realizan mediciones de las características de interés en el tiempo o el espacio, donde no tiene sentido hablar de independencia. Para este tipo de fenómenos se tiene la idea de que mediciones de la misma variable cercanas en tiempo o espacio deben estar correlacionadas (Díaz-Francés, 1993). En presencia de información espacial o temporal es necesario entonces acudir a herramientas de análisis que contemplen dicha estructura, como son la geoestadística (Samper & Ramírez, 1990) y las series de tiempo (Box & Jenkins, 1976).

El estudio de variables con correlación espacial, por medio del análisis geoestadístico, surgió a partir de los años cincuenta en el campo de la minería. Matheron (1963) hizo una formulación rigurosa desde el punto de vista matemático.

Si bien la aplicación de la herramienta geoestadística es bastante reciente, existe un considerable número de ejemplos en los que se ha utilizado esta metodología en estudios ambientales con el ánimo de predecir y simular fenómenos espaciales. Hidrología, geología, agronomía, ciencias del suelo, ingeniería forestal, monitoreo ambiental, procesamiento de imágenes de satélite, astronomía o cualquier otra disciplina que trate con datos colectados en diferentes ubicaciones espaciales, necesita desarrollar modelos que involucren la estructura de dependencia entre las observaciones (Robertson, 1987; Cressie & Majure, 1995; Diggle *et al.*, 1995).

En el presente trabajo se realizan análisis geoestadísticos de variables fisicoquímicas y biológicas medidas en la columna de agua del estuario Ciénaga Grande de Santa Marta, con el objetivo de establecer el patrón de distribución espacial de las variables consideradas y con esto contribuir con la explicación de algunos fenómenos de deterioro que se presentan dentro del mismo.

Marco teórico de la geoestadística

1. Definición y objeto

La geoestadística es una rama de la estadística que trata con fenómenos espaciales (Journel & Huijbregts,

1978). Su interés primordial es la estimación, predicción y simulación de dichos fenómenos (Myers, 1987).

La geoestadística ofrece una manera de describir la continuidad espacial, que es un rasgo distintivo esencial de muchos fenómenos naturales, y proporciona adaptaciones de las técnicas clásicas de regresión para tomar ventajas de esta continuidad (Isaaks & Srivastava, 1989). Petitgas (1996), la define como una aplicación de la teoría de probabilidades a la predicción estadística de variables regionalizadas (variables medidas en una región). Usualmente el modelamiento geoestadístico concierne con la predicción espacial, pero hay otras áreas importantes como la simulación y el diseño de redes óptimas de toma de muestras (Cressie, 1989).

Cuando el objetivo es hacer predicción, la geoestadística opera básicamente en dos etapas. La primera es el análisis estructural, en la cual se describe la correlación entre puntos en el espacio. En la segunda fase se hace predicción en puntos de la región no muestreados mediante la técnica *kriging*, para lo cual se requiere tomar como base el análisis estructural hecho en primera instancia, con el objetivo de hacer un mapa de distribución de la variable de interés. A continuación se presentan las definiciones teóricas relacionadas con las dos etapas mencionadas.

2. Análisis estructural y Kriging

Una variable distribuida en el espacio de forma que presente una estructura de correlación, se dice que es una variable regionalizada. De manera más formal se puede definir como un proceso estocástico con dominio contenido en un espacio euclíadiano m -dimensional \mathbf{R}^m , $\{Z(x): x \in D \subset \mathbf{R}^m\}$. Si $m=2$, $Z(x)$ puede asociarse con una variable medida en un punto x del plano.

Sea $Z(x)$ una variable regionalizada, se dice que $Z(x)$ es estacionaria de *segundo orden* si cumple (Díaz-Francés, 1993):

$$\text{a. } E[Z(x)] = k, k \in \mathbf{R}, \forall x \in D \subset \mathbf{R}^m.$$

El valor esperado de la variable aleatoria es finito y es una constante para todo punto en el dominio (el valor promedio es igual en todo punto de la región).

b. $Z(x)$ tiene covarianza finita y es una función única del vector de separación h entre cada par de puntos X_i, X_j

$$\text{COV}[Z(x), Z(x+h)] = C(h) < \infty$$

Generalmente se trabaja sólo con la hipótesis que pide que los incrementos $[Z(x), Z(x+h)]$ sean estacionarios, esto es (Clark, 1979):

a. $Z(x)$ tiene esperanza finita para todo punto en el dominio. Lo que implica que la esperanza de los incrementos es cero.

$$E[Z(x + h) - Z(x)] = 0$$

b. Para cualquier vector h , la varianza del incremento está definida y es una función única de la distancia.

$$V[Z(x + h) - Z(x)] = 2\gamma(h).$$

$\gamma(h)$ se conoce como la función de semivarianza y caracteriza las propiedades de dependencia espacial del proceso (Robertson, 1987). Dada una realización del fenómeno, la función de semivarianza es estimada por medio del semivariograma experimental, que se calcula mediante (Wackernagel, 1995):

$$\gamma(h) = \frac{\sum_{i=1}^{n(h)} (Z(x_i + h) - Z(x_i))^2}{2n(h)},$$

donde $Z(x)$ es el valor de la variable en un sitio x , $Z(x_i + h)$ es otro valor muestral separado del anterior por una distancia h y $n(h)$ es el número de parejas que se encuentran separadas por dicha distancia.

Existen diversos modelos teóricos de semivarianza que pueden ajustarse al semivariograma experimental (función de semivarianza calculada con los datos muestrales). En Samper & Ramírez (1990) se presenta una discusión respecto a las características y condiciones que éstos deben cumplir. En general dichos modelos pueden dividirse en no acotados (lineal, logarítmico, potencial) y acotados (esférico, exponencial, gaussiano) (Warrick *et al.*, 1986). Los del segundo grupo garantizan que la covarianza de los incrementos es finita, por lo cual son ampliamente usados cuando hay evidencia de que presentan buen ajuste. Los parámetros básicos de estos modelos son el *efecto pepita* que representa una discontinuidad puntual del semivariograma en el origen, la *meseta* que es el límite del semivariograma cuando la distancia h tiende a infinito y el rango que es la distancia h para la cual dos observaciones son independientes (David, 1977).

Una vez ajustado el modelo teórico al semivariograma experimental $\gamma(h)$, es posible realizar la predicción en puntos no muestreados, empleando la técnica kriging (Cressie, 1989). Cada observación predicción es calculada mediante (Isaaks & Srivastava, 1989):

$$Z^*(x_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i Z(x_i), \quad \text{con} \quad \sum_{i=1}^n \lambda_i = 1 \quad (1)$$

La ecuación anterior indica que la predicción en cada punto no muestreado (x_0) es calculada como una combinación lineal de los n datos muestrales $Z(x_i)$. Se dice que $Z^*(x_0)$ es el mejor predictor, porque los pesos o ponderaciones (λ_i) se obtienen de tal manera que minimizan la varianza del error de predicción. Estos son calculados encontrando los valores mínimos de una función sujetos a una restricción, para lo cual se utilizan los multiplicadores de Lagrange. Los valores de (λ_i) se obtienen resolviendo el siguiente sistema de ecuaciones (Clark, 1979):

$$\begin{pmatrix} \gamma_{11} & \cdot & \cdot & \cdot & \gamma_{1n} & 1 \\ \cdot & \cdot & & & \cdot & \cdot \\ \cdot & & \cdot & & \cdot & \cdot \\ \cdot & & \cdot & \gamma_{ij} & \cdot & \cdot \\ \gamma_{n1} & \cdot & \cdot & \cdot & \gamma_{nn} & 1 \\ 1 & \cdot & \cdot & \cdot & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \lambda_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \lambda_n \\ \mu \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma_{10} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \gamma_{n0} \\ 1 \end{pmatrix} \quad (2)$$

En donde γ_{ij} es igual a $\gamma(h)$, calculado para la distancia entre los puntos i, j , μ es la mitad del multiplicador de Lagrange empleado para la restricción dada en (1) y γ_{i0} es igual a $\gamma(h)$ calculado para la distancia entre la observación muestral i -ésima y el punto donde se desea hacer la predicción. La varianza de predicción en cada punto es calculada por (Cressie, 1993):

$$\sigma_o^2 = \sum_{i=1}^n \lambda_i \gamma_{i0} + \mu \quad (3)$$

En donde γ_{i0} y μ se interpretan igual que en el párrafo anterior y los (λ_i) son los valores encontrados al resolver (2).

Una vez se ha hecho la predicción en un conjunto de puntos diferentes de los muestrales por vía de kriging, se debe elaborar un mapa que de una representación de la variable de interés. Los más empleados son los mapas de contornos y los gráficos tridimensionales. En el caso de los mapas de contorno, se divide el área de estudio en un enmallado y se hace la predicción en cada uno de los nodos de éste mismo. Posteriormente interpolando se unen los valores predichos con igual valor, generando así las líneas de contorno o isolíneas de distribución.

Conjunto de datos y metodología

La información utilizada para el análisis fue tomada durante una jornada intensiva de registro realizada en marzo de 1997 en la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM,

Fig. 1) (IGAC, 1973), en el período de mayor sequía registrado para la región (época seca mayor) (Bula-Meyer, 1985). Se analizaron datos en dos niveles de la columna de agua (superficie y fondo), de las variables salinidad, oxígeno disuelto (mg/l), sólidos en suspensión (mg/l), nitratos ($\mu\text{mol/l}$) y clorofila "a" ($\mu\text{g/l}$). Además se midió profundidad (m) y transparencia (m). Estas variables son consideradas como de gran influencia en los procesos de productividad primaria y biodiversidad de ecosistemas acuáticos como el considerado (Roldán, 1992). Para cada variable se obtuvieron 115 observaciones tomadas a lo largo de todo el sistema mediante registro sistemático de cuadrículas (cuadrículas de 4 km^2) (Fig. 2). La ubicación en cada punto de registro fue realizada mediante un geoposicionador GPS 100 SRVY II (Garmin, 1993).

Para dar cumplimiento a los objetivos planteados, se calculó en primera instancia el semivariograma experimental de cada una de las variables consideradas. Por medio del software GS + (Gamma Design, 1995) se hallaron sus correspondientes modelos y utilizando el criterio del mayor r^2 se seleccionaron los de mejor ajuste. Utilizando dichos modelos se calcularon los pesos o ponderaciones (λ_i) para hacer predicción de cada variable en sitios donde no se tomaron muestras mediante la técnica

kriging. Los resultados arrojados en el proceso de predicción se muestran en gráficas mediante mapas de contorno. Por último se hizo una discusión sobre el comportamiento espacial de las variables en la región de estudio, a través de la descripción de las isolíneas de distribución.

Resultados y discusión

1. Dependencia Espacial

En primera instancia se calcularon los semivariogramas experimentales (Figs. 3 y 4). La forma de estos indica que las variables presentan estructuras de dependencia espacial, dado que la semivarianza experimental no es constante en función de la distancia (Díaz- Francés, 1993).

Los rangos encontrados en los modelos teóricos ajustados (Tabla 2), superan los 11 km. y en algunos casos éste parámetro alcanza los 25 km., lo cual resulta relativamente alto, teniendo en cuenta que la distancia entre los extremos sur y norte del sistema (la más amplia) no supera los 30 km. Lo anterior, además de reducir la varianza de predicción, es un índice de fuerte dependencia espacial y permite obtener superficies de predicción más suavizadas.

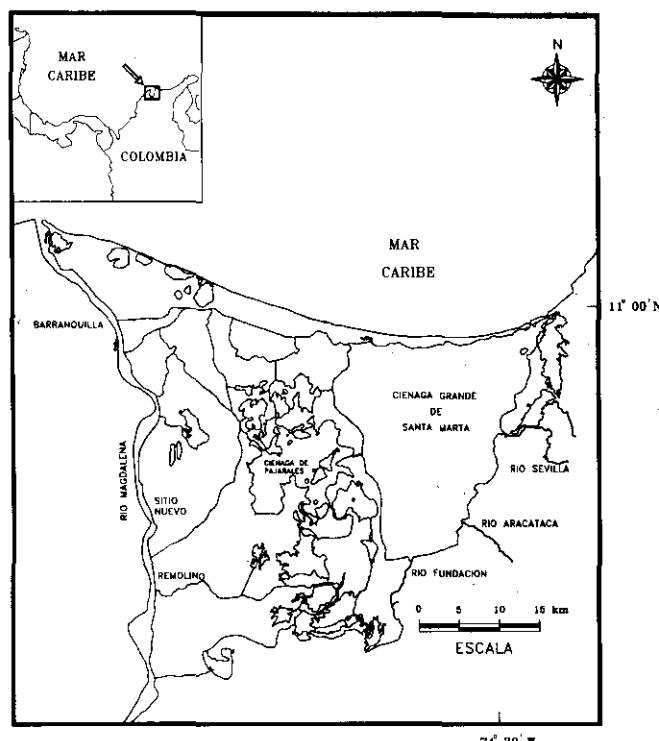


Figura 1. Ubicación geográfica del ecosistema lagunar estuarino Ciénaga Grande de Santa Marta.

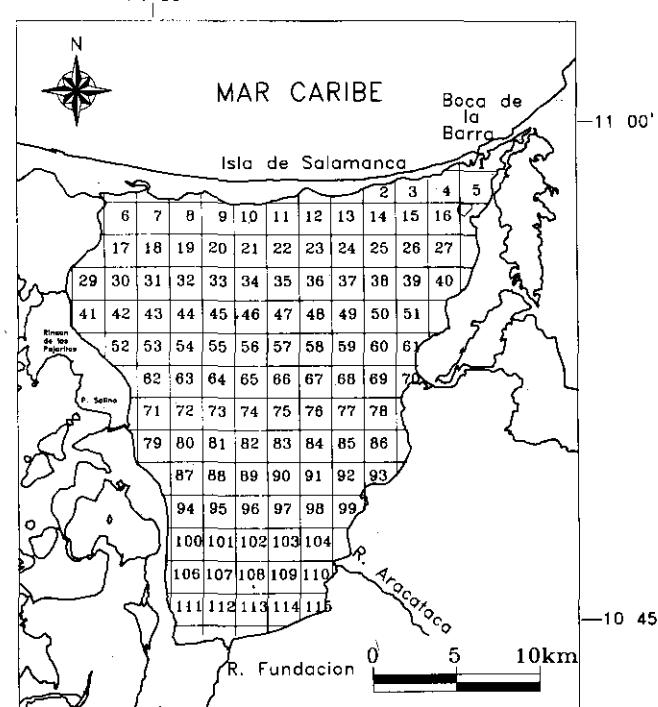


Figura 2. Cuadrículas en que fue subdividido el sistema Ciénaga Grande de Santa Marta para realizar la toma de muestras. Cada una de las 115 cuadrículas tiene un área de 4 km^2 . Los datos fueron tomados en el centro de cada una de ellas.

Es importante resaltar respecto a los otros dos parámetros, que en ningún caso el valor de la pepita supera el 50% del valor de la meseta (Tabla 2), lo cual, según Díaz-Francés (1993), es recomendable para que el modelo de correlación espacial describa bien la realidad. Si el ruido espacial en las mediciones explica en mayor proporción la variabilidad que la correlación del fenómeno, las predicciones pueden ser muy imprecisas.

Se puede afirmar que las variables oxígeno disuelto, profundidad y transparencia cumplen con la hipótesis de estacionariedad de segundo grado, dado que sus modelos son acotados (Biau *et al.*, 1997; Samper & Carrera,

1990). De otro lado salinidad, sólidos en suspensión, nitritos y clorofila "a", sólo cumplen la hipótesis intrínseca puesto que sus modelos son lineales (Evangelos & Flatman, 1988; Samper & Carrera, 1990).

Debido a que los resultados arriba descritos respecto a los semivariogramas experimentales y al ajuste de modelos teóricos, confirman la hipótesis de autocorrelación espacial en las características medidas en el estuario de estudio, es posible afirmar que los métodos geoestadísticos pueden ser una herramienta de gran utilidad en el modelamiento e interpretación de fenómenos observados en este tipo de ecosistemas. Cuando se utilicen métodos

Tabla 1. Medidas descriptivas de variables fisicoquímicas y biológicas medidas durante un muestreo realizado en marzo de 1997 en la Ciénaga Grande de Santa Marta.

Variable	Nivel de la columna	Promedio	Mínimo	Máximo	Coeficiente de Variación (%)
Salinidad	Superficie	17.6	13.02	34.9	16.1
	Fondo	18.04	13.94	33.9	15.5
Oxígeno	Superficie	8.80	3.03	16.2	36.9
	Fondo	5.68	2.64	13.4	36.8
Sólidos en suspensión	Superficie	218.2	103	318	18.8
	Fondo	215.35	86	310	19.6
Nitritos	Superficie	0.43	0.01	1.61	70.8
	Fondo	0.42	0.01	2.39	81.7
Clorofila a	Superficie	132.44	2.91	198.35	23.8
	Fondo	136.19	2.91	194.75	26.4
Profundidad		1.47	0.25	2.50	24.1
Transparencia		0.27	0.20	0.35	10.8

Tabla 2. Modelos teóricos ajustados a semivariogramas experimentales de variables fisicoquímicas y biológicas medidas en dos niveles de la columna de agua de la Ciénaga Grande de Santa Marta, durante una jornada de muestreo realizada en marzo de 1997.

Variable	Nivel	Modelo	Pepita	Meseta	Rango (m)	r ²
Salinidad	Superficie	Lineal	0.179	12.309	20000	0.89
	Fondo	Lineal	0.627	11.752	20000	0.99
Oxígeno	Superficie	Gaussiano	1.830	14.320	12940	0.99
	Fondo	Esférico	1.080	4.211	11650	0.99
Sólidos en suspensión	Superficie	Lineal	1087	1138	22000	0.90
	Fondo	Lineal	1408	557	20000	0.67
Nitritos	Superficie	Lineal	0.071	0.043	22000	0.87
	Fondo	Lineal	0.073	0.077	20000	0.70
Clorofila a	Superficie	Lineal	389.2	623.2	18000	0.91
	Fondo	Lineal	710	616.4	18000	0.91
Profundidad		Gaussiano	0.073	0.121	24850	0.99
Transparencia		Gaussiano	0.0069	0.0019	25000	0.85

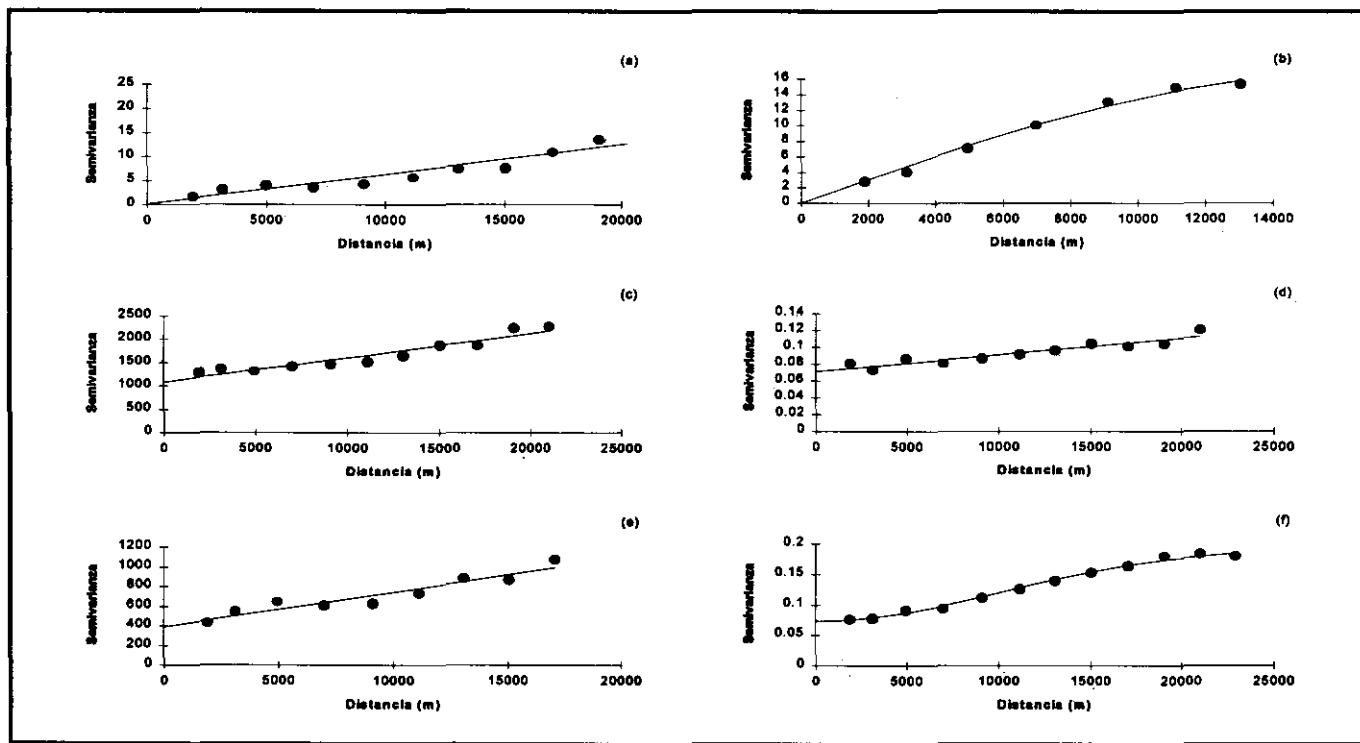


Figura 3. Semivariogramas experimentales (calculados con los datos de las muestras) y ajustes de modelos teóricos para las variables medidas en la superficie de la columna de agua de la Ciénaga Grande de Santa Marta en marzo de 1997. a) salinidad; b) oxígeno; c) sólidos en suspensión; d) nitritos; e) clorofila a; f) profundidad.

estadísticos tradicionales (regresión, análisis de varianza, técnicas multivariadas, toma de muestras) para el análisis de este tipo de información, debe involucrarse en los correspondientes modelos la estructura de correlación espacial implícita en los datos.

2. Mapas de distribución

2.1 Salinidad

Los valores medidos oscilaron entre 13.02 y 34.9 en el nivel superficial de la columna de agua y entre 13.94 y 33.9 en el fondo de la misma, con valores promedios de 17.6 y 18.04, respectivamente (Tabla 1). Observando los mapas de isolíneas de distribución de dicha variable (Fig. 5), es posible concluir que existe gran homogeneidad en todo el cuerpo de agua, con excepción de la zona nororiental, puesto que los valores máximos y mínimos predichos varían sólo alrededor de 14 y 19 unidades.

En los dos mapas (superficie y fondo) de la figura 5, se evidencia la influencia que tienen las entradas de agua dulce y marina sobre la magnitud de la variable dentro del sistema. Las salinidades máximas se encuentran en la

zona nororiental (zona estuarina) donde hay entrada de agua marina a través del sitio denominado Boca de la Barra (Fig. 1), encontrándose allí valores superiores a 30 unidades. Hacia la zona centro del cuerpo de agua se presentan las menores magnitudes de la variable, valores entre 15 y 16 unidades, lo que parece ser consecuencia del aporte de agua dulce que se da en la desembocadura de uno de los tres ríos (río Sevilla) que baja de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM). Así mismo se puede observar que en el sector occidental del sistema se presentan valores intermedios a los de las zonas antes mencionadas (alrededor de 19 unidades). Lo anterior puede deberse al efecto de intercambio de aguas, por medio de los canales Grande y Clarín, con el ecosistema Complejo Pajarales (Fig. 1), en donde se da un proceso de lavado de suelos hipersalinos en época de lluvias o cuando hay inundaciones.

Dada la similaridad en magnitud y forma de distribución que se observa en los mapas de superficie y fondo (Fig. 5), se podría pensar que para la época seca del año, no existe estratificación de la columna de agua con respecto a esta variable.

Los valores de salinidad observados y predichos a través de la técnica kriging, resultan bajos con respecto a los

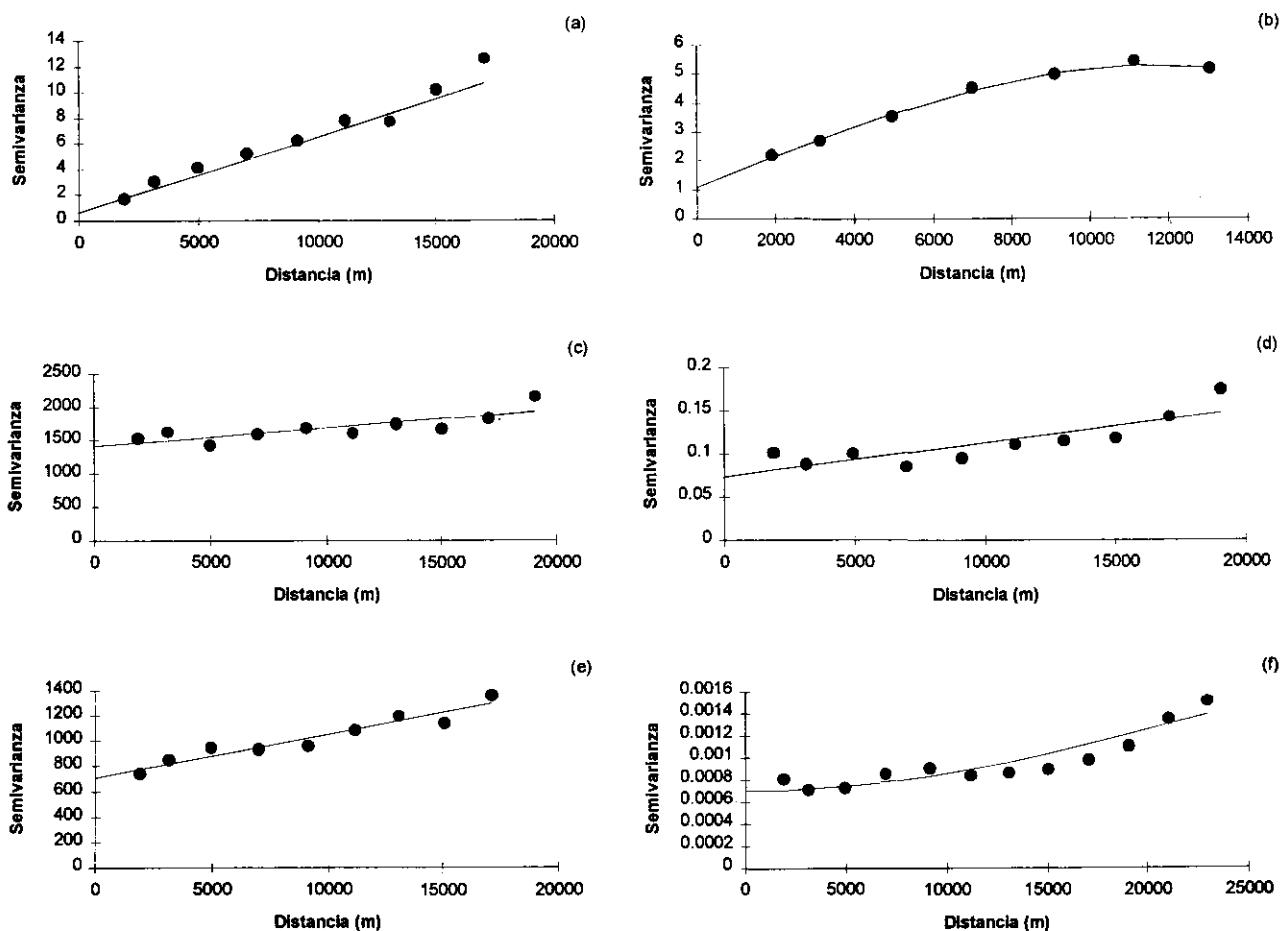


Figura 4. Semivariogramas experimentales (calculados con los datos de las muestras) y ajustes de modelos teóricos para las variables medidas en el fondo de la columna de agua de la Ciénaga Grande de Santa Marta en marzo de 1997. a) salinidad; b) oxígeno; c) sólidos en suspensión; d) nitritos; e) clorofila a; f) transparencia.

registrados para esta misma época en otros estudios (Giraldo *et al.*, 1995). Lo anterior podría deberse a un posible aumento en los caudales de los ríos que desembocan en la Ciénaga, durante los meses de lluvia precedentes a la toma de muestras, como consecuencia del efecto del fenómeno del niño en la región a finales del año 1996. No obstante lo anterior, puede pensarse, dada la gran homogeneidad en la distribución, que para la fecha del registro no se estaban presentando aportes considerables de agua dulce, por parte de los ríos que desembocan en la CGSM, lo que significa un período de relativa calma para los organismos que dependen de la salinidad para sus funciones y distribución (Reid & Wood, 1976).

2.2 Oxígeno disuelto

Los valores medidos de esta variable oscilaron entre 3.03 (mg/l) y 16.2 (mg/l) en la superficie de la columna de agua y entre 2.09 (mg/l) y 13.4 (mg/l) en el fondo de la misma, con valores promedios de 8.8 (mg/l) y 5.68 (mg/l), respectivamente (Tabla 1).

Las correspondientes isolíneas (Fig. 6), indican que en el fondo de la columna de agua se presenta mayor homogeneidad en la distribución, puesto que los valores predichos varían entre 4.5 mg/l y 6.5 mg/l, con excepción de una pequeña zona en el sector nororiental frente a la desembocadura del río Sevilla (valores entre 6.5 y 9.5

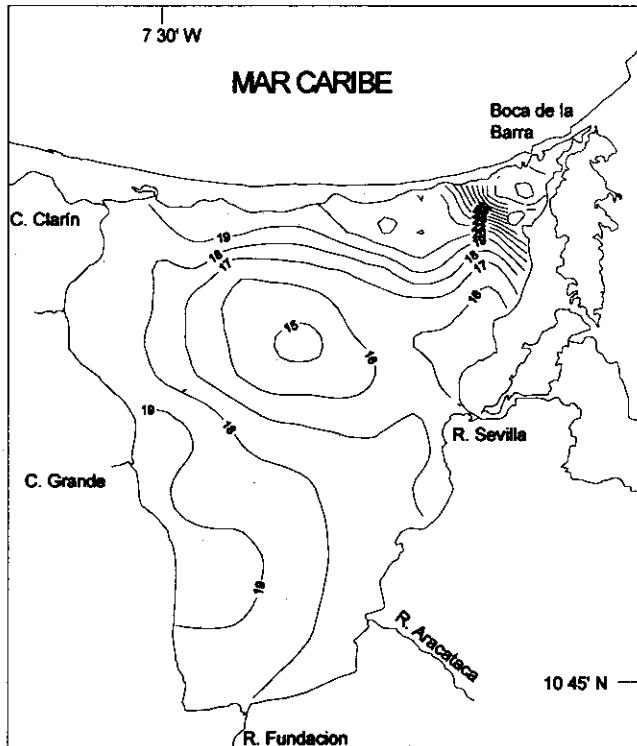
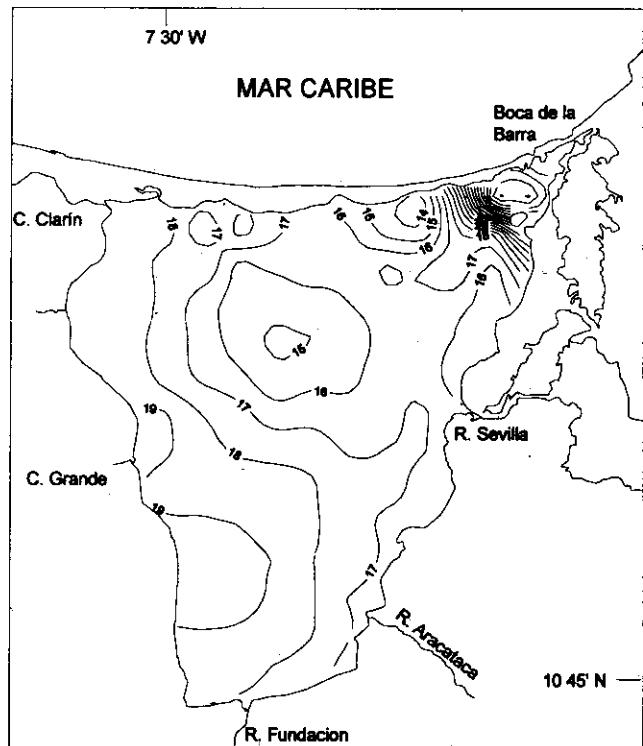


Figura 5. Distribución espacial de la salinidad del agua en la Ciénaga Grande de Santa Marta durante una jornada de toma de muestras realizada en marzo de 1997. El mapa de la izquierda corresponde a los valores en la superficie de la columna de agua y el de la derecha a los niveles en el fondo de la misma.

mg/l), mientras que en superficie existe considerable diferencia entre los valores ajustados en el centro del sistema (entre 9 mg/l y 13 mg/l) y los estimados para la zona sur y noroccidental del mismo (magnitudes alrededor de 4 mg/l). Lo anterior sugiere la ocurrencia de procesos de estratificación en el sistema hacia la zona central del espejo de agua, donde la productividad se concentra aportando grandes volúmenes de oxígeno al agua durante el día (Reid & Wood, 1976; Welch, 1992; Mancera & Vidal, 1994).

Las isolíneas, para ambos niveles de la columna de agua, muestran que hacia las fronteras del sistema los valores del gas disminuyen. Este comportamiento podría ser explicado al considerarse que en estas zonas existe intercambio de flujos entre el sistema y otros cuerpos de agua, además de aportes de hojarasca y material orgánico, provenientes del manglar.

2.3 Sólidos en suspensión

Los valores para la variable, presentan algunas diferencias entre los dos planos de muestreo. Los mínimos y máximos fueron de 103 mg/l y 318 mg/l en la superficie

de la columna de agua y de 86 mg/l y 310 mg/l en el fondo de la misma, con promedios de 218.2 mg/l y 215.3 mg/l, respectivamente (Tabla 1).

El mapa de distribución superficial (Fig. 7), revela la influencia que tienen los aportes de agua sobre la magnitud de esta variable en el sistema. Se observa que las mayores concentraciones se presentan en las zonas de las desembocaduras de los ríos Fundación y Aracataca además de la del caño Clarín (por medio del cual se da el aporte de agua del río Magdalena) y que las menores magnitudes se dan en el sector de intercambio de agua dulce y marina (desde la zona centro y nororiental hacia el sitio denominado Boca de la Barra). Una excepción a este comportamiento se da en la desembocadura del río Sevilla y del caño Grande en donde las concentraciones de los sólidos en suspensión son muy similares a las observadas en el resto del cuerpo de agua.

El patrón de comportamiento de la variable en el fondo de la columna de agua es muy similar al descrito en el párrafo de arriba, respecto a los valores superficiales; es decir mayores concentraciones hacia las desembocaduras de los ríos y caños (zonas sur y noroccidental) y menores magnitudes en la zona nororiental. Sin embargo, la dife-

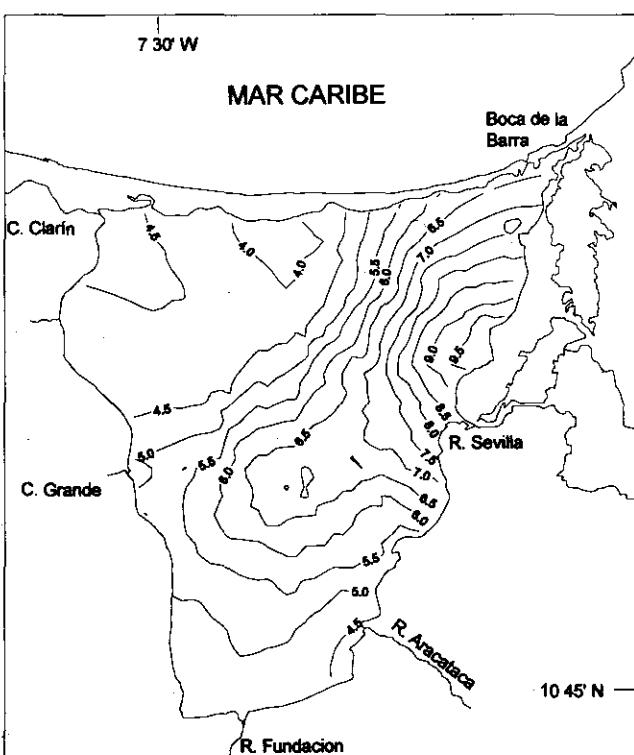
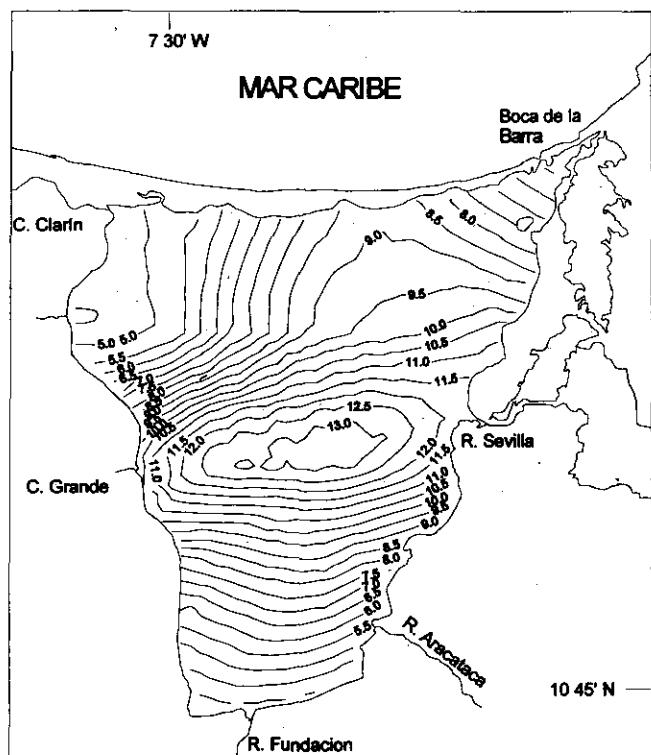


Figura 6. Distribución espacial del oxígeno disuelto (mg/l) en la Ciénaga Grande de Santa Marta durante una jornada de toma de muestras realizada en marzo de 1997. El mapa de la izquierda corresponde a los valores en la superficie de la columna de agua y el de la derecha a los niveles en el fondo de la misma.

rencia entre los valores predichos en estas fronteras y los del resto del sistema (valores entre 220 mg/l y 210 mg/l), no resultan significativos como en el caso de la distribución superficial (valores entre 245 mg/l y 175 mg/l).

Una posible explicación a la diferencia en magnitud de los valores de superficie y fondo es que los flujos de agua dulce son menos densos y presentan mayores concentraciones de sólidos en suspensión, por lo cual al ingresar al sistema y encontrarse con las aguas salobres del mismo (más pesadas), tienden a permanecer en la superficie (lo cual puede causar estratificación. (Wheaton, 1977; Welch, 1992 ; Jay *et al.*, 1997 ; Nixon, 1997).

2.4 Nitritos

El ión nitrito presentó valores entre 0.01 $\mu\text{mol/l}$ y 1.61 $\mu\text{mol/l}$ para la superficie de la columna de agua y entre 0.01 $\mu\text{mol/l}$ y 2.39 $\mu\text{mol/l}$ en el fondo de la misma. Los valores promedios fueron de 0.43 $\mu\text{mol/l}$ y 0.42 $\mu\text{mol/l}$, respectivamente (Tabla 1).

Las mediciones superiores a 1 $\mu\text{mol/l}$ se dieron en dos estaciones de muestreo, ubicadas en la zona norte del sis-

tema (cuadrículas 14 y 15, Fig. 2). Dado que lo anterior no fue el patrón generalizado, las isolíneas de distribución en superficie y fondo (Fig. 8) presentan sólo valores alrededor de los promedios arriba mencionados. Este resultado es esperable, puesto que los nitritos generalmente se dan en bajas concentraciones (Mancera, 1990; Hernández & Gocke, 1990; Day *et al.* (1989), indican que esto puede ser debido al consumo continuo de las comunidades fitoplanctónicas y a la precipitación en los sedimentos como consecuencia de los cambios en las condiciones del agua estuarina.

En ambos casos (superficie y fondo) los valores interpolados (entre 0.2 $\mu\text{mol/l}$ y 0.7 $\mu\text{mol/l}$) para esta variable, revelan la presencia de un gradiente sur-norte, dándose las mayores concentraciones en el sector más estuarino. Lo anterior podría ser consecuencia de aportes de materia orgánica por parte de las poblaciones cercanas a esta zona (Welch, 1992).

Los mapas de distribución espacial no revelan estratificación de la columna de agua para esta variable, dada la similaridad en los valores predichos en la superficie y el fondo (Fig. 8).

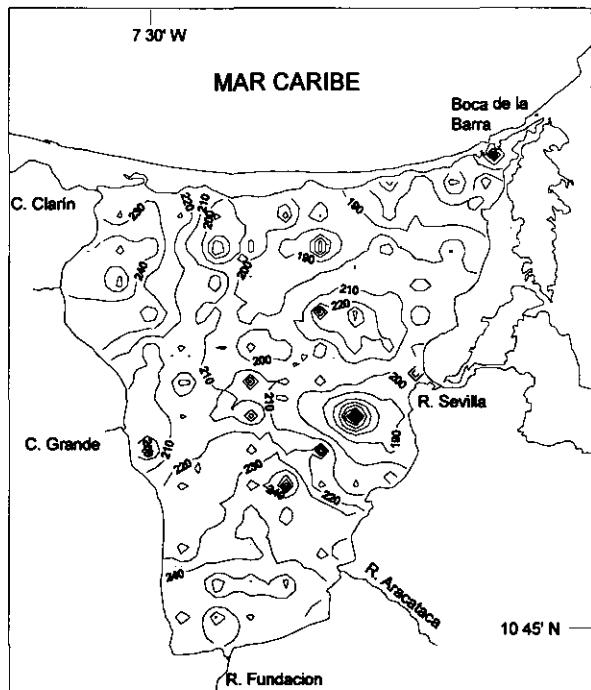
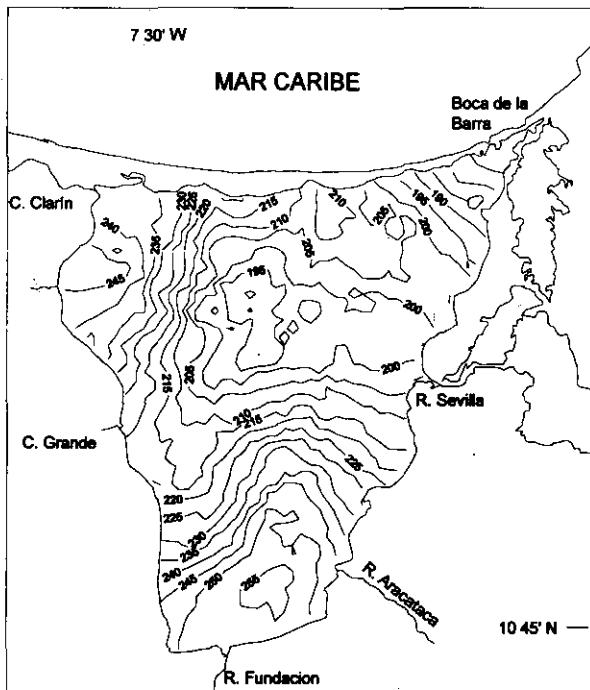


Figura 7. Distribución espacial de los sólidos en suspensión (mg/l) en la Ciénaga Grande de Santa Marta durante una jornada de toma de muestras realizada en marzo de 1997. El mapa de la izquierda corresponde a los valores en la superficie de la columna de agua y el de la derecha a los niveles en el fondo de la misma.

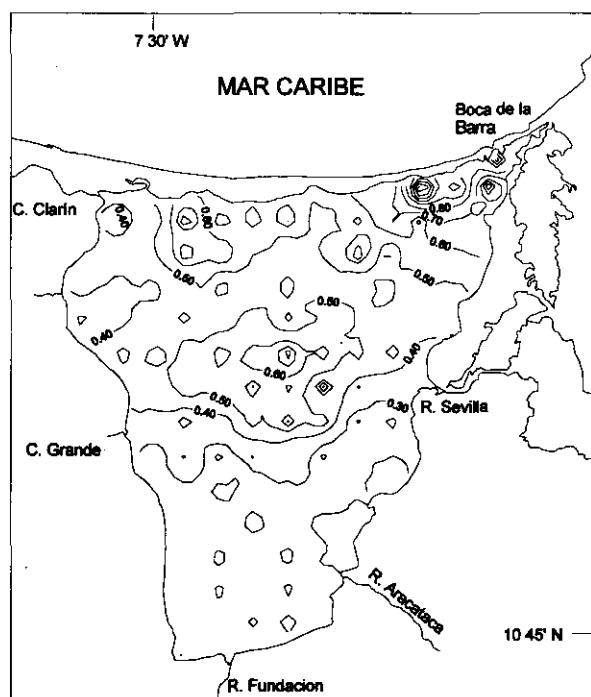
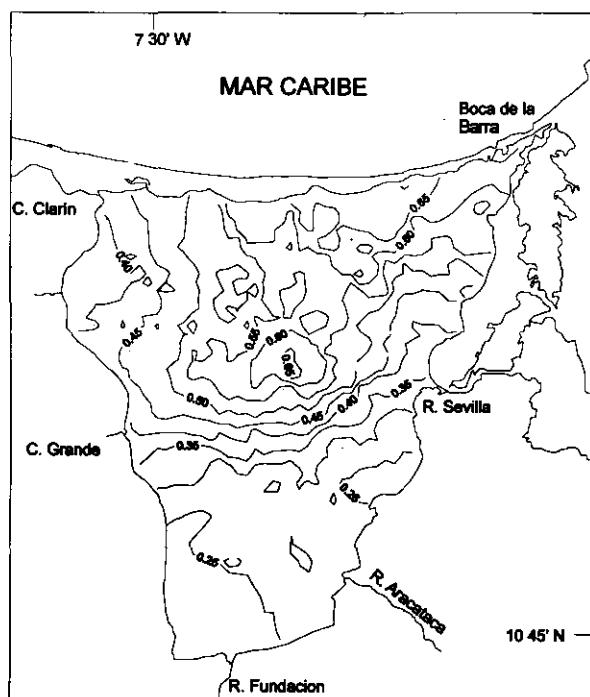


Figura 8. Distribución espacial de nitritos ($\mu\text{mol/l}$) en la Ciénaga Grande de Santa Marta durante una jornada de toma de muestras realizada en marzo de 1997. El mapa de la izquierda corresponde a los valores en la superficie de la columna de agua y el de la derecha a los niveles en el fondo de la misma.

2.5 Clorofila "a"

Los valores medidos de clorofila "a" oscilaron entre 2.91 µg/l y 198.35 µg/l en la superficie de la columna de agua y entre 2.91 µg/l y 194.75 µg/l en el fondo de la misma. Los valores promedios fueron 132.44 µg/l y 136 µg/l, respectivamente. Los bajos coeficientes de variación (menores del 30%), en ambos casos (superficie y fondo), indican relativa homogeneidad en las mediciones de esta variable (Tabla 1).

Las isolíneas de distribución calculadas con los datos predichos presentan algunos aspectos comunes. En ambos mapas (superficie y fondo) se observa que los valores máximos (alrededor de 160 µg/l) se dan en el sur del sistema hacia la desembocadura del río Fundación y las menores concentraciones se presentan en el sector más nororiental (valores menores de 50 µg/l). La diferencia radica en el comportamiento en la zona centro del espejo de agua. Mientras que en la superficie se presenta alta variabilidad (valores entre 90 y 160 µg/l), en el fondo de la columna de agua los valores son muy homogéneos (entre 130 µg/l y 150 µg/l) y se ajustan claramente a una tendencia creciente en sentido sur-nororiente.

El comportamiento de distribución representado en los mapas de isolíneas puede estar de acuerdo con las condiciones climáticas de la época. **Bula-Meyer** (1989) y **Sánchez** (1996), indican que en la época más seca del año (época en la que se realizó la toma de muestras) predominan los vientos Alisios y que la circulación de las masas de agua en el sistema obedece a la fuerza del viento y a los cambios de marea en el Mar Caribe. Esto hace pensar que los flujos de agua son más lentos en la zona centro del sistema y por consiguiente, al no presentarse un recambio de agua muy fuerte, se favorece el desarrollo de las comunidades fitoplanctónicas, puesto que estas consumen los nutrientes que se liberan desde el sedimento por acción de los vientos (**Welch**, 1992).

Giraldo (1996), encontró un comportamiento similar en la distribución de esta variable con datos promedios de la época, calculados con información de varios años anteriores a 1995. Sin embargo en la zona de la desembocadura de los ríos, específicamente en la del Fundación, los valores reportados por dicho autor resultaron considerablemente más bajos a los encontrados en el presente estudio. Lo anterior puede estar indicando, como se mencionó en la interpretación de los resultados obtenidos con la salinidad, una disminución de la entrada de agua dulce en esta zona, causándose así el mismo efecto de baja circulación y alta asimilación de nutrientes, comentado en el párrafo de arriba para la zona centro del sistema.

2.6 Profundidad (batimetría) y transparencia (Secchi).

Los resúmenes de medidas de la variable profundidad (Tabla 1) y el mapa de distribución calculado con los datos predichos (Fig. 10) confirman lo registrado en estudios anteriores (**Wiedemann**, 1973), en los cuales se afirma que la CGSM es un sistema somero, con una profundidad promedio alrededor de 1.5 m. El mencionado mapa revela la presencia de gradientes positivos en sentido oriente, occidente, sur y noroccidente, respectivamente. Este comportamiento puede estar relacionado con los procesos de sedimentación que se han venido presentando en los últimos años cerca al sitio Boca de la Barra (cuadrícula 1, Fig. 2) como consecuencia de la disminución de los flujos de agua que entran al sistema a través de ríos que bajan de la SNSM y de los canales que comunican con el río Magdalena.

De otro lado, respecto a la variable transparencia, medida por medio de la profundidad del disco Secchi (**Reid & Wood**, 1976) se puede concluir, de acuerdo con los valores encontrados (Tabla 1) y predichos (Fig. 10), que esta es una característica muy homogénea en el sistema de estudio. Las isolíneas de distribución indican que en general los valores esperados en este ecosistema no son superiores a 30 cm. Este bajo nivel de transparencia está de acuerdo con el resultado encontrado para la variable clorofila "a" (altas concentraciones en gran parte del sistema, como consecuencia de un aumento en las entradas de nutrientes), puesto que como lo muestra **Welch** (1992), la relación entre estas dos variables es de tipo inverso. Según resultados registrados por este autor se espera que para niveles de visibilidad del disco Secchi, inferiores a 1 m se den concentraciones de clorofila "a" superiores a 80 µg/l.

Comentarios finales

Los rangos encontrados en la mayoría de los semivariogramas ajustados indican una fuerte asociación espacial. Este resultado confirma la necesidad de acudir a métodos geoestadísticos para el estudio de información tomada en ecosistemas como el considerado. Lo anterior, más que representar una limitante para la aplicación de métodos estadísticos tradicionales como, entre otros, regresión, análisis de varianza o técnicas multivariadas, conduce a que se exploren adaptaciones de estas para garantizar pruebas de hipótesis válidas. Las variables estudiadas en el estuario CGSM mostraron evidencia de estacionalidad, por lo menos intrínseca. Sin embargo, lo anterior debe ser siempre evaluado, en la fase de análisis exploratorio precedente al análisis geoestadístico, en otros

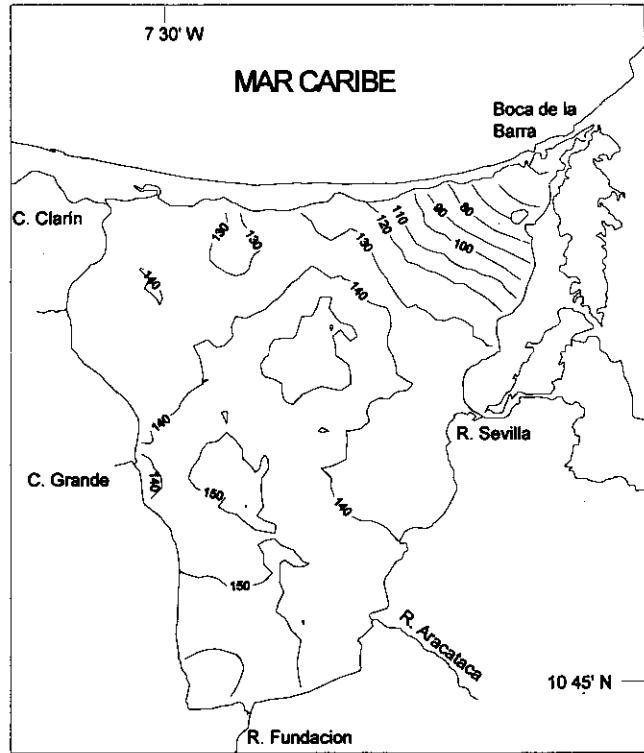
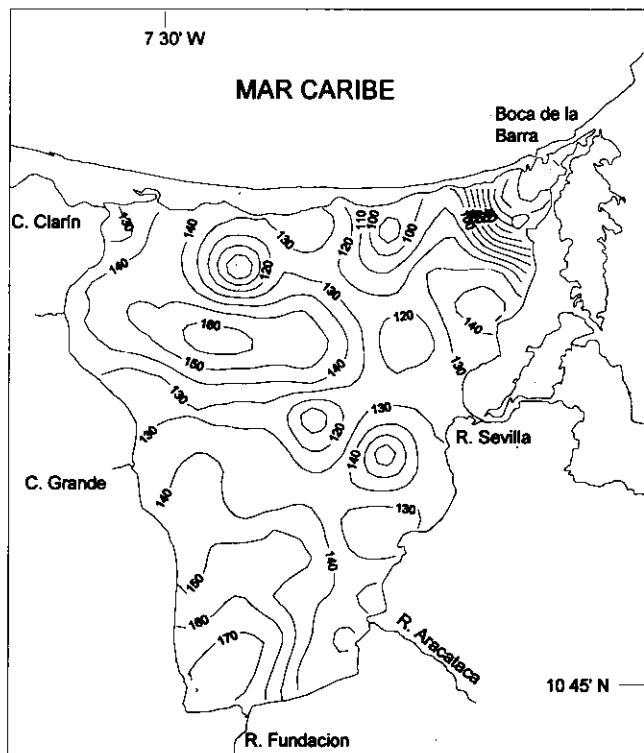


Figura 9. Distribución espacial de clorofila a ($\mu\text{g/l}$) en la Ciénaga Grande de Santa Marta durante una jornada de toma de muestras realizada en marzo de 1997. El mapa de la izquierda corresponde a los valores en la superficie de la columna de agua y el de la derecha a los niveles en el fondo de la misma.

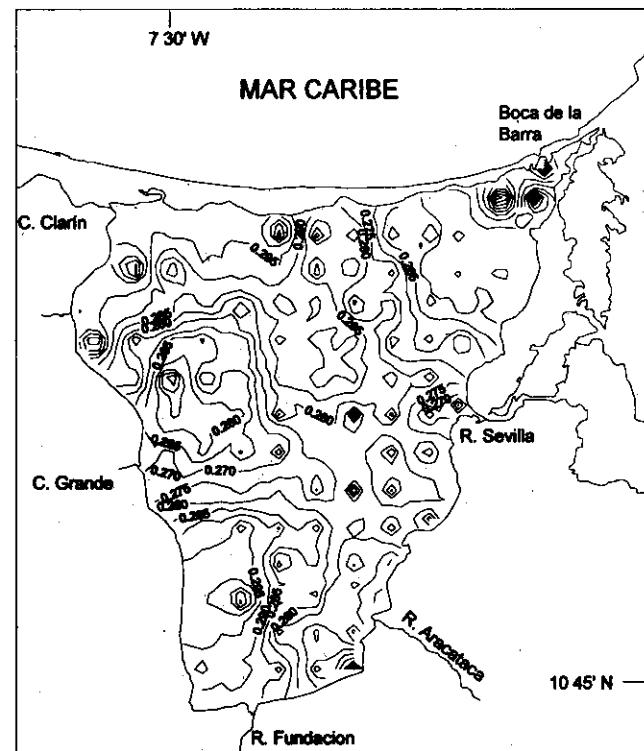
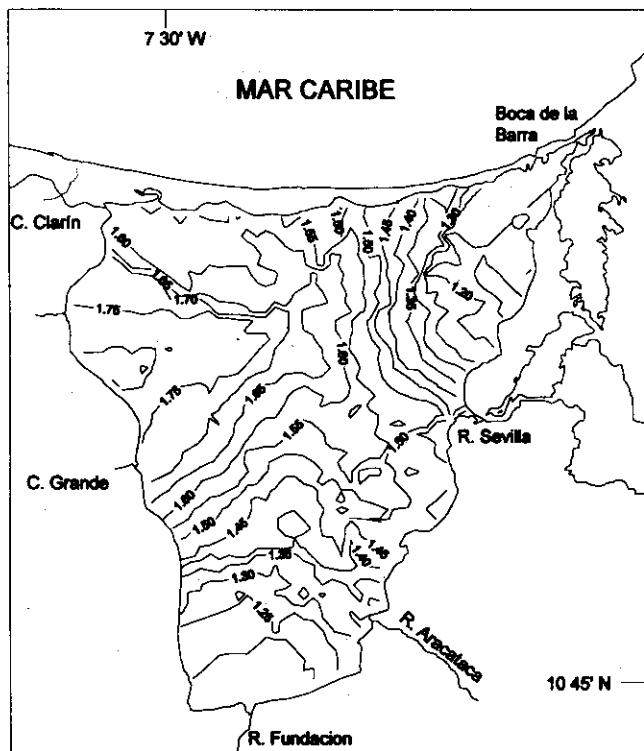


Figura 10. Distribución espacial de la profundidad (m) (izquierda) y transparencia (m) (derecha) en la Ciénaga Grande de Santa Marta durante una jornada de toma de muestras realizada en marzo de 1997.

estudios de este mismo tipo. De no cumplirse este supuesto podría acudirse a la técnica *kriging universal*. Las variables consideradas fueron ampliamente registradas sobre la región de estudio y por esto, dado que se disponía de suficiente información, se aplicó la técnica kriging para cada una de ellas. Sin embargo en el futuro podría acudirse al método del *cokrigado* para reducir los costos en la toma de muestras en algunas de las variables (las que presenten alta asociación espacial con otras que puedan ser registradas con más intensidad).

El análisis realizado es sólo el punto de partida en la aplicación del análisis geoestadístico. Muchas otras aplicaciones de esta metodología pueden llevarse a cabo. Particularmente para el ecosistema estudiado, el diseño de una red óptima de toma de muestras (Mc Bratney *et al.*, 1981), análisis de simulación (Cressie, 1993) y la predicción espacial con datos de variables categóricas, por ejemplo a través de *kriging indicador*, resultan muy relevantes.

Agradecimientos

El presente trabajo fue desarrollado en el marco del proyecto "Análisis y aplicación de técnicas geoestadísticas en el modelamiento de procesos estocásticos relacionados con variables ecológicas en ambientes estuarinos" financiado por COLCIENCIAS e INVEMAR.

Bibliografía

- Biau, G., E. Zorita, H. von Storch & H. Wackernagel.** 1997. Estimation of precipitation by kriging in EOF space. GKSS, 97, E45.
- Box, G. E. P. & G.M. Jenkins.** 1976. Time series analysis forecasting and control. Holden-Day, San Francisco.
- Bula-Meyer, G.** 1985. Un nuevo núcleo de urgencia en el Caribe colombiano detectado en correlación con las macroalgas. Bol. Ectrópica 12: 3-25.
- . 1989. Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano: Una hipótesis. An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín 19-20:9- 21.
- Clark, I.** 1979. Practical geostatistics. Elsevier Publishing , New York.
- Cressie, N.** 1989. Geostatistics. The American Statistician 43(4): 611-623.
- . 1993. Statistical for spatial data. John Wiley & Sons, New York.
- & M. M. Majure. 1995. Non- point source pollution of surface waters over a watershed. Programme abstracts of the third SPRUCE international conference. Merida, Mexico.
- David, M.** 1977. Geostatistical ore reserve estimation. Elsevier, Amsterdam.
- Díaz- Francés, E.** 1993. Introducción a conceptos básicos de geoestadística. Memorias seminario estadística y medio ambiente. Centro de Investigación en Matemáticas, Guanajuato, Mexico.
- Day, J.W., C. Hall, W.M. Kemp & A. Yáñez-Arancibia.** 1989. Estuarine ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Diggle, P., L. Harper & S. Simon.** 1995. geoestatistical analysis of residual contamination from nuclear weapons testing. Programme abstracts of the third SPRUCE international conference. Merida, Mexico.
- Evangelos A. & G. T. Flatman.** 1988. On sampling nonstationary spatial autocorrelated data. Computers and Geosciences, 14, 5, 667-686.
- Garmin International, Inc.** 1993. Garmin communication & navigation. GPS 100 SRVY II personal surveyor. Owner's manual. Lenexa, U. S. A.
- Giraldo, R., J. Martínez, L. H. Hurtado, S. Zea & R. Madera.** 1995. Análisis de clasificación de series temporales: El caso de la salinidad en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín 24: 123-134.
- Giraldo, R.** 1996. Geoestadística aplicada a datos multivariados provenientes del monitoreo de las aguas de la Ciénaga Grande de Santa Marta y el complejo Pajarales, Caribe colombiano. Tesis de especialización en Estadística. Fac. Cienc. Depto. Matemáticas y Estadística. Univ. Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- Gamma Desing.** 1995. GS+. Geostatistical software for the agronomic and biological science, version 2.3. Plainwell, Michigan.
- Hernández, C.A. & K. Gocke.** 1990. Productividad primaria en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín 19 - 20: 101 - 119
- IGAC,** 1973. Monografía del Departamento del Magdalena. Inst. Geogr. Agustín Codazzi, Bogotá.
- Isaaks, E. & R. M. Srivastava.** 1989. Applied geostatistics. Oxford University Press, New York.
- Jay, D.A., R.J. Uncles, J. Largier, W.R. Geyer, J.Vallino & W.R. Boynton.** 1997. A review of recent developments in estuarine scalar flux estimation. Estuaries. 20(2): 262 - 280.
- Journel, A.G. & C. J. Huijbregts.** 1978. Mining geostatistics. Academics Press, New York.
- Mancera, J. E.** 1990. Caracterización ecológica de la salina artificial Pozos Colorados, Caribe colombiano. An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín 19-20 : 121 - 138.
- Mancera, J. E. & L. A. Vidal.** 1994. Florecimiento de microalgas relacionado con mortandad masiva de peces en el complejo lagunar Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín 23: 103 - 117.
- Manly, B.** 1994. Multivariate statistical methods. A primer. Second edition. Chapman-Hall, Londres.
- Matheron, G.** 1963. Principles of geostatistics. Economic Geology 58: 1246-1266.
- McBratney, A. B., R. Webster & T. M. Burgess.** 1981. The design of optimal sampling schemes for local estimation and mapping of regionalized variables I. Computers and Geosciences, 7(4), 331-334.

- Myers, D. E.** 1987. Optimization of sampling locations for variogram calculations. *Water Resources Research* 23(3): 283-293.
- Nixon, S.W.** 1997. Prehistoric nutrient inputs and productivity in Narragansett Bay. *Estuaries*, 20 (2): 253-261
- Petitgas, P.** 1996. Geostatistics and their applications to fisheries survey data 5: 114-142. In: B. A. Megrey & E. Mosknes, (E). *Computers and fisheries research*. Chapman-Hall, Londres.
- Reid, G. K. & R. D. Wood.** 1976. *Ecology of inland waters and estuaries*. Second edition. D. Van Nostrand, New York.
- Roldán, G.** 1992. Fundamentos de limnología neotropical. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín.
- Robertson, G. P.** 1987. Geostatistics in ecology: Interpolating with known variance. *Ecology* 68(3): 744-748.
- Samper, F. J. & J. Ramírez.** 1990. *Geoestadística. Aplicaciones a la hidrogeología subterránea*. Centro Internacional de Métodos Numéricos en Ingeniería. Universitat Politècnica de Catalunya, Barcelona.
- Sánchez, C.** 1996. Variación espacial y temporal de la ictiofauna de la Ciénaga Grande de Santa Marta, complejo de Pajarales y ciénagas del costado occidental de la Isla de Salamanca, Caribe colombiano. Tesis Biología. Fac. Cienc. Depto. Biol. Univ. Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- Wackernagel, H.** 1995. *Multivariate geostatistics. An introduction with applications*. Springer-Verlag, Berlín.
- Warrick, A. W., D. E. Myers & D. R. Nielsen.** 1986. Geostatistical methods applied to soil science. *Methods of soil analysis. Part 1. Physical and mineralogical methods- agronomy monograph 9* : 53 - 81.
- Welch, E. B.** 1992. *Ecological effects of wastewater. Applied limnology and pollutant effects*. (second edition). Chapman & Hall, Londres.
- Wheaton, F.W.** 1977. *Aquacultural engineering*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.
- Wiedemann, H. V.** 1973. Reconnaissance of the C.G.S.M., Colombia: Physical parameters and geological history. Milt. Inst. Colombo-Aleman Inv. Cientif. 7: 85-119.

ESTUDIO LIMNOLÓGICO DEL EMBALSE DE EL GUAVIO (COLOMBIA)

por

Gabriel Roldán¹, Amparo Bohórquez², Ramiro Cataño³ & Jorge I. Ardila⁴

Resumen

Roldán G., Bohórquez A., Cataño R., & J. I. Ardila: Estudio limnológico del embalse de El Guavio (Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 73-84, 2000. ISSN 0370-3908.

De septiembre a diciembre de 1996 se llevó a cabo un estudio limnológico de 0 a 100m de profundidad en el embalse de El Guavio. Se tomaron muestras de plancton y se determinó la clorofila *a*. El estudio mostró una columna de agua bien mezclada. El oxígeno disuelto permaneció con una saturación del 60% a 100m de profundidad. Los valores de fósforo y nitrógeno, lo mismo que los de clorofila fueron muy bajos. El fito y el zooplancton fueron diversos en especies. El principal problema del embalse son los sedimentos aportados por los terrenos aledaños muy erosionables.

Palabras clave: Limnología, perfil fisicoquímico, fitoplancton, zooplancton, clorofila *a*, sedimentación en embalses, nitrógeno, fósforo.

Abstract

From september to december 1996, a limnological study of El Guavio reservoir from 0 to 100m deep was undertaken. Samples of plankton were taken and chlorophyll *a* determined. The study showed a well mixed column of water. Dissolved oxygen remained 60% saturation at 100m deep. Values of phosphorus and nitrogen, as well chlorophyll were very low. Phytoplankton and zooplankton were diverse. The main problem of the reservoir is sediments coming from very erosionable surroundings.

Key words: Limnology, physical-chemical profile, phytoplankton, zooplankton, chlorophyll *a*, reservoir sedimentation, nitrogen, phosphorus.

¹ Universidad de Antioquia, Postgrado de Biología, A.A. 1226, Medellín, Colombia. E-mail: groldan@epm.net.co

² Universidad INCCA, Postgrado de Ecología, Calle 25^a No. 13^a-35, Santa Fe de Bogotá, Colombia. E-mail: amboho@unincca.edu.co

³ Universidad de Antioquia, Departamento de Biología, A.A. 1226, Medellín, Colombia

⁴ Universidad Distrital "Francisco José de Caldas", Laboratorios, Cra. 3 x Calle 27 Sede Macarena A, Santa Fe de Bogotá, D.C. E-mail: jorgeard@openway.com.co

Introducción

Los embalses son ecosistemas acuáticos creados por el hombre con el propósito de generar energía eléctrica, suministrar agua de consumo, para irrigación, control de inundaciones o simplemente recreación.

El tiempo de duración de estos ecosistemas depende de muchos factores, entre los cuales pueden mencionarse: el tiempo de retención del agua en el embalse, la limpieza previa del terreno a inundar, la cobertura vegetal de la cuenca y la calidad del agua que los surten, entre otros (Ramírez, 1989; Roldán, 1992).

El comportamiento de los embalses en Colombia aun es poco conocido y las fuentes de eutroficación tales como vegetación inundada, aguas negras e industriales, arrastre de sedimentos de zonas erosionadas y de nutrientes provenientes de zonas agrícolas aledañas, causan a menudo problemas de desoxigenación que repercuten en graves daños a nivel de casa de máquinas y túneles de conducción (Gaviria & Rodríguez, 1983; Bernier, 1981; Medina, 1983; Roldán et al, 1984; ISA, 1985; Roldán, 1992). Los problemas de eutroficación causan a menudo proliferación de algas y plantas acuáticas, inhabilitando el embalse para la recreación y la pesca (Roldán, 1978, 1982). Finalmente, un embalse eutroficado, al desoxigenarse produce aguas saturadas de ácido sulfídrico, metano y hierro soluble las cuales se vuelven tóxicas y al ser vertidas aguas abajo destruyen todo tipo de vida en los cauces de ríos y quebradas receptoras.

Estudios relacionados con las fases tempranas de evolución trófica de los embalses han sido realizados por Uribe & Roldán (1975); Sánchez (1976); Torres (1979); Gaviria (1983); Márquez (1984); Horta (1985); y Flórez & Vargas (1988). Todos estos estudios coinciden en afirmar acerca del peligro de eutroficación temprana de embalses en cuyo vaso la vegetación no ha sido removida, si se continúan prácticas agrícolas en su área de influencia inmediata y si se siguen vertiendo en ellos aguas de descarga industrial y doméstica.

Por otro lado, los embalses han sido objeto de estudio como fuentes piscícolas, aspecto que aun falta por valorar, dados los peligros de eutroficación que pueden presentarse (Beltrán, 1978; Flórez, 1989). Actualmente en el embalse de El Guavio se están llevando a cabo estudios de crecimiento y desarrollo de trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) en balsas flotantes con resultados hasta ahora satisfactorios (Villamizar & Barros, com. per.). INGETEC (1984) realizó un estudio limnológico de los 28 principales ríos del área, registrando las princi-

pales especies de peces en las regiones altas y más bajas del área de influencia del embalse.

La Empresa de Energía de Bogotá (1996) realizó un estudio para el repoblamiento piscícola del río Guavio.

El presente estudio tiene como objetivo, determinar las características fisicoquímicas del embalse de El Guavio a través de un perfil de 0 a 100m de profundidad (en tres puntos estratégicos), las comunidades de fito y zooplancton presentes en la zona eufótica, los valores de clorofila *a* y el problema de sedimentos que afronta el embalse.

Materiales y métodos

Descripción del Área de Estudio

El embalse de El Guavio se encuentra ubicado a 1.640 m.s.n.m en la zona central de la cordillera oriental colombiana, en el departamento de Cundinamarca (Fig. 1). Tiene un área de captación de 1.213 km², un volumen de 1.140 millones de m³, una profundidad máxima de 232 m y un potencial de energía de 1.000MW.

El embalse cubre un área aproximada de 11.62 Km², en forma irregular, limitado por laderas generalmente rocosas, empinadas, en las que ocasionalmente se aprecian fenómenos de caídas de rocas (INGETEC, 1983).

Por otro lado, la actividad minera (esmeraldífera), desarrollada en la cuenca del río Batatas, ha generado problemas de inestabilidad debido a la inadecuada disposición de materiales de corte, los cuales son arrojados ladera abajo con el uso de maquinaria pesada. Igualmente se efectúan prácticas obsoletas en la separación mineral y en la disposición final del material estéril. Es por ello que la actividad minera representa un importante papel en la inestabilidad de la cuenca mencionada y un permanente arrastre de sedimentos al embalse.

Los suelos presentan una estrecha relación con la fisiografía, dado que constituyen la parte superior de las geoformas (Pichot & Varela, 1966; Parra, 1985. En la zona de estudio se presentan las siguientes unidades de suelo: suelos de las laderas estructurales de clima muy frío húmedo, suelos de escarpes de clima muy frío y frío húmedo, suelos de crestas monoclinales de clima frío húmedo, suelos de cuestas y lomas de clima frío húmedo, suelos de coluvios de clima frío húmedo, suelos de colinas y crestas degradadas de clima medio húmedo, suelos de laderas coluviales de clima medio húmedo y suelos de valle estrecho de clima medio húmedo.

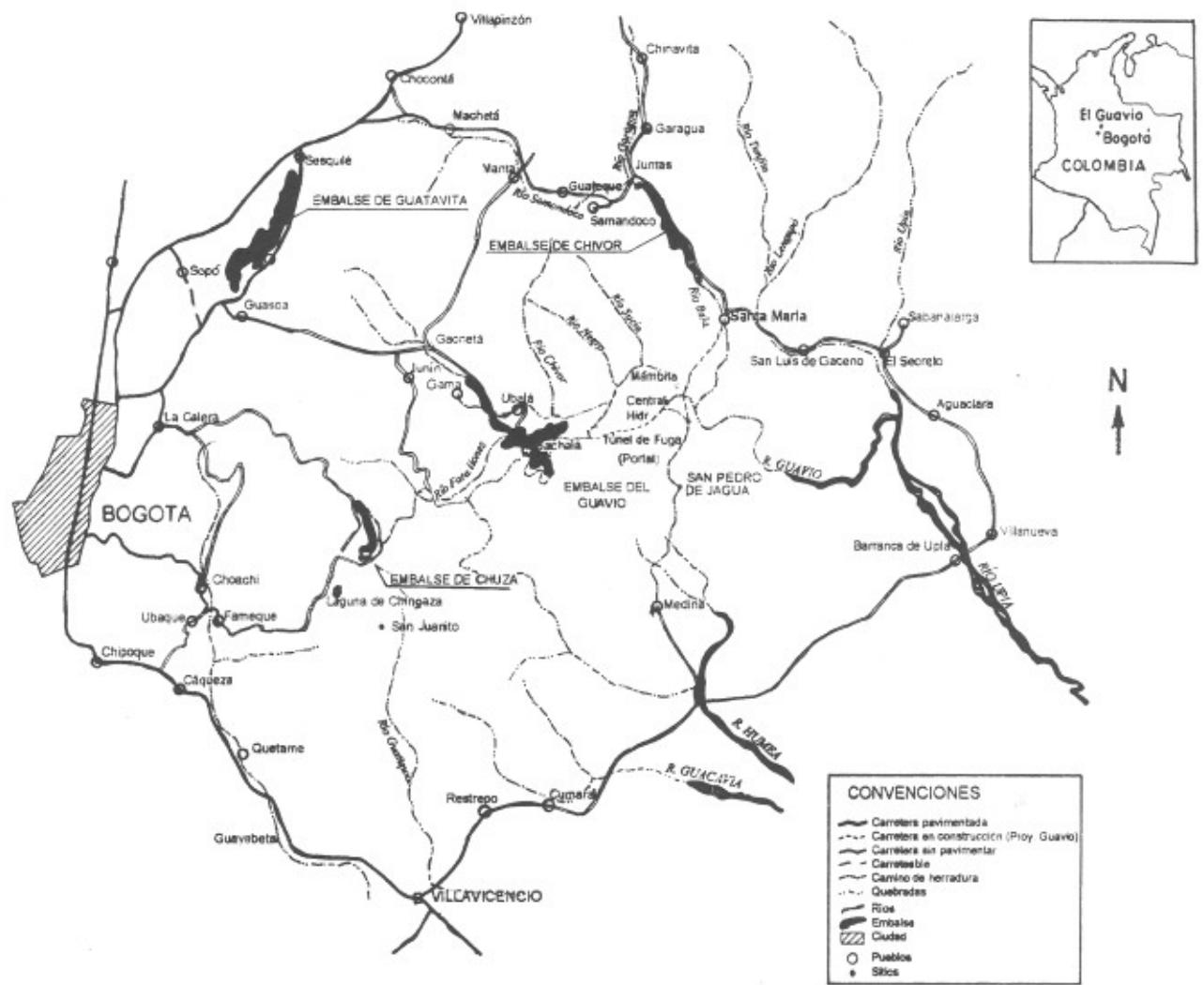


Figura 1. Localización del embalse en el área de estudio (Fuente: CORPOGUAVIO).

En el área de influencia del embalse se pueden distinguir los siguientes usos del suelo: parches pequeños de bosque, zonas construidas, cultivos, vegetación herbácea descubierta y tierras erosionadas. La falta de protección del suelo constituye la principal amenaza para la vida útil del embalse.

Desde el punto de vista hidrológico, la cuenca que abastece el embalse del Guavio se subdivide en quince subcuenca (Empresa Energía de Bogotá, 1985) con un área aproximada de 1.200 km². Estas son: subcuenca del río Farallones, del río Negro, del río Santa Bárbara, del río Rucio, del Embalse, del río Batatas, del río Chivor, del río

Muchindote, del río Monquetiva, del río Chirivital, del río Amoladero, del río Sueva, del río La Chorrera, del río Gachetá y de la quebrada El Gusano.

En cuanto a las características climáticas en el área de influencia del embalse, estas presentan pocas variaciones a lo largo del año. La temperatura atmosférica en el área de influencia inmediata del embalse varía entre los 17.8 - 19.6 °C. La humedad relativa media mensual fluctúa entre los 70 y 80%. La evapotranspiración es un parámetro que se mantiene por debajo de la precipitación en los meses lluviosos y alto en los meses secos; por lo tanto, la oferta hídrica es variable y permite el almacenamiento

permanente de agua en los suelos. Los máximos promedios ocurren en enero y febrero y los mínimos en junio y julio. En cuanto a la precipitación, el período de lluvias se extiende desde abril hasta junio y julio y el período más seco comienza en agosto y va hasta marzo (datos tomados en la estación de Gachetá 1975 a 1992).

De acuerdo con lo anterior, existe un excedente de agua en la región, que desde el punto de vista del embalse es positivo, pues le garantiza niveles óptimos de operación. Pero en cuanto a calidad del agua se refiere, es negativo dadas las fuertes pendientes que rodean el embalse y lo susceptibles que son a la erosión.

Metodología

Se fijaron tres estaciones de registro denominadas: Estación 1 "Torre de captación", Estación 2 "Palmas" (frente al municipio de Gachalá) y Estación 3 "Q. San Pedro" (Fig. 2). Su selección obedeció a los siguientes criterios : a) "Torre de captación", por ser el sitio donde se toma el agua para ser turbinada, cuya calidad es fundamental para el mantenimiento de la casa de máquinas y protección de la fauna aguas abajo; b) "Palmas", frente a Gachalá, por ser un punto intermedio del embalse , el más profundo y donde se espera que los fenómenos de sedimentación sean muy bajos; y c) "San Pedro", por ser una bahía de aguas de poca

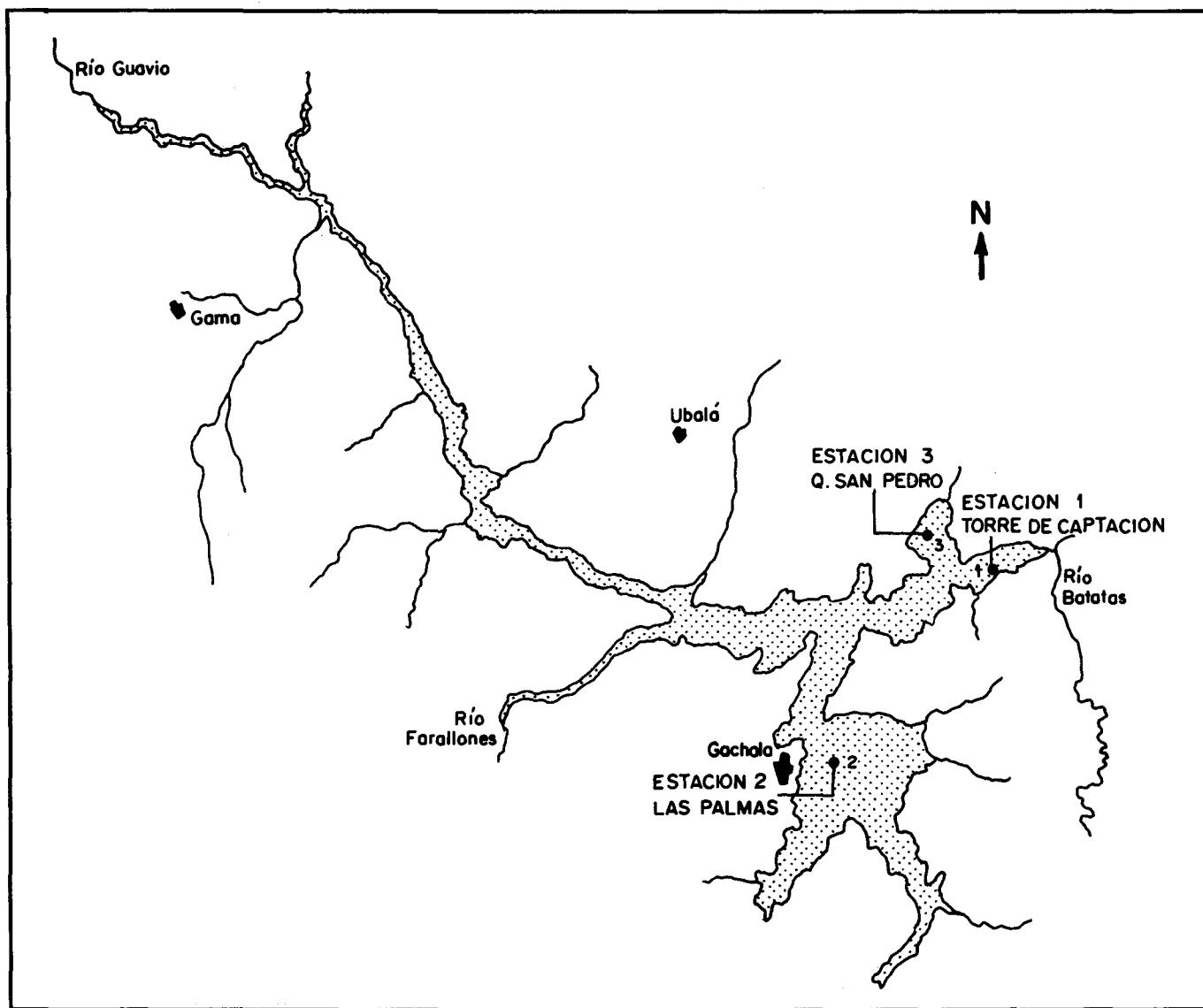


Figura 2. Embalse del Guavio. Ubicación de las estaciones de registro y toma de muestras (Fuente: CORPOGUAVIO).

circulación, profundidad baja y activa de depósito de sedimentos. Se pretendió de esta manera, obtener resultados de tres zonas representativas del embalse.

Análisis fisicoquímicos

En cada estación se realizaron registros y tomas de muestras mensuales de septiembre a diciembre de 1996. En el campo se hicieron perfiles cada 10m para: oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, temperatura, conductividad, pH, STD, y CaCO₃. Las muestras de agua se tomaron con una botella Kemmerer. La temperatura, el oxígeno, el pH y la conductividad se determinaron con medidores electrónicos marca WTW y los STD con un conductímetro HACH.

En el laboratorio se analizaron muestras de agua tomadas de la superficie 0m, 50m y 100m de profundidad y se registraron los siguientes parámetros: turbiedad, alcalinidad total, dureza total, color (aparente y real), nitrógeno (amonio, nitritos y nitratos) y ortofosfatos (**Apha-Awwa, Wpcf 1989**),

Estudios biológicos

Las muestras de fitoplancton y zooplancton se tomaron con una red de 44 mm; en cada estación se realizó un arrastre vertical desde aproximadamente 12 m de profundidad, repitiendo este procedimiento diez veces en cada estación. También, se hizo un arrastre superficial durante tres minutos a la menor velocidad de la lancha. La información obtenida, es por lo tanto, cualitativa y se señalan los taxones de fitoplancton y zooplancton encontrados, indicando su abundancia relativa.

En cada estación, se midió igualmente clorofila *a*. Las muestras se tomaron al 50 % de penetración de la luz. Se utilizó el método de la extracción con acetona y alcohol y su estimación se hizo mediante la fórmula de **Strickland & Parsons (1963)**.

Para el análisis de los sedimentos se utilizaron los datos tomados por **INGETEC (1986)** para los estudios batimétricos y sedimentológicos del embalse.

Resultados y discusión

Parámetros Fisicoquímicos

En general, los parámetros fisicoquímicos medidos no mostraron grandes diferencias entre la superficie y el fondo, lo que indica que se presenta mezcla a lo largo de la columna de agua en los tres sitios de registro debido principalmente a las fuertes corrientes provocadas por la entrada de los ríos más caudalosos como son el Guavio, el

Muchindote y el Farallones. Al comparar estos resultados con los obtenidos en otros embalses tropicales como los de **Uribe & Roldán (1975)** en el embalse de El Peñol (Antioquia, Colombia), (**Roldán et al., 1984**) en el mismo embalse y en el Alto Anchicayá y Calima (Valle del Cauca, Colombia), Brokopondo (Surinam) y La Fé (Antioquia, Colombia) **Roldán (1992)**, se observa que el embalse de El Guavio presenta condiciones de buena calidad de agua. Los embalses antes mencionados presentan curvas clinogradas con muestras de desoxigenación en la mitad o tercio superior de la columna de agua. Sólo otro embalse hasta ahora estudiado, el de San Lorenzo en el oriente antioqueño presenta condiciones similares al Guavio donde la columna de agua conserva valores de oxígeno hasta del 80% a 45m de profundidad (**Ramírez, 1989**). Allí el período de retención hidráulica el cual es sólo 5.8 días, juega un papel fundamental en la oxigenación de prácticamente toda la columna de agua.

La temperatura en la superficie fluctuó entre los 20.0 y 22.0 °C y sufrió un descenso progresivo de 3.0 o 4.0 °C de superficie a fondo (Fig. 3). Este patrón de comportamiento es típico de los trópicos, donde las temperaturas nunca sufren las fuertes variaciones como las que ocurren en las zonas templadas debido a los cambios estacionales.

El oxígeno es el mejor indicador de una buena calidad de agua, pues a lo largo de toda la columna aun conserva concentraciones del 60% (Fig. 4). Esto es un excelente resultado para la operación en casa de máquinas, pues ello indica que las aguas turbinadas están exentas de sustancias tóxicas tales como ácido sulfídrico, metano y hierro ferroso, que causan graves daños en las turbinas y túneles de conducción. Además, desde el punto de vista ecológico es muy importante para la preservación de la fauna acuática aguas abajo de la presa.

El pH es un parámetro que se conserva ligeramente básico en la superficie; las variaciones de superficie a fondo van de 7.2 a 7.8. Sólo durante el mes de diciembre los valores se sitúan en el rango neutro (Fig. 5).

La turbiedad varía entre 1.0 y 20.0 FTU, lo cual se considera un poco más alta que lo normal (Fig. 6). Sólo en diciembre estos valores alcanzaron hasta 100 unidades en San Pedro, debido a que el arrastre de sedimentos en las colas de los embalses se acumulan más fácilmente por efectos de poca corriente y una más baja dilución. Lo anterior se correlaciona con una transparencia de disco Secchi de 6.75m en promedio, lo cual es un obstáculo para una mayor actividad fotosintética.

El color aparente y real está muy por encima de los valores normales, por lo menos 250 veces mayor, lo que es

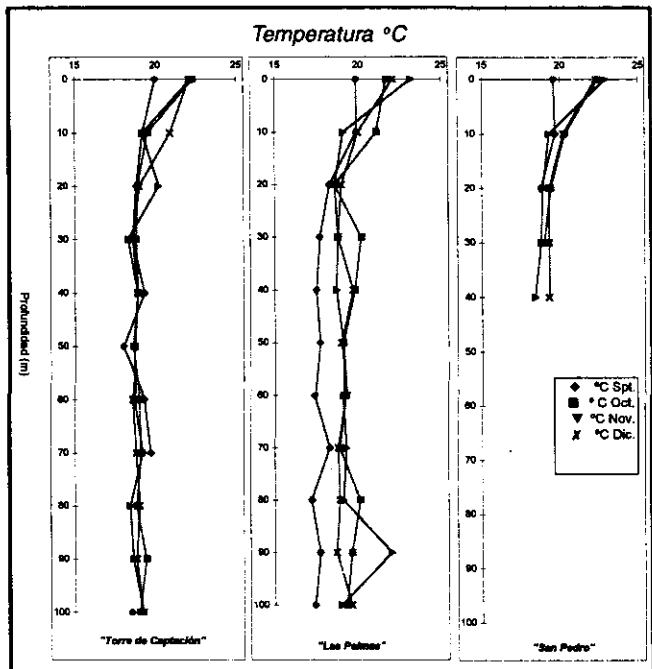


Figura 3. Perfil de temperatura en las tres estaciones a lo largo del período de estudio.

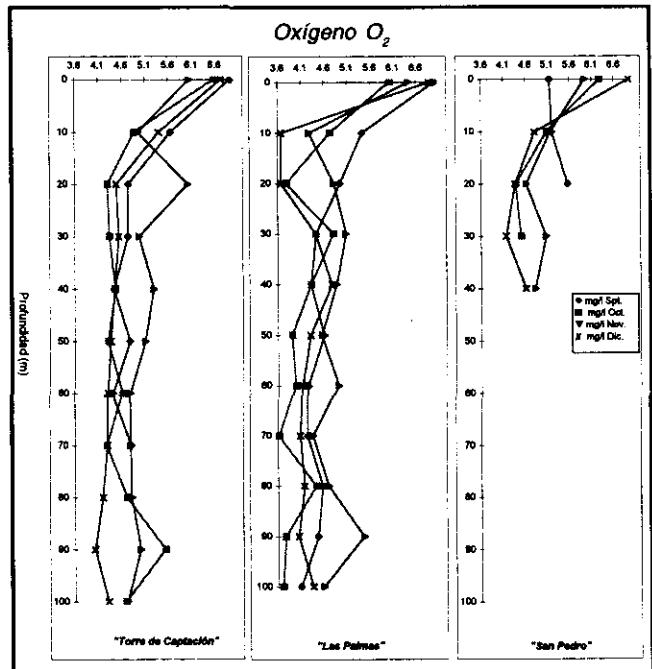


Figura 4. Perfil de % de concentración de oxígeno en las tres estaciones a lo largo del período de estudio

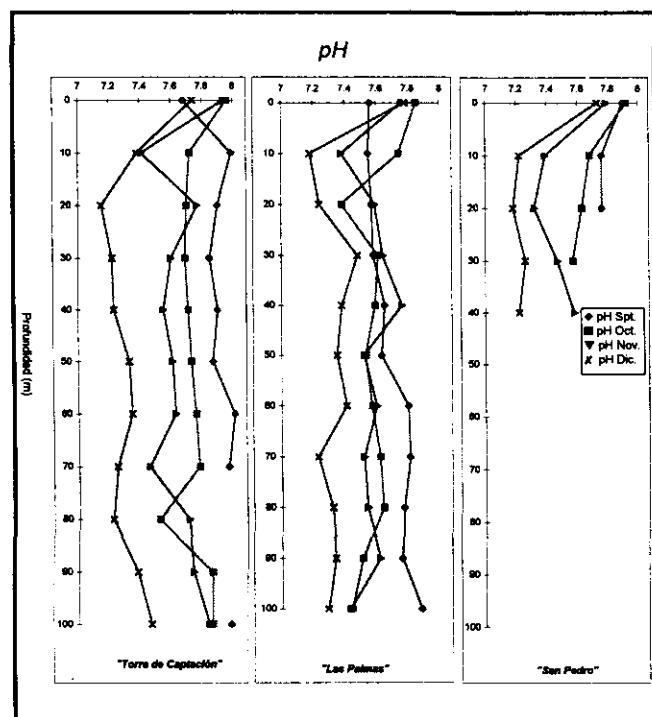


Figura 5. Perfil de pH en las tres estaciones a lo largo del período de estudio.

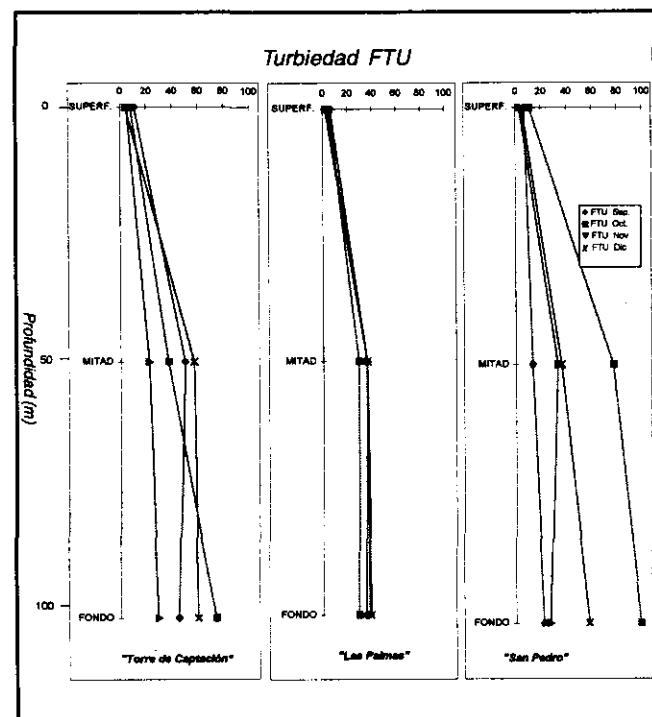


Figura 6. Perfil de turbiedad en las tres estaciones a lo largo del período de estudio.

también un reflejo de la gran cantidad de sedimentos en suspensión. Los altos valores de color que alcanzan en el fondo hasta 600 U-PtCo se debe fundamentalmente a las lutitas que aportan los sedimentos y cuya composición es fundamentalmente de aluminio, silice, cuarzo, feldespato, cromo, hierro, azufre y yeso. Esta situación también limita la zona fótica y por lo tanto, la productividad primaria.

Los sólidos totales disueltos – STD varían entre los 55 y 100 mg/l, lo cual está dos o tres veces por encima de los valores promedios en otros embalses (Fig. 7). Esto está íntimamente relacionado con el alto aporte de sedimentos al embalse. Los STD, el color y la turbiedad están íntimamente relacionados y son los principales responsables de la baja productividad en el embalse.

La conductividad es otro factor que se encuentra entre tres o cuatro veces más alto de los valores promedio en otros embalses. Los valores fluctuaron entre 100 y 200 mS/cm. Este parámetro también está íntimamente relacionado en este caso con el aporte de sedimentos.

Los valores de alcalinidad que fluctúan entre 15 y 45 mg/l, se consideran normales para aguas superficiales tropicales. Sin embargo, se consideran bajos para estimular una mayor productividad. Estos valores se conservaron relativamente estables a lo largo de la columna de agua, lo que indica una buena correlación en el sistema dióxido de carbono - alcalinidad - pH.

Los valores de dureza total entre 50 y 80 mg/l se consideran de aguas medianamente duras, lo que sería positivo para la productividad primaria, pero ello es contrarrestado por la alta turbiedad y color.

Los nitratos cuyos valores variaron entre 0.1 y 1.6 mg/l se consideran dentro rangos normales para este tipo de aguas (Fig. 8). Por su parte los nitritos presentan valores más bajos de lo normal, lo que indica poca materia orgánica en descomposición (Fig. 9).

Los ortofosfatos presentaron valores que fluctuaron entre los 0.2 y 0.3 mg/l (Fig. 10). Estos valores se consideran 10 veces por encima de los normales para este tipo de agua; pero poco influyen en la productividad debido a la restricción impuesta por el color y la turbiedad en la zona fótica.

Parámetros biológicos

Fitoplancton

Se encontraron 34 especies diferentes; esto se considera una riqueza de especies relativamente alta. No se

encontraron especies abundantes que indiquen fenómenos de eutroficación. La tabla I muestra la composición de la comunidad a lo largo del tiempo en las tres estaciones de registro. Las especies más abundantes fueron *Chroococcus* sp1 y *Peridinium aciculiferum* en agosto, "Estación 1". En agosto "Estación 2", la especie más abundante fue *Peridinium* sp2. *Peridinium aciculiferum* y *Peridinium* sp2 fueron abundantes en agosto en la "Estación 3". *Sphaerocystis* sp también fue abundante en agosto, "Estación 2". Como especies frecuentes se registraron *Chroococcus* sp1 y una Chroococcaceae sin identificar en el mes de agosto "Estación 3". *Anabaena* sp se encontró como común en agosto "Estación 1". El resto de las especies aparecen como escasas y raras.

Zooplancton

La tabla II muestra la composición de la comunidad zooplanctónica. El rotífero *Polyarthra* sp se registró como muy abundante en agosto en las tres estaciones. *Daphnia* sp también muy abundante en septiembre en las "Estaciones 2 y 3". También fueron muy abundantes las "copepoditos" en la "Estación 1" en agosto y septiembre. Las larvas de "nauplius" se encontraron como abundantes en la "Estación 3" en agosto. Las demás especies aparecen como raras o escasas.

Clorofila a

La tabla III muestra los valores de clorofila *a*, los cuales se consideran bajos, propios de aguas muy oligotróficas. Dichos valores reflejan una vez más, la influencia negativa que tienen los sedimentos en suspensión en el embalse. Si bien es cierto, que estos resultados son negativos desde el punto de vista de la productividad biológica, se consideran positivos para la vida útil del embalse. Mientras sean pocas las posibilidades de eutroficación, mejor será la calidad del agua turbinada.

Problemas de sedimentación en el embalse

La tabla IV muestra el aporte de sedimentos al embalse por los diferentes ríos o corrientes.

En cuanto al patrón de sedimentación, se puede suponer que el sedimento se depositará alrededor del nivel mínimo de operación y que las pendientes serían del 0.5% por encima de este nivel y del 2% por debajo del mismo. Esto quiere decir, que en este punto el embalse muerto se colmataría y empezarían a ingresar a la conducción importantes volúmenes de sedimentos, en perjuicio de la operación en casa de máquinas. Estudios batimétricos hechos por la **Empresa de Energía de Bogotá** (1994, com. pers.) revelan un ingreso real de sedimentos al embalse de 11'573.672 toneladas.

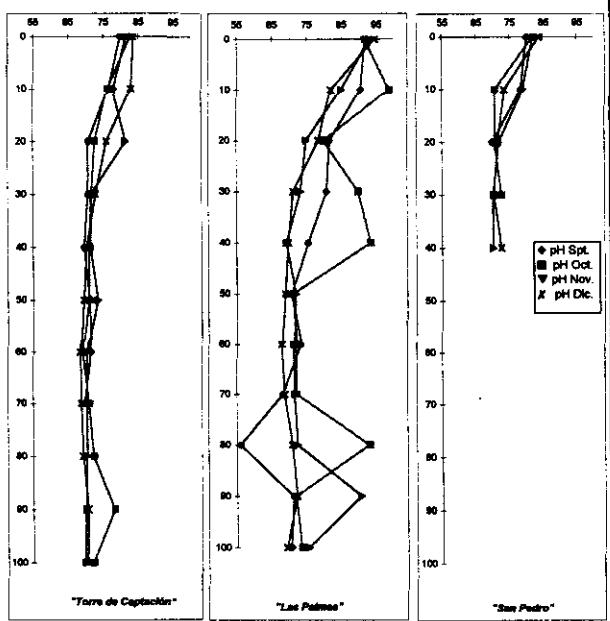
Sólidos totales disueltos STD

Figura 7. Perfil de los sólidos totales disueltos - STD - en las tres estaciones a lo largo del período de estudio.

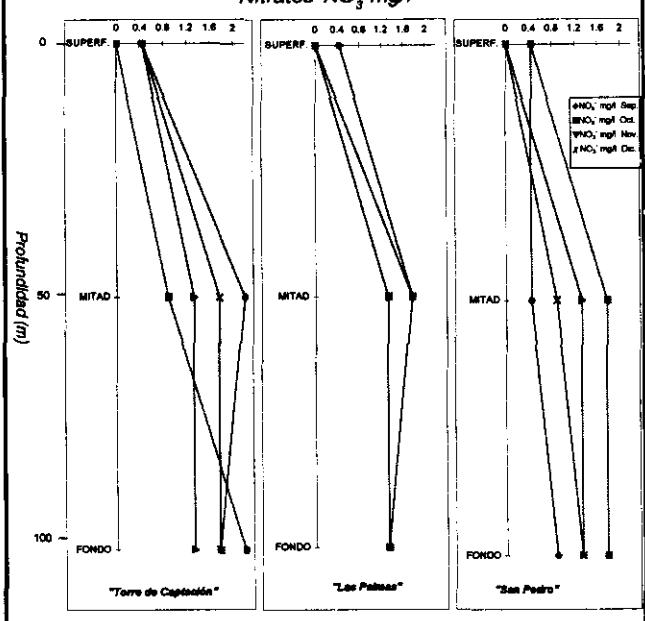
Nitratos NO₃-mg/l

Figura 8. Perfil de nitratos en las tres estaciones a lo largo del período de estudio.

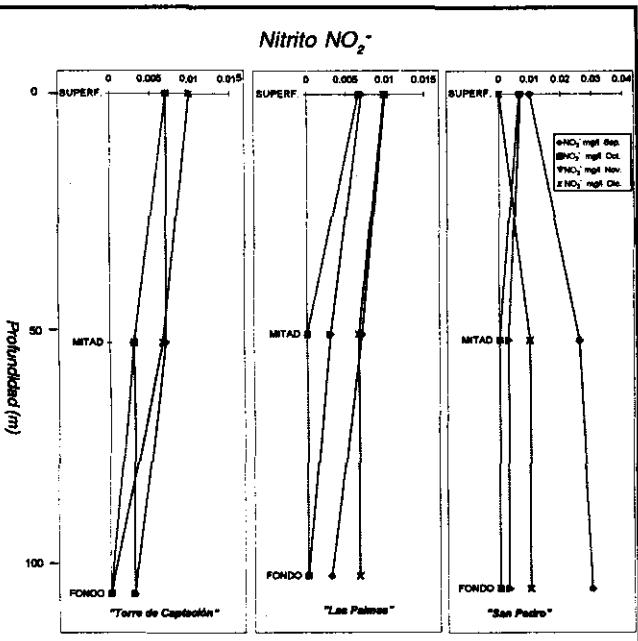
Nitrito NO₂-

Figura 9. Perfil de nitritos en las tres estaciones a lo largo del período de estudio.

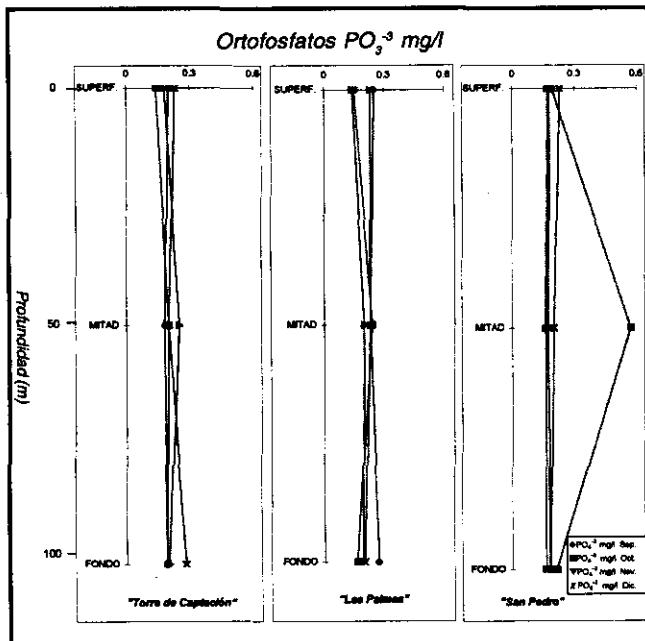
Ortofósforatos PO₄³⁻ mg/l

Figura 10. Perfil de ortofosfatos en las tres estaciones a lo largo del período de estudio.

Tabla I. Composición de la comunidad fitoplanctónica en el embalse El Guavio durante el tiempo de muestreo

	Estación 1			Estación 2			Estación 3			
<i>Chroococcus refractus</i>										1.5
<i>Chroococcus sp1</i>	52			4			25			
<i>Chroococcus sp2</i>	4									
<i>Chrococcaceae</i>							25			
<i>Microcystis sp</i>										4
<i>Anabaena sp</i>	15			1.5			1.5			
<i>Lyngbya sp</i>			1.5							1.5
<i>Myxosarcina sp</i>							1.5			
<i>Peridinium aciculiferum</i>	52		4	4			4	35		15
<i>Peridinium sp2</i>			1.5	52	1.5			35		4
<i>Ceratium sp</i>						1.5				
<i>Asterionella sp</i>						1.5				
<i>Fragilaria sp</i>	1.5		1.5	1.5	1.5					1.5
<i>Melosira sp</i>	1.5		1.5							
<i>Gomphonema sp</i>		1.5			1.5					1.5
<i>Synedra nana</i>		4					25	4		1.5
<i>Eunotia sp</i>			1.5							
<i>Synedra sp2</i>			1.5							
<i>Naviculaceae</i>						1.5				
<i>Dinobryon sp</i>	4	25	1.5	25			1.5	1.5		1.5
<i>Trachelomonas sp</i>						1.5				4
<i>Actinastrum sp</i>										1.5
<i>Actinosphaerium sp</i>			1.5				25			
<i>Oocystis sp</i>	4			4	4					
<i>Oedogonium sp</i>	1.5	4	4		4		1.5		1.5	1.5
<i>Scenedesmus sp</i>	1.5									
<i>Sphaerocystis sp</i>				35						
<i>Staurastrum sp</i>				1.5				1.5		1.5
<i>Chlorococcaceae</i>										4
<i>Gonatozygon sp</i>	4							1.5		
<i>Mougeotia sp</i>	1.5			1.5				1.5		
<i>Stigeoclonium flagelliferum</i>			1.5							
<i>Stigeoclonium sp2</i>					1.5	1.5				
<i>Closterium abruptum</i>			1.5							

Valores cualitativos

ma = 45 - 60 individuos / ml.

a = 30 - 40 individuos / ml.

f = 20 - 30 individuos / ml.

c = 10 - 20 individuos / ml.

e = 3 - 5 individuos / ml.

r = 1 - 2 individuos / ml.

Tabla II. Composición de la comunidad zooplanctónica en el embalse El Guavio durante el tiempo de muestreo

Taxon	Estación 1					Estación 2					Estación 3				
	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
<i>Ciliophora</i>	4		1.5	1.5			1.5								
<i>Vorticella sp</i>				4			1.5								
<i>Filinia sp</i>							1.5								
<i>Hexarthra sp</i>												1.5			
<i>Polyarthra sp</i>	52		4	15		52	1.5	4	15		52	1.5	1.5	15	4
<i>Epiphantes sp</i>														1.5	
<i>Cephalodella sp</i>															
<i>Asplanchna sp</i>				1.5											
<i>Brachionus sp</i>		1.5						1.5							
<i>Monostyla sp</i>	4	1.5													
<i>Platyias quadricornis</i>							1.5								
<i>Lecane sp</i>	4														
<i>Trichocerca sp</i>	4	1.5											1.5		
<i>Keratella sp1</i>								1.5							
<i>Keratella sp2</i>	4	4				35	4				4	1.5			
<i>Daphnia magna</i>															4
		15	35				52	35	15		15	52	35	15	
<i>Metacyclops mendocinus</i>															
nauplios	4	4				4			15		35				
copepoditos	52	52	4	1.5		4	15	4	4		4	25		1.5	
	4	15		1.5		4	25				25	1.5	1.5	1.5	
<i>Ostracoda</i>							1.5								

Valores cualitativos

- ma = 45 - 60 individuos / ml.
 a = 30 - 40 individuos / ml.
 f = 20 - 30 individuos / ml.
 c = 10 - 20 individuos / ml.
 e = 3 - 5 individuos / ml.
 r = 1 - 2 individuos / ml.

Tabla III. Valores de clorofila en las tres estaciones de muestreo

Estaciones	Septiembre Valores μ / l	Octubre	Noviembre	Diciembre
Torre captación	1.79	0.24	0.86	0.92
Palmas	0.85	0.30	0.27	0.85
San Pedro	2.73	0.72	0.80	0.98

Tabla IV. Aporte de sedimentos al embalse en millones de t / año (INGETEC, 1983)

Río o corriente	Suspensión	Fondo	Total
• Guavio – Cola embalse	1.03	0.18	1.21
• Muchindote – Cola embalse	0.80	0.12	0.92
• Farallones – Cola embalse	1.00	0.30	1.30
• Murca	0.75	0.23	0.98
• Batatas – Captación	0.32	0.03	0.35
• Chivor – Captación	0.56	0.09	0.65
• Otras fuentes	0.41	0.08	0.49
Total	4.87	1.03	5.90

Para reducir el problema de los sedimentos en la casa de máquinas y en los túneles de conducción, se podría optar por subir la bocatoma. Pero realizar esta operación, por ejemplo, de la cota 1490 a la 1520 msnm, significaría una reducción de cerca de 1.0% en beneficio del proyecto; y si se subiera hasta la cota 1540 msnm, la pérdida sería del cerca al 4.0%.

Desde el punto de vista técnico, los estudios antes citados analizan la posibilidad de operación del embalse en un nivel mínimo, lo cual sería por un lado ventajoso, pues se aumentaría la energía firme del proyecto. Pero por el otro, habría que considerar los perjuicios que estarían representados por reducción de potencia firme por disminución del salto mínimo, reducción de energía media por los mismos motivos y entrada prematura de sedimentos por la bocatoma. También, la sedimentación del embalse muerto aumenta costos y reduce la disponibilidad de las unidades de generación.

Desde el punto de vista de los efectos sobre la vida en el embalse, el hecho de que la mayoría de los sedimentos estén en suspensión, trae como consecuencia una reducción de la transparencia. Valores encontrados de disco Secchi de alrededor de 6.75, indican la presencia de una

zona fótica muy reducida lo que es, por lo tanto, un limitante para la productividad primaria.

Es por lo tanto, urgente un programa de ingreso de sedimentos al embalse, pues de lo contrario, serán más graves y de difícil solución los problemas tanto en la operación del proyecto como en los programas piscícolas.

En resumen, el embalse posee valores altos de oxígeno, los cuales llegan hasta un 60% a 100m de profundidad; esto quiere decir que la columna de agua es bastante homogénea debido a una amplia circulación del agua. Por lo tanto, el embalse no presenta problemas de desoxigenación que puedan ser limitantes para la vida en el agua. Debe destacarse igualmente, que las muestras tomadas a los 100m de profundidad no presentaron olores a ácido sulfídrico, lo que indica también una buena aireación en el fondo. Lo anterior, significa una más larga durabilidad del proyecto tanto en la casa de máquinas como una mayor protección de la flora y fauna aguas abajo del embalse.

En cuanto a los nutrientes, el nitrógeno mostró valores dentro de rangos normales; el fósforo mostró valores por encima de lo normal, pero quizás debido a la alta turbiedad y color, no alcanzó a incrementar la actividad fotosintética. Los demás valores fisicoquímicos estuvieron dentro de los rangos normales y no se consideran limitantes para la vida útil del proyecto ni para la vida en el agua.

El factor limitante más grave corresponde a los sedimentos. Los valores calculados por INGETEC (1986) indican que éstos pueden disminuir de manera considerable la vida útil del embalse y restar las posibilidades para los proyectos piscícolas.

Agradecimientos

El presente estudio se realizó dentro del Convenio de Cooperación No. 00093 de Febrero 28 de 1996, firmado

entre Corpoguavio y la Universidad de Antioquia. Expresamos nuestro agradecimiento a Gerardo Yepes por su ayuda en los trabajos de campo.

Literatura citada

- Apha-Awwa, Wpcf 1989. Standard methods for examination of water and wastewater. 15th Wpcf Franceson M. Editor. Washington, USA.
- Beltrán, I.** 1978. Aporte al estudio biológico pesquero del embalse Troneras (Ant.) y alternativas para su manejo. Inderena, Regional, Antioquia, Medellín.
- Bernier, I.** 1981. Contaminación en el embalse del Muña. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Revista La Tadeo (2): 23- 25.
- Empresa de Energía de Bogotá.** 1985. Informe hidrogeológico, Santafé de Bogotá.
- _____, 1996. Plan de reposamiento piscícola de la cuenca del Río Guavio. Santafé de Bogotá.
- Flórez, P. & E. Vargas.** 1988. Notas limnológicas preliminares sobre el embalse de Salvagina (Informe Técnico CVC), Cali.
- Flórez, P.** 1989. Informe de piscicultura del embalse de Salvagina. (Informe Técnico, CVC), Cali.
- Gaviria, S.** 1983. Evaluación limnológica inicial del embalse de Chuza en el Páramo de Chingaza. EAAB, Santafé de Bogotá.
- _____, & G. Rodríguez. 1983. Embalses y lagunas estudiados por el laboratorio central de la EAAB, Santafé de Bogotá.
- Horta, G.** 1985. Evolución temprana de las comunidades fitoplanctónicas en el embalse de Punchiná, Central Hidroeléctrica de San Carlos (Ant.). Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá.
- INGETEC,** 1983. Proyecto Guavio, Plan de Manejo. Estado geomorfológico para la cuenca del río Guavio, Santafé de Bogotá.
- _____, 1984. Proyecto hidroeléctrico del Guavio: Estudio limnológico y pesquero del río Guavio y sus afluentes. Vols. 1, 2 y 3. Santafé de Bogotá.
- _____, 1986. Proyecto hidroeléctrico del Guavio-Sedimentación del Embalse. Empresa de Energía Eléctrica de Bogotá. Santafé de Bogotá.
- ISA,** 1985. Calidad de Aguas en el sistema Chivor. Informe resumen de los muestreos 1983 a 1985. Documento No. ABRNMA-094, Sección Medio Ambiente, Medellín.
- Márquez, G.** 1984. Ecología de embalses tropicales con referencia a dos casos colombianos: Chivor y Prado, AGID. Primer Simposio Latinoamericano de Presas y Embalses. Tomo II, Santafé de Bogotá.
- Medina, H.** 1983. Problemas de operación de origen ambiental en la Central Hidroeléctrica de Guatapé. Rev EE.PP.MM., 5(1): 53- 77. Medellín.
- Parra, A.** 1985. Estudio general de los suelos del oriente de Cundinamarca y Municipio de Umbita (Boyacá). Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Santafé de Bogotá.
- Strickland, J.D.H. & T. R. Parsons,** 1963. Discussion of spectrofotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. J. Mar. Res. 21: 155-163.
- Pichot, J. & J. Varela,** 1966. Reconocimiento de los suelos al suroriente del Departamento de Cundinamarca, municipios de Gama, Gachetá, Gachalá, Junín, Machetá, Manta, Medina, Tiribitá y Ubalá. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Santafé de Bogotá.
- Ramírez, J. J.** 1989. Variación vertical del fitoplancton y parámetros fisicoquímicos en cuatro embalses del oriente antioqueño y su relación con el área, edad, altitud, y tiempo de residencia media del agua. Tesis de Maestría, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Roldán, G.** 1978. Problemas de eutroficación en lagos y embalses colombianos. Rev. Contam. Amb. 2(3): 51- 56.
- _____, 1982. Algunas consideraciones ecológicas acerca de los embalses. Rev. Contam. Amb. 6(10): 13- 20.
- _____, 1992. Fundamentos de Limnología Neotropical. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín.
- _____, M. Correa., T. Machado., J.J. Ramírez., L.F. Velásquez & F. Zuluaga, 1984. Estudio limnológico de la represa de El Peñol. Actual. Biol. 13(50): 95-105.
- Sánchez, G.,** 1976. Estudio limnológico de los embalses de Muña, Neusa, Sisga y Tominé. Universidad de los Andes. Tesis de Maestría. Santafé de Bogotá.
- Torres, C.H.** 1979. Influencia de la precipitación y algunos iones en la sucesión ecológica del fitoplancton en el embalse de la Fé (Ant). Tesis de grado, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Uribe, A. & G. Roldán,** 1975. Estudio comparativo de algunas características fisicoquímicas y biológicas de el embalse de El Peñol. Actual. Biol. 4(11): 2-12.

NOTAS SOBRE LA ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Agalychnis spurrelli* (ANURA: HYLIDAE) EN UNA POBLACION DE ANCHICAYÁ, PACIFICO COLOMBIANO

por

Fernando Vargas-S¹, María Eugenia Bolaños-L² & Harold Berrío-B.¹

Resumen

Vargas S. F., M. E. Bolaños & H. Berrío-B.: Notas sobre la ecología reproductiva de *Agalychnis spurrelli* (Anura: Hylidae) en una población de Anchicayá, Pacífico Colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 85-99, 2000. ISSN: 0370-3908.

Entre noviembre de 1996 y septiembre de 1997 se visitó mensualmente un cuerpo de agua artificial en la región de Anchicayá, Pacífico colombiano, con el objetivo de registrar aspectos ecológicos en una población de la rana arbórea *Agalychnis spurrelli*: tamaño corporal de los individuos, picos reproductivos, territorialidad, comportamiento de amplexus y oviposición, selección de sitio de postura, características de las nidadas y predación. Otras once especies de anuros fueron registradas alrededor de este cuerpo de agua, de ellas, *Smilisca phaeota* e *Hyla rosenbergi* también exhibieron actividad de reproducción, pero debido a diferencias en el sitio de canto, tipo de canto y lugar de oviposición, no compiten con *A. spurrelli*, logrando así, una división del recurso acuático.

Palabras clave: *Agalychnis spurrelli*, anuros, reproducción, ecología, Anchicayá.

Abstract

During the period of November 1996 through September 1997 field expeditions were made to an artificial body of water in the Region of Anchicayá, Pacific Colombian, investigating aspects of the ecology of *Agalychnis spurrelli*: body size of individuals, intra and interspecific interaction, how they behave during amplexus and oviposition, where they lay their eggs, characteristics of their clutches and predation. Eleven other species of anurans were found around this body of water in which, *Smilisca phaeota* and *Hyla rosenbergi* also exhibit reproductive activity but because of differences in singing location, type of song and place of oviposition do not compete with *A. spurrelli*, successfully achieving a division of water resources.

Key words: *Agalychnis spurrelli*, anurans, reproduction, ecology, Anchicayá.

¹ Biólogos egresados Universidad del Valle, Cali Colombia. fvargas@eudoramail.com

² Estudiante Biología Universidad del Valle, Cali Colombia.

Introducción

Determinadas actividades humanas que alteran las características del hábitat natural, influyen en la estructura y composición de una comunidad faunística y por ende, en su ecología. La deforestación produce cambios en la estructura vegetal pudiendo desaparecer los microhabitats necesarios para la supervivencia de una o varias especies, ó genera un beneficio para especies características de zonas perturbadas y abiertas (Harris, 1988; Yahner, 1988). Por otro lado, pueden darse efectos secundarios debido a la interacción entre especies (Kattan & Alvarez-López, 1996).

Con base en lo anterior, se registraron las características físicas del micro hábitat de los anuros existentes alrededor de un cuerpo de agua artificial en una zona de la región de Anchicayá, a la vez que se observó el comportamiento reproductivo de *Agalychnis spurrelli*, rana arbórea cuya distribución en la zona se ve influida por este tipo de acción antrópica (Vargas & Castro, 1999). Esta investigación sirve de complemento a los resultados encontrados por Vargas & Castro (op. cit.), Vargas & Bolaños (1999a) y Vargas & Bolaños (1999b), y ayuda a comprender mejor los efectos, directos e indirectos, de las actividades humanas en los anfibios y reptiles presentes en el área.

El género *Agalychnis* está conformado por ranas arbóreas que colocan sus posturas sobre la vegetación, en troncos u otros substratos sobre el agua. Se reconocen ocho especies para este género; siete se distribuyen principalmente en Centroamérica llegando algunas hasta Ecuador a través de las selvas tropicales del Pacífico colombiano (Frost, 1985). La otra especie, *A. craspedopus*, se encuentra en la región amazónica de Ecuador y Perú (Hoogmoed & Cadle, 1991). *Agalychnis spurrelli* es una de las cinco especies que representan este género en Colombia (Ruiz-C, et al, 1996), y sobre ella no se encontraron estudios relativos a la ecología e historia natural de poblaciones en nuestro país, motivo por lo cual, se trató de llenar tal vacío de información a la vez que se complementan las observaciones realizadas por Duellman (1970) y Scott & Starret (1974) en poblaciones de esta especie en Centroamérica.

Materiales y métodos

Área de estudio. Las observaciones se realizaron en un cuerpo de agua artificial formado en las ruinas de una planta eléctrica que suplía de energía a los trabajadores en la construcción de la represa del "Bajo Anchicayá" (Ignacio & Arboleda, com. pers.) y está ubicada en cerca-

nías a la vereda de El Danubio, región de Anchicayá, Pacífico colombiano, zona con formaciones vegetales de bosque húmedo tropical (Espinol & Montenegro, 1963). Dicho cuerpo acuático posee 140 metros de longitud y 1 metro de anchura con una profundidad media de 60 cm con excepción de los primeros metros donde es un poco más ancho y profundo; en la parte media el nivel del sedimento sube permitiendo la formación de charcas de poca profundidad. Habilitado hace cuatro años para el cultivo de tilapia roja (*Oreochromis* sp) por pobladores de la zona, pero posteriormente abandonado, se ha convertido en un estanque permanente en cuya margen derecha no es posible transitar debido a lo abrupto del terreno y la abundante vegetación herbácea que se intercala con los árboles del bosque adyacente.

Metodología. Aunque se incluyen algunas observaciones realizadas por Vargas & Castro (1999) entre octubre de 1995 y abril de 1996, el presente trabajo fue hecho entre noviembre de 1996 y septiembre de 1997. En lo posible se realizaron salidas de campo mensuales de cinco días cada una, se tomaron notas relativas a la ecología de *A. spurrelli* como época de mayor actividad reproductiva, comportamiento de territorialidad, oviposición, predación, características de las posturas y demás aspectos. Para las demás especies de anuros alrededor de este hábitat, se registraron las características de su micro hábitat de acuerdo con lo sugerido por Heyer et al. (1994).

Se utilizó una jama unida a una vara de dos metros de longitud para capturar la mayoría de individuos de *A. spurrelli*, los cuales, se ubican al lado derecho del cuerpo acuático donde la vegetación es más densa. Cada individuo adulto de dicha especie fue diferenciado de los demás de acuerdo al patrón de puntos blancos que exhibe en su dorso y con base en ellos, se le asignaba un código. A pesar de observar juveniles, estos no se codificaron debido a la variación que presenta el patrón de puntos a medida que van creciendo (Bolaños & Vargas, 1996). En varias ocasiones, cuando se presentaron amplexus, oviposiciones ó enfrentamientos entre machos, no se registró el código asignado a cada individuo para dar prioridad a los registros de comportamiento. En la primera captura de cada individuo se tomó la longitud nariz - ano (SVL) como tamaño corporal, el sexo fue determinado con base en la actividad de canto y la presencia o ausencia de excrecencia nupcial.

A las posturas de huevecillos de *A. spurrelli* se les registró tipo de sustrato en que fueron colocados, altura sobre el agua y fecha de oviposición cuando esta fue observada. El número de huevos fue obtenido de manera directa en el área de estudio o por conteo sobre la proye-

ción de una diapositiva tomada en el campo. El diámetro de los huevos se tomó como estimativo de su tamaño.

Resultados y Discusión

Composición de especies y micro hábitat. Hay 12 especies de anuros alrededor del estanque artificial (tabla 1), algunas de ellas aprovechándolo para reproducción: *Agalychnis spurrelli*, *Smilisca phaeota* e *Hyla rosenbergi*. La frecuencia de observación fue mucho mayor en *A. spurrelli*, quien canta en hojas y ramas, ya sea muy cerca de la superficie del agua (30 cm) o lejos de ella (6 a 8 metros); solo unos pocos individuos lo hacían en el concreto que forma el estanque. *Hyla rosenbergi* y *S. phaeota* se vieron algunas veces en ramas y hojas, sin embargo, la gran mayoría de sus registros fue cantando en la superficie del agua.

En cuanto a las demás especies, por su observación a veces muy escasa, por conocimiento previo de su biología o por la ausencia de nidadas y renacuajos, creemos que no utilizaron el estanque para su reproducción. La frecuencia de observación y el micro hábitat de estas especies se muestra en la tabla 1.

Ciclo anual y población. Se codificaron 78 individuos de *A. spurrelli* de los cuales el 86% eran machos (Anexo I). Este porcentaje entre los sexos, relativamente similar a la mencionada por Scott & Starret (1974), 10% hembras, la atribuimos a un sesgo en los muestreos debido a que estos se limitaron a los alrededores del cuerpo de agua, donde ellas solo permanecen el tiempo suficiente para reproducirse. Los machos siempre cantaban, aun en muestreos con días de intenso verano, aunque en esta época, lo hacían muy suave y ocultos en la vegetación o alejados del estanque. Contrario sucedía en días lluviosos, en dichos días los individuos cantaban fuerte y conspicuos sobre ramas, hojas y troncos cercanos al agua (una descripción del canto para esta especie es dada por Duellman, 1970). Hubo machos muy activos (e.g. 8, 9, 11, 15 y 25) quienes fueron observados a través de varias noches y meses de muestreos (Anexo I). Esto pudiera garantizarles un mayor acceso a las hembras que van llegando al estanque, sin embargo, algunos machos que solo fueron registrados en una ocasión (e.g. 74, 75, 76) también participaron en amplexus y oviposiciones.

Referente a *S. phaeota*, esta especie presenta actividad reproductiva en épocas de más alta precipitación pero es activa a lo largo del año (Duellman, 1970); por su parte, *H. rosenbergi* es una especie cuya actividad reproductiva es asociada a época de fuertes lluvias (Kluge, 1981). Como lo mencionan Duellman & Trueb (1986)

para una región de la Amazonía, muchas especies de ranas y sapos pudieran reproducirse a lo largo del año pero la poca disponibilidad de sitios de reproducción en determinadas épocas limita su actividad. En nuestro caso, la permanente disponibilidad de vegetación, cuerpo acuático y precipitación a lo largo del año, posiblemente influyó en la actividad reproductiva continua que exhibieron las tres especies aquí analizadas (figura 1).

Cochran & Goin (1970) y Duellman (1970) (citados por Scott & Satrret, 1974) catalogaron *A. spurrelli* como una rana rara en Colombia, sin embargo, en el área de estudio la especie parece ser frecuente, aunque por nuestra experiencia en la Región de Anchicayá, su observación lejos de cuerpos de agua sin corriente es difícil. Visualizando los datos de observación del Anexo I en una curva de saturación (tiempo de muestreo vs número acumulado de individuos) se observaría que a pesar de tener 78 registros, estos aún no abarcan la mayoría de individuos de *A. spurrelli* presentes alrededor del estanque. Con el transcurso del tiempo esta población puede aumentar su tamaño ya que individuos que aquí nacen pueden volver en etapa adulta, o simplemente, individuos de los bosques adyacentes pueden desplazarse hacia este hábitat artificial buscando mejores condiciones para su reproducción. Un monitoreo a través del tiempo nos confirmará o rechazará esta hipótesis.

Los machos de *A. spurrelli* exhibieron un tamaño corporal de 69 a 81 mm (X: 73 mm), mientras que las hembras, de tamaño corporal más grande y robusto, variaron entre 90 y 110 mm de SVL (X: 99 mm) (ver Anexo I). Estos datos indican que los individuos aquí encontrados son relativamente grandes. Duellman (1970) menciona machos que promedian los 53 mm en San Isidro, Costa Rica; 49 mm en Rincón de Ossa, Costa Rica; 72.9 mm en Barro Colorado, Panamá; y 71.1 mm de longitud para Tacarcuna, Panamá; siendo los mayores registros para un macho en Tacarcuna, Panamá, con 75.6 mm y una hembra de 92.8 mm proveniente de Peña Lisa, Chocó, Colombia. Scott & Starret (1974) por su parte, registraron machos entre los 46 y 53 mm y hembras entre 57 y 67 mm de tamaño corporal. Datos de individuos colectados en diferentes localidades de Colombia se mencionan en el Anexo II.

Amplexo y oviposición. Todas las hembras fueron encontradas ovadas, y cuando se acercaban a un determinado grupo de machos, estos se dirigían hacia ella y sus cantos se hacían mucho más frecuentes y "desesperados". Este comportamiento disminuye la distancia entre los individuos y acrecienta su interacción, conduciendo en algunos casos a combates entre estos. El momento preciso de formación de amplexus no se registró en el campo; sin

Tabla 1. Frecuencia de observación y microhabitat de las especies de anuros observadas alrededor del estanque estudiado. Las cifras en paréntesis son consignadas a partir de Vargas & Castro (1999), el número de observaciones para *A. spurrelli* no tiene en cuenta la codificación de individuos

GENERO Y ESPECIE	FRECUENCIA DE OBSERVACIÓN	SUSTRATO	ALTURA Y POSICIÓN RESPECTO AL AGUA	TIPO DE ACTIVIDAD
HYLIDAE				
<i>Agalychnis spurrelli</i> Boulenger 1913	(58) 137	Hojas, ramas y borde de estanque	Entre 30 y 700 cm de altura, sobre o cerca del agua	Canto, amplexus y oviposición
<i>Hyla boans</i> Linnaeus 1758	1	Rama	200 cm de altura sobre el agua	
<i>H. rosenbergi</i> Boulenger 1898	(1) 14	Rama, tronco caído y en agua	0 - 300 cm sobre el agua	Canto y amplexus
<i>H. picturata</i> Boulenger 1899	-2	Hojas	Entre 40 y 200 cm de altura sobre agua	
<i>Smilisca phaeota</i> Cope 1862	(19) 38	Hojas, ramas, agua	0 - 200 cm sobre el agua	Canto y amplexus
LEPTODACTYLIDAE				
<i>Leptodactylus pentadactylus</i> Laurenti 1768	-1	Suelo	Borde de estanque	
<i>Eleutherodactylus raniformis</i> Boulenger 1896	(40) 36	Hojas, ramas, suelo, otros	0 - 300 cm de altura, cerca o lejos del agua	Algunas cantando
<i>E. latidiscus</i> Boluenger 1898	(1) 1	Hojas	100 cm altura sobre el agua	
DENDROBATIDAE				
<i>Epipedobates boulengeri</i> Barbour 1909	(2) 1	Suelo	Escorrentías de agua	Un individuo con nueve renacuajos en el dorso
CENTROLENIDAE				
<i>Centrolene ilex</i> Savage 1967	-1	Hoja	20 cm de altura lejos del agua	
<i>Hyalinobatrachum aureoguttatum</i> Barrera & Ruiz-C 1989	(5) 1	Hojas	Entre 100 y 300 cm altura, cerca al agua	Solo un individuo cantando y cuidando huevos en charco temporal cercano
BUFONIDAE				
<i>Bufo marinus</i> Linnaeus 1758	(1) 6	Suelo y agua	cerca al agua o lejos de ella	

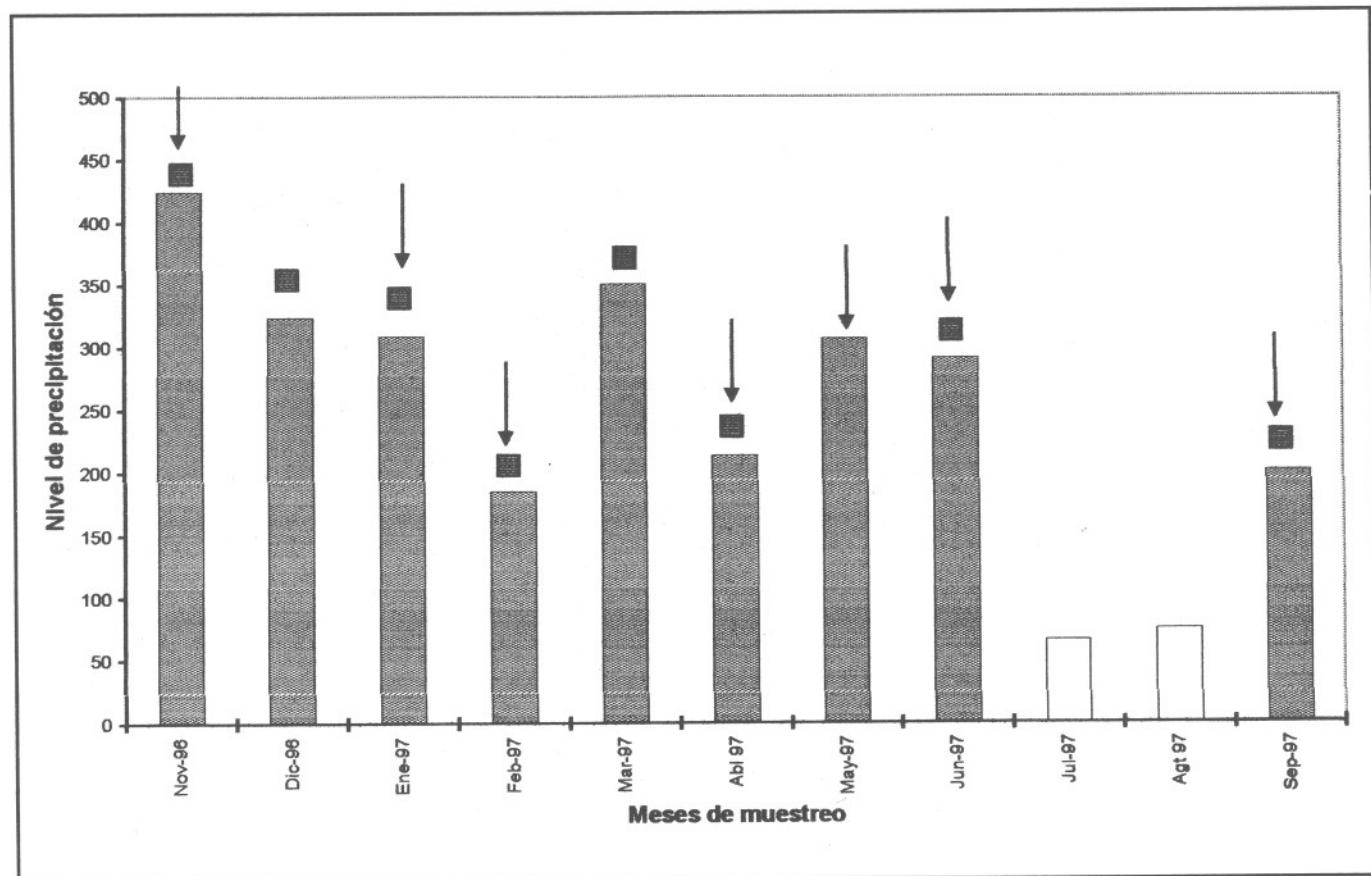


Figura 1. Precipitación en el área de estudio durante el trabajo de campo (Datos Estación climatologica Alto Anchicayá, municipio de Buenaventura, Valle del Cauca). En todos los meses se registró oviposición y/o amplexus de *A. spurrelli*. Las flechas y cuadros negros señalan actividad reproductiva de *H. rosenbergi* y *S. phaeota*, respectivamente. Durante los meses de julio y agosto de 1997 no se realizaron muestreos.

embargo, ensayos en cautiverio con ayuda de cantes pregrabados mostraron que al acercarse la hembra donde hay varios machos, el que mostró ser más activo subió a su espalda aún en contra de la voluntad de ella.

Todos los amplexus fueron registrados por primera vez entre las 19.35 y las 21.16 horas sin ninguna actividad notoria, hasta cuando terminaba la jornada de trabajo, algunas veces a las 04.00 horas de acuerdo a la actividad registrada. Durante el muestreo correspondiente al mes de junio de 1997, el día 5 de ese mes se observó la primera oviposición (macho No. 17 y hembra No. 67), la cual, debió comenzar minutos antes de la hora de registro (06.50) ya que la mayoría de huevecillos habían sido colocados en la superficie de una hoja, ubicada a 35 cm de altura sobre el agua. La postura acabó a las 07.15 horas.

En junio de 1997 se determinó que mientras los amplexus se forman en las primeras horas de la noche, la

oviposición sucede terminando ésta o incluso con la luz solar del día siguiente (figura 2). Este comportamiento puede ayudar a disminuir la interferencia de otros machos, ya que antes de la oviposición el amplexus baja y la hembra se semi-introduce durante algunos minutos en el agua. Debido al alto número de machos deseosos de reproducirse, el trayecto entre la posición del amplexus, la superficie del agua y el posterior sitio de postura incluye atravesar el territorio de uno o varios de ellos, los cuales, continuamente intentan desalojar al macho amplexante de su posición (figura 3).

Dos de varios comportamientos de este tipo fueron registrados en detalle, el primero fue en marzo de 1996 sobre un tronco a 260 cm de altura: dos machos luchando por desalojar a un tercero de su posición de amplexus, después de algunos minutos no lograron conseguirlo; el segundo caso fue en junio de 1997, un amplexo que bajó al agua a las 03.19, cuando aún había machos solitarios

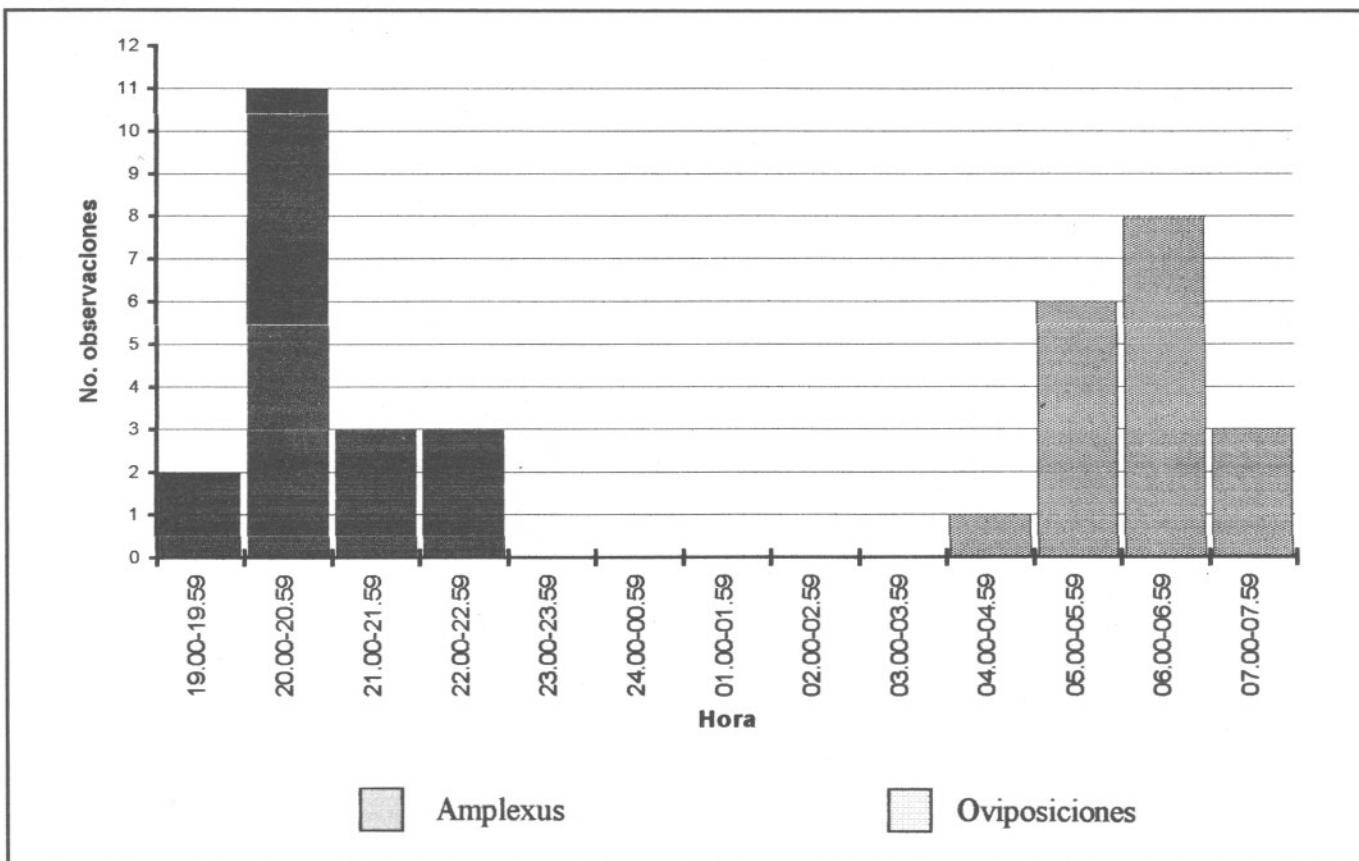


Figura 2. Hora de ocurrencia y/o registro de amplexus y oviposiciones en *A. spurrelli*. Esta gráfica no incluye 7 amplexus y 21 oviposiciones observadas durante la noche de julio 26 y amanecer de julio 27 de 1998, respectivamente.

activos. Este amplexo, conformado por el macho No. 3 (la hembra no pudo ser registrada) fue asediado por los machos 4 y 37 cuando bajaban al estanque. Al dejarlos atrás e introducirse en el agua, duraron cerca de 20 minutos entrando y saliendo de ella; subieron nuevamente a la vegetación circundante y volvieron a ser molestados por estos dos machos, en especial el No. 37. Este les siguió hasta el sitio de postura elegido: una hoja a 230 cm sobre el agua.

Al comenzar la oviposición, la hembra se ubicó en la parte inferior de la hoja y a medida que colocaba una hilera de huevecillos se desplazaba hacia arriba, luego volvía a bajar y colocaba otra hilera de huevos al lado de la anterior. Durante este procedimiento, el macho se limitaba a suaves movimientos de atrás hacia adelante a medida que iba realizando la fecundación. La oviposición comenzó a las 03.56 y se prolongó hasta las 04.57 horas y constó de 209 huevecillos con un tamaño promedio de 3.72 mm; durante este tiempo el asedio del macho 37 hizo que la

hembra interrumpiera su labor momentáneamente. Posteriormente, la hembra y el macho se separaron bruscamente cayendo ambos al agua y nadando por vías separadas hacia el borde del estanque. El macho 37, junto a otros machos solitarios activos, se escondieron entre la vegetación poco después, cuando comenzó a amanecer (05.15 horas).

Minutos después, a partir de las 05.30, de manera casi simultánea los demás amplexus comenzaron a bajar al agua y posteriormente subieron a colocar las posturas. Su duración en el agua fue de 10 a 20 minutos y el sitio escogido para la oviposición fue en su mayoría las hojas más cercanas al agua (varias de dichas oviposiciones quedaron fuera de nuestro alcance, por esta razón no se incluyen en la tabla 2). En total, en dicha madrugada fueron observadas 17 oviposiciones, que ocurrieron entre las 05.45 y 07.30 horas (figura 2). En pocos casos la hembra interrumpía su oviposición, caminaba o saltaba a otra hoja cercana y continuaba su labor, subdividiendo así la postura en varios grupos de menor tamaño.

Estas anotaciones se complementaron en una visita esporádica en julio de 1998. Durante las primeras horas de la noche de julio 26 observamos 7 amplexus. Posteriormente se regresó a primera hora de la mañana en julio 27 y observamos 21 amplexus que buscaban un lugar para la oviposición (estas observaciones no se incluyen en la figura 3). Aunque en esta ocasión aún se encontraban machos intentando acceder a alguna hembra amplexante, creemos que su número era más alto durante la noche y por ende, sus interferencias mucho mayores. En cuanto a la separación de la pareja amplexante, contrario a lo visto en junio de 1997, los machos y las hembras se separaron suavemente sin caer al agua.

Se observó que machos y hembras, terminada la oviposición, se ubican en el haz o envés de las hojas cercanas al agua. Esto lo atribuimos al gasto energético que conlleva la reproducción y a que la oviposición termina con la luz del día y les queda difícil regresar al bosque, especialmente a las hembras, quienes hacen todo el esfuerzo de desplazamiento desde la formación del amplexus. Posiblemente durante ese día ellas se ubican en dicha vegetación y la noche posterior se alejan más. Aunque no tenemos registros de machos cantando cuando la noche anterior participaron en una oviposición, es probable que estos no se alejen del estanque y reanuden su acción reproductiva pronto. A excepción del individuo No. 29, una misma hembra no fue registrada en visitas posteriores (anexo I); debido a la dificultad de observarlas y al registro de posturas sin su consecuente acción de oviposición, no podemos asegurar que estas no hayan vuelto a colocar nidadas durante el período de estudio.

Bajar al agua antes de colocar los huevecillos es característico del género *Agalychnis* (Pyburn, 1970; 1980), comportamiento también observado en especies como *Pachymedusa dacnicolor* (Pyburn, 1970; Bagnara et al, 1986), y es atribuido a una estrategia necesaria para la sobrevivencia de las posturas. La hembra baja a llenar su vejiga natatoria de agua, y con esta, acrecienta la gelatina de los huevos, siendo esto indispensable para el buen desarrollo de los embriones (Pyburn, op. cit; Bagnara et al, op. cit). En *A. spurrelli* la hembra realiza este procedimiento una vez, ya que efectuaba una oviposición y no varias, como es señalado por estos autores para *A. callydoras* y *P. dacnicolor*.

Posturas y renacuajos. La tabla 2 resume los datos registrados para 43 posturas de *Agalychnis spurrelli*. Las posturas estuvieron ubicadas en su mayoría sobre el haz de las hojas aunque era común que los huevos abarcaran su envés, y debido a lo pegajoso de estos, doblara la hoja uniéndola en varios puntos haciéndola perder su uniformidad.

Las hojas aquí utilizadas eran variadas en forma (redondeadas o alargadas), tamaño (grandes, medianas y pequeñas) y contextura (rugosas o lisas); otras nidadas fueron registradas alrededor de troncos caídos que sobresalían al estanque. Durante la corta observación que realizamos en julio de 1998, se registraron posturas en lianas de 5 mm de diámetro (tabla 2). La elección de este inusual substrato de oviposición lo atribuimos a que en dicha época, como consecuencia del intenso verano ocasionado por el fenómeno de El Niño en esta zona del Pacífico, bajó considerablemente el nivel del agua en el estanque (más de 1 mt), haciendo que las hojas, en comparación a las lianas, quedaran muy alejadas del nivel del agua e implicara mucho esfuerzo para alcanzarlas.

Otro micro hábitat utilizado por especies del género *Agalychnis* son los cuerpos de agua que se forman en cavidades de troncos caídos (Duellman, 1970; Caldwell, 1994). Sin embargo, contrario a especies como *Agalychnis calcarifer*, *A. spurrelli* no limita su reproducción a este micro hábitat y abarca una mayor diversidad de substratos de oviposición y cuerpos acuáticos para el desarrollo de sus crías. En Anchicayá, también se observaron posturas y renacuajos de *A. spurrelli* en charcas semi-permanentes que se forman en los bordes de la carretera que atraviesa la región.

El número de huevecillos de una sola nidada llegó a ser de 320, pero en algunos casos solo alcanzó de 12 a 30 (tabla 2) sin que parezca existir relación entre este aspecto y el tipo o tamaño de sustrato. Posturas tan pequeñas pueden ser atribuidas a la subdivisión de la nidada que ocurre cuando la hembra cambia a otro sustrato cercano, no obstante, en dichos casos no se registraron posturas adyacentes. Esta división de postura también ha sido mencionada en *P. dacnicolor* (Bagnara et al., 1986) y *P. hypochondrialis* (Budgett, 1899; citado por Pyburn, 1980). En cuanto al tamaño de los huevos, estos variaron desde menos de 4 mm de diámetro cuando son colocados por la hembra hasta cerca de 6 mm o más cuando está cerca su eclosión (tabla 2). Scott & Starret (1974) calculan en *A. spurrelli* que sus huevecillos demoran aproximadamente 6 días para eclosionar y Vargas et. al. (manuscrito en preparación) han observado que pueden durar hasta 8 días, tiempo acorde al observado para otras especies del mismo género o especies de modo reproductivo similar (tabla 3).

Renacuajos de *A. spurrelli* estuvieron presentes en todo el estanque, ya fuese en sus primeros estadios después de la eclosión o cerca a terminar su fase larval. Esta diversidad de edades entre los renacuajos indica que la especie se reproduce continuamente a través del año (Semlitsch

Tabla 2. Datos registrados para las posturas de *A. spurrelli*. Esta tabla incluye dos nidadas mencionadas en Vargas & Castro (1999) en Oct./95 y notas de algunas observadas en julio de 1998. Las alturas de las posturas fueron calculadas en rangos de 5 cm. La cifra en paréntesis de la columna "tamaño de huevos" corresponde al número de huevecillos medidos

FECHA	ALTURA (cm)	SUSTRATO	No. HUEVOS	TAMAÑO PROMEDIO HUEVOS (mm)	OBSERVACIONES
Oct. 95	90	Hoja	184	4.2 (36)	Parcialmente eclosionada
	35	Hoja	78	6.0 (8)	
Nov. 96	40	Hoja	163	4.1 (30)	L. annulata predandolos
	30	Tronco	-	-	
	65	Hoja	15	4.0 (15)	Nidada dividida en varios grupos
	50	Hoja	12	4.1 (12)	
Dic. 96	50	Hoja	92	-	Parcialmente eclosionada
	40	Hoja	154	-	
	250	Hoja	46	-	
	40	Hoja	37	-	
	60	Tronco	19	-	
	20	Hoja	38	4.1 (38)	
	40	Hoja	-	5.9 (9)	
	130	Hoja	156	4.2 (41)	
Feb. 97	100	Hoja	-	-	L. annulata predandolos
Mar. 97	70	Hoja	102	-	Parcialmente eclosionada
	90	Hoja	67	5.8 (13)	
Abr. 97	30	Hoja	-	-	Parcialmente eclosionada
	20	Tronco	-	6.2 (11)	
	20	Helecho	32	4.2 (32)	
	15	Hoja	53	-	
	40	Hoja	67	6.1 (22)	Próxima a eclosionar
	30	Hoja	220	4.2 (38)	Postura dividida en varios grupos
	30	Hoja	320	-	
	35	Helecho	190	-	
	25	Hoja	83	4.67 (30)	
	35	Helecho	20	3.89 (20)	
	80	Hoja	143	4.18 (26)	Postura dividida en varios grupos
	20	Hoja	30	4.21 (30)	
	110	Hoja	35	-	
	65	Hoja	15	-	
	190	Hoja	64	4.16 (23)	
	60	Hoja	42	3.98 (17)	
	50	Hoja	-	-	
	220	Hoja	142	-	
	15	Helecho	37	-	
	70	Hoja	198	3.89 (43)	
Jun. 97	35	Hoja	136	3.68 (25)	Oviposición observada, postura dividida

FECHA	ALTURA (cm)	SUSTRATO	No. HUEVOS	TAMAÑO PROMEDIO HUEVOS (mm)	OBSERVACIONES
Jul. 98	230	Hoja	209	3.72 (38)	Oviposición observada
	30	Hoja	20	3.70 (20)	Oviposición observada
	30	Hoja	18	3.69 (18)	Oviposición observada
	80	Hoja	136	-	Postura dividida en varios grupos
	25	Helecho	178	4.01 (35)	
	50	Hoja	27	4.21 (27)	
	60	Hojas	137	4.03 (36)	
	150	Helecho	194	4.13 (32)	
	25	liana	-	-	
	100	Helecho	-	3.76 (18)	
	80	liana	-	3.88 (13)	
	45	liana	-	3.86 (10)	
	60	liana	-	4.74 (9)	
	30	liana	>100	-	
	20	liana	>100	-	

Tabla 3. Tiempo entre el día de postura y día de eclosión de huevos en varias especies del género *Agalychnis* y otras de modo reproductivo similar

ESPECIE	DURACIÓN HUEVOS (días)	FUENTE
<i>Agalychnis callydrias</i> Cope 1862	5 y 6	Pyburn (1970)
<i>A. annae</i> Duellman 1963	6 a 6	Duellman (1970)
<i>A. craspedopodus</i> Funkhouser 1957	8 a 15	Hoogmoed & Cadle (1991)
<i>A. calcarifer</i> Boulenger 1902	7 a 10	Caldwell (1994)
<i>Pachymedusa dacnicolor</i> Cope 1864	5 a 6	Pyburn (1970)
<i>Phyllomedusa hypochondrialis</i> Daudin 1802	8 a 9	Pyburn (1980)

& Gibbons, 1988) confirmando lo dicho para esta población de *A. spurrelli* con base en la observación de los individuos adultos. Duellman (1970) da una buena descripción de estos renacuajos.

Amplexus, y posturas de *S. phaeota* e *H. rosenbergi* también fueron registrados en este estanque. Mientras que posturas de *Smilisca* tuvieron relativa frecuencia a través de los muestreos, para *H. rosenbergi* solo se registraron cuatro nidadas en el mes de julio de 1998. Estas cuatro posturas fueron concavidades construidas en el barro adyacente a charcas de poca profundidad que se forman en una parte del estanque y dos de ellas poseían, en una película flotante, 1407 y 1468 huevos respectivamente.

Territorialidad. En varias ocasiones se observaron interacciones entre dos o más individuos de *A. spurrelli*. Por un lado, los intentos de desplazar un macho en amplexus por parte de machos solitarios, aunque a diferencia de lo mencionado por Pyburn (1970), Pyburn & Glidewell (1971) y Bagnara et al (1986), para especies de comportamiento reproductivo similar, aquí no se escuchó canto del macho amplexante ni se registró la fecundación simultánea de una postura por parte de dos machos. Incluyendo los registros de julio de 1998, en ninguna ocasión se observó que el macho amplexante fuese desplazado de su posición por un macho intruso. Pyburn (1970), con observaciones en *A. callydrias*, menciona que esto se da en un bajo porcentaje.

Se observó que los individuos de *A. spurrelli* mantienen cierta distancia entre ellos (40 – 50 cm o más) y son muy fieles a su sitio de canto, repitiéndolo a través de varias noches y meses de muestreo. La distancia guardada entre individuos de *A. spurrelli* es concordante con lo registrado para esta especie por Scott & Starret (1974), por Marquis et al (1986) para *A. calcarifer*, Pyburn (1970) para *A. callydras*, Pyburn & Glidewell (1971) en *Phylomedusa hypochondrialis* y Bagnara et al (1986) en *Pachymedusa dacnicolor*, quienes atribuyen esto a comportamiento territorial.

Varios combates fueron registrados entre individuos de *Agalychnis spurrelli*. En la mayoría de casos estos consistieron, en primera instancia, en un canto de advertencia que iba dirigido al macho contrario. Cuando ninguno de los dos se retiraba, estos alzaban sus extremidades contra el oponente; en dos ocasiones esto fue suficiente para que uno de los dos saltara a otro sustrato y se alejara. En caso contrario, los dos machos se acercaban y trataban de dominar al otro con sus patas y cuerpo. Varias posiciones de combate fueron registradas (figura 4); la más frecuente fue vientre contra vientre con posición normal, observándose como un macho presionaba al otro contra la hoja mientras ambos se deslizaban llegando a quedar suspendidos en el aire y pendiendo solo de una extremidad posterior, las otras extremidades se enroscaban alrededor del oponente, e incluso en algún momento, uno de los dos machos buscaba orinar al contrario. Estas interacciones duraron en la mayoría de los casos poco tiempo pero en dos ocasiones abarcaron 110 y 248 minutos. Terminados los enfrentamientos, uno de los machos caía y el otro era el vencedor o en algunas ocasiones ambos caían y ninguno regresaba al sitio exacto de la lucha.

Interacciones de *A. spurrelli* con *S. phaeota* e *H. rosenbergi* no se registraron. Lo atribuimos a las diferencias de selección de sitio de canto y oviposición (estas dos últimas especies lo hacen cerca o en la superficie del agua) ya que los rangos temporales de actividad se entrecruzaban. Esos dos aspectos, junto a diferencias en el tiempo de actividad, han sido formulados como características que proveen una división del recurso y por ende disminuyen la competencia entre especies que se reproducen en un mismo cuerpo acuático (Duellman & Trueb, 1986). El tipo de canto también es importante; en nuestro caso las características del canto emitido por las especies mencionadas fueron muy diferentes y fácilmente discriminadas en el campo. Observaciones en charcos semi-permanentes que se forman en algunas partes de la carretera han mostrado la presencia simultánea de estas tres especies en actividad reproductiva, y en algunos casos, también se observa *Bufo marinus*.

Mortalidad y predación. Solo se registraron tres casos en individuos adultos: un macho de *H. rosenbergi* predado por una chucha de agua, *Chironectes minimus* (Orden Marsupialia). Al mes siguiente, marzo de 1997, este mamífero fue observado nuevamente alimentándose con una *S. phaeota*. Al parecer, estas dos especies son más vulnerables al ataque de *C. minimus* por cantar a nivel del agua. Finalmente, un individuo de *A. spurrelli* (No. 52) fue encontrado muerto en el agua en abril de 1997 (20.07 horas) pero sin ninguna herida o señal aparente de predación.

A pesar de las pocas observaciones de mortalidad en juveniles y adultos, una gran variedad de predadores de ranas fueron observados alrededor de este estanque: las serpientes *Chironius grandisquamis*, *Corallus annulatus*, *Bothriechis schlegelii* o incluso el anuro *Leptodactylus pentadactylus*. Duellman & Trueb (1986) mencionan como las congregaciones reproductivas de los anfibios pueden atraer diversos predadores, ya que ellos encuentran en estos sitios fuentes alimenticias abundantes, diversas y fáciles de atrapar (huevos, renacuajos, juveniles, adultos).

Vargas & Bolaños (1999a) encontraron 9 de 10 individuos de *Leptodeira annulata* (Familia Colubridae) alrededor de este cuerpo de agua, lo que atribuyeron a la búsqueda de nidadas de *Agalychnis spurrelli* como un alimento apetecido por esta serpiente. Durante las salidas de campo entre nov./96 y sept./97 siempre observamos individuos de esta especie. Como uno de cuatro casos registrados (tabla 2) citamos un individuo de *L. annulata* que de 10 a 15 minutos consumió con una postura entera de 83 huevecillos de *A. spurrelli* (figura 5). Esta serpiente ha sido mencionada por Duellman (1978) como una cazadora nocturna de ranas y fue observada en Ecuador, por dicho autor, alimentándose de los huevos de una rana *Phylomedusinae*. También se encontró predación de hormigas *Iridocoderinae* sp (Formicidae: Dolichoderinae) sobre las posturas de *A. spurrelli*.

Los renacuajos son presa de serpientes, tortugas, aves, mamíferos e innumerables insectos acuáticos así como de renacuajos de otras especies anfibias (Pyburn, 1980; Duellman & Trueb, 1986). También es reconocido que los peces son uno de los predadores que más mortalidad causan a estos ya que permanecen todo el tiempo en el agua, no así otros predadores cuya acción es temporal (Heyer et al, 1975). A este hecho atribuimos la total ausencia de renacuajos durante las visitas para el trabajo de Vargas & Castro (1999) en los estanques utilizados para el cultivo de tilapia roja (*Oreochromis* sp) mientras que otra área del estanque, sin peces, sí los presentaba. Los renacuajos de *A. spurrelli* siempre permanecen a una pro-



Figura 3. Macho de *A. spurrelli* tratando de desalojar á un macho amplexante para tener acceso a la hembra.



Figura 5. Individuo de *L. annulata* alimentándose de una nidada de *A. spurrelli*.



Figura 4. Diferentes posiciones de combate asumidas por individuos machos de *A. spurrelli*. A: Tipo amplexus, B: viente-dorso posición nariz-ano, C: viente-vientre posición invertida, D: viente-vientre posición normal.

fundidad media en la columna de agua o cerca de la superficie, este hecho es mencionado por Scott & Starret (1974), junto a la ausencia de glándulas tóxicas en ellos, como un aspecto que los hace altamente vulnerables a la predación por peces.

Posterior al trabajo de campo de Vargas & Castro (1999) ocurrieron deslizamientos de tierra que abrieron un boquete en el muro del estanque, lugar por donde los peces fueron evacuados. Dicho boquete fue cubierto por otros deslizamientos de la colina adyacente y el estanque inundado nuevamente por las lluvias y una pequeña escorrentía de agua. A partir de este momento, los renacuajos fueron abundantes en todas las áreas del estanque donde eran ausentes, aunque cabe mencionar que aún hay mortalidad por parte de una población creciente de pequeños peces de la Familia Characidae, *Astyanax* sp. Cuando los renacuajos de *A. spurrelli* salen del huevo y caen al estanque, inmediatamente son predados por estos peces (obs. pers.), quienes son oportunistas y se mantienen alerta para atrapar frutos e insectos en la superficie del agua (**A. Ortega**, com. pers.)..

Conclusiones y Perspectivas

La construcción de cuerpos acuáticos artificiales en los bosques benefician las especies de anfibios que cantan y se reproducen en este tipo de microhábitat (Heyer et al. 1994). En la zona de Anchicayá, este tipo de perturbación antrópica influye en la distribución de la rana arbórea *A. spurrelli* y puede beneficiarla o perjudicarla dependiendo de la existencia o no de peces en los cuerpos de agua. Sin embargo, estos cuerpos deben estar rodeados de vegetación herbácea y bosques adyacentes que ofrezcan a los individuos adultos microhábitats para su sobrevivencia así como sitios de canto y oviposición. Durante las salidas de campo se revisaron algunos estanques artificiales en diferentes veredas de Anchicayá y solo en uno de ellos, también ubicado al interior de bosque, habían congregaciones reproductivas de *A. spurrelli*. Esto de debe a que su construcción se hace primordialmente para el cultivo de peces y se ubican en áreas carentes de vegetación y aledañas a las viviendas. En estas circunstancias las especies registradas en reproducción fueron *Smilisca phaeota*, *Rana vaillanti* y *Bufo marinus*.

Cuerpos acuáticos como el aquí estudiado pueden aumentar la abundancia de *A. spurrelli*, ya que cuando no poseen peces, la mortalidad por predación parece ser mínima. Además, no se da mortalidad de renacuajos por desecación del cuerpo de agua a la vez que poseen áreas boscosas donde los juveniles se dispersan; estas son dos razones citadas por Scott & Starret (1974) como las cau-

sas que favorecieron una agregación reproductiva de 13.000 individuos de *A. spurrelli* alrededor de un estanque artificial en Punta Arenas, Costa Rica. Dadas estas condiciones, otros factores también tienen gran importancia; en nuestro caso por ejemplo, los derrumbes han ocasionado que uno de los estanques con *A. spurrelli* en sus alrededores desapareciera mientras que el estanque estudiado fue destruido en un 70 % (ver Pérez, 1996). Si a esto adicionamos la cercanía de comunidades humanas en continuo crecimiento, el futuro de esta población de *A. spurrelli* es incierto.

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias a la colaboración de los pobladores del área de estudio entre los que destacamos a Blass, Arley y Capullo por su amistad y hospitalidad. Igualmente, queremos agradecer a Fernando Castro, Norman Scott Jr y Paul David Gutiérrez por su ayuda en la obtención de literatura; y a Wilmar Bolívar por las sugerencias al manuscrito final. John D. Lynch permitió acceso a los especímenes del Museo de Historia Natural en Bogotá a través del biólogo Fernando Montealegre, los individuos de la colección de herpetología en la Universidad del Valle fueron revisados con el aval de Fernando Castro. La historia de la construcción abandonada donde se realizaron las observaciones fue conocida gracias a Jorge Ignacio González H. y Luis Alfonso Arboleda, Gerente de Generación EPSA y jefe de sección del Alto y Bajo Anchicayá, respectivamente. Armando Ortega Lara facilitó la identificación de los peces *Astyanax* sp.

Literatura Citada

- Bagnara, J. T., L. Iela, F. Morrisett & R. K. Rastogi** 1986. Reproduction in the mexican leaf frog (*Pachymedusa dacnicolor*). Behavior and morphological aspects. Occ. Pap. Mus. of Nat. Hist. Univ. of Kansas, 121: 1 - 31.
- Bolaños, M. E. & S. F. Vargas.** 1996. Patrones de coloración de la rana arbórea *Agalychnis spurrelli* (Boulenger) y su posible uso como técnica de marcaje para el monitoreo de individuos. En: Estela, F. & Sedano R. E. (Eds). Mem IV Simp. Biología y I Simp. Nac. de Biología Univ. del Valle, pp. 39-44.
- Caldwell, J. P.** 1994. Natural history and survival of eggs and early larval stages of *Agalychnis calcarifer* (Anura Hylidae). Herpetological Natural History, 2(2): 57 - 66.
- Cochran, D. M. & C. J. Goin.** 1970. Frogs of Colombia. Bull. U.S. Nat. Mus., 288: 1 - 655.
- Duellman, E. W.** 1970. The Hylid Frogs of Middle America. Monographs of the Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 1-2: 1-753pp.
- . 1978. The biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador. The University of Kansas Publications, Museum of Natural History. 1-352 pp.

- Duellman, E. W. & L. Trueb.** 1986. Biology of amphibians. McGraw Hill, Inc.
- Espinal, T. S. & E. Montenegro.** 1963. Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el mapa de Colombia. IGAC Bogotá D.E.
- Frost, D. R. (Ed.).** 1985. Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. Allen Press, Inc. & The Association of Systematics Collections Lawrence, Kansas, U.S.A.: 732 pp.
- Harris, L. D.** 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology*, 2: 330 - 332.
- Heyer, W. R., R. W. McDiarmid & D. L. Weigmann.** 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotrópica* 7: 100 - 111.
- Heyer, W. R., M. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. Hayek & M. Foster.** (Edt). 1994. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for Amphibians. Smithsonian Inst. Press., 1-364pp.
- Hoogmoed, M. S. & J. E. Cadle.** 1991. Natural history and distribution of *Agalychnis craspedopus* (Funkhouser 1957) (Amphibia Anura Hylidae). *Zool. Mededelingen*, 65: 129 - 142.
- Kattan, G. H. & H. Alvarez-López.** 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. In: J. Shelhas and R. Greenberg (Edt). Forest patches in Tropical Landscapes. Island press. pp 3-18.
- Kluge, A. G.** 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. 160: 1-170.
- Marquis, R. J., M. A. Donnelly & C. Guyer.** 1986. Aggregations of calling males of *Agalychnis calcarifer* Boulenger (Anura Hylidae) in a Costa Rican Lowland wet forest. *Biotrópica*, 18(2): 173-175.
- Pérez, F. M.** 1996. Avalanche en vía al mar. Periódico El País, Cali 6 de mayo de 1996.
- Pyburn, W. F.** 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callydras* and *Phyllomedusa dacnicolor* in México. *Copeia*, 2: 209 - 218.
- _____. 1980. The function of eggless capsules and leaf in nest of the frog *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura Hylidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 93(1): 153 - 167.
- Pyburn, W. F. & J. R. Glidewell.** 1971. Nest and breeding behavior of *Phyllomedusa hypochondrialis* in Colombia. *Jour. Herp.* 5: 49 - 52.
- Ruiz-C. P. M., M. C. Ardila-R. & J. D. Lynch.** 1996. Lista actualizada de la fauna de Amphibia de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 20(77): 65-415.
- Semlitsch, R. D. & W. J. Gibbons.** 1988. Fish predation in size-structured population of treefrog tadpoles. *Oecología* 75: 321 - 326.
- Scott, N. J. & A. Starret.** 1974. An unusual breeding aggregation of frogs, with notes on the ecology of *Agalychnis spurrelli* (Anura Hylidae). *Bull. of Southern California Academy of Sciences* 73(2): 86 - 94.
- Vargas, S. F. & F. Castro.** 1999. Distribución y preferencias de micro hábitat en anuros (Amphibia) en bosque maduro y áreas perturbadas en una zona de Anchicayá, Pacífico colombiano. *Caldasia*. 21(1): 95-109.
- _____. & M. E. Bolaños. 1999a. Contribución al conocimiento de los reptiles presentes en la región de Anchicayá a través de un gradiente de deforestación. *Caldasia*. 21(2): 235-238.
- _____. & _____. 1999b. Estructura y composición de una comunidad de anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical en el Bajo Anchicayá, Pacífico Colombiano. Informe de investigación Fundación Herencia Verde Cali Colombia. 47 pp.
- Yahner, H. R.** 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333 - 339.

ANEXO I. Tamaño corporal, sexo y frecuencia de observación de individuos de *A. spurrelli*. Estos registros mensuales no discriminan entre una o varias observaciones en una misma salida de campo. SVL: longitud - nariz ano, M: macho, H: hembra

No. rana	SVL (cm)	SEXO	Nov-96	Dic-96	Ene-97	Feb-97	Mar-97	Abr-97	May-97	Jun-97	Sep-97	Frecuencia observación
1	7.8	M	•	•								3
2	8.2	M	•									1
3	7.4	M	•							•		2
4	7.1	M	•					•		•		3
5	9.5	H	•									1
6	7.5	M		•								1
7	6.8	M		•	•							2
8	7.3	M		•	•	•	•	•	•	•	•	7
9	7.9	M		•	•	•	•	•	•	•	•	5
10	7.7	M		•								1
11	7.4	M		•			•	•				5
12	7.2	M		•			•			•		3
13	8.1	M		•				•				2
14	7.7	M		•								1
15	7.5	M		•	•	•	•	•				5
16	7.5	M		•				•				2
17	7.8	M		•	•			•				4
18	7.4	M		•	•							2
19	7.3	M		•								1
20	10.2	H		•								1
21	7.6	M		•								1
22	7.4	M		•	•			•	•			4
23	7.3	M		•								1
24	7.5	M		•				•				3
25	6.9	M		•	•	•	•	•				6
26	7.2	M		•								2
27	7.8	M		•				•				2
28	7.9	M		•				•				2
29	10.6	H		•						•		2
30	7.5	M		•								1
31	7.9	M		•		•						2
32	7.5	M		•								1
33	9.1	H		•								1
34	7.7	M		•				•				3
35	9	H		•								1
36	7.4	M		•								1
37	7.8	M		•				•				3
38	7.5	M			•							1
39	7.3	M			•							1
40	7.5	M			•							1
41	7	M			•							1
42	9.5	H				•						1
43	7.1	M				•						1
44	7	M				•						1
45	7.1	M				•				•		2
46	8.1	M				•		•				2
47	7.4	M				•		•				2
48	6.9	M				•						1
49	10.3	H				•						1
50	7.5	M				•		•				2
51	7.6	M				•						1

No. rana	SVL (cm)	SEXO	Nov-96	Dic-96	Ene-97	Feb-97	Mar-97	Abr-97	May-97	Jun-97	Sep-97	Frecuencia observación
52	7.7	M						•		•		2
53	7.2	M						•				1
54	7.2	M					•			•		2
55	8.1	M					•			•		2
56	7	M					•					1
57	8	M					•					1
58	7.2	M					•					1
59	7.5	M					•					1
60	9.4	H					•					1
61	10.2	H					•					1
62	7	M					•					1
63	7.7	M						•		•		2
64	10.3	H							•			1
65	7	M							•			1
66	7.2	M							•			1
67	9.1	H							•			1
68	7.4	M							•			1
69	7.3	M							•			1
70	7	M							•			1
71	11	H							•			1
72	7.3	M							•			1
73	9.9	H							•			1
74	7.5	M							•			1
75	7.6	M							•			1
76	7.4	M							•			1
77	7.6	M							•			1
78	7.1	M								•		1

ANEXO II. Datos de individuos adultos de *A. spurrelli* presentes en las colecciones del Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia en Santa Fe de Bogotá (ICN) y la colección de Herpetología, Universidad del Valle en Cali (UVC).

CODIGO INSTITUCION	SVL (cm)	LOCALIDAD, FECHA DE COLECCIÓN Y SEXO
ICN 13240	7.14	Valle del Cauca, Municipio de Restrepo, Campo Chancos, 460 msnm
ICN 13239	7.7	Valle del Cauca, Municipio de Restrepo, Vereda Campo Alegre
ICN 10829	7.7	Antioquia, Municipio Dabeiba, río Amparadó, 805 msnm.
ICN 28015	7.03	Corregimiento Santa Cecilia, Km 15 a 15.6 carretera Santa Cecilia, Quibdó. Abril 14 de 1991
ICN 28016	7.1	Corregimiento Santa Cecilia, Km 15 a 15.6 carretera Santa Cecilia, Quibdó. Abril 14 de 1991
ICN 28017	6.94	Corregimiento Santa Cecilia, Km 15 a 15.6 carretera Santa Cecilia, Quibdó. Abril 14 de 1991
UVC 6432	6.50	Bajo Anchicayá Valle del Cauca, Sept. 9 1981, Macho
UVC 6825	8.45	Bajo Anchicayá Valle del Cauca, Oct. 1 1982, Hembra
UVC 8394	9.07	Bajo Anchicayá Valle a 230 msnm, Oct. 18 1985, Hembra
UVC 8703	6.51	Central Hidroeléctrica Bajo Anchicayá Valle del Cauca, Sept. 25 1981, Macho
UVC 12751	7.16	Bajo Anchicayá Valle del Cauca, Oct. 20 1995, Macho

THE STONE-ČECH COMPACTIFICATION IN THE CATEGORY OF SHEAVES OF SETS

by

Clara M. Neira¹ & Januario Varela²

Abstract

Neira, Clara M. & J. Varela: The Stone-Čech Compactification in the Category of Sheaves of sets. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24 (90): 101-109, 2000. ISSN 0370-3908.

We consider the Category of Sheaves of Sets. The morphisms are chosen in such a way that a change of the base space is allowed via continuous functions. Following M. M. Clementino, E. Giuli and W. Tholen in “Topology in a Category: Compactness”, we define a proper $(\varepsilon, \mathcal{M})$ -factorization system for morphisms and a closure operator with respect to \mathcal{M} . The Stone-Čech compactification is defined for any sheaf (E, p, T) of sets by adapting standard germination processes to construct a sheaf over the Stone-Čech compactification $\beta(T)$ of T . We prove that the sheaf constructed satisfies a suitable universal property characterizing the Stone-Čech compactification of a sheaf of sets.

Key words: Stone-Čech compactifications, Sheaves.

Resumen

Se considera la categoría de haces de conjuntos en la cual se han escogido los morfismos de tal manera que se puedan realizar cambios del espacio base por vía de funciones continuas. Siguiendo la teoría de M.M. Clementino, E. Giuli y W. Tholen, expuesta en “Topology in a Category: Compactness”, se define un sistema propio $(\varepsilon, \mathcal{M})$ de factorización de morfismos y un operador de clausura con respecto a \mathcal{M} . Se define el compactado de Stone-Čech de un haz arbitrario (E, p, T) utilizando procesos clásicos de germinación para construir un haz de conjuntos sobre el compactado de Stone-Čech $\beta(T)$ de T . Se demuestra que el haz construido satisface la propiedad universal que caracteriza el compactado de Stone-Čech de un haz de conjuntos.

Palabras clave: Compactado de Stone-Čech, haces.

¹ Departamento de Matemáticas y Estadística, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

² Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Santa Fe de Bogotá, D.C.
1991 *Mathematics Subject Classification*. Primary 54B40, Secondary 55R65.

The first author acknowledges the *Fundación MAZDA para el arte y la ciencia* financial support.

1. Preliminaries

Let E and T be topological spaces, $p : E \rightarrow T$ be a surjective function. The triple (E, p, T) is by definition a *sheaf of sets* provided that p is a local homeomorphism, that is each point $a \in E$ has an open neighborhood which is mapped homeomorphically by p onto an open subset of T . Let $t \in T$, the set

$$E_t = p^{-1}(t) = \{a \in E : p(a) = t\}$$

is called the *fiber above* t . Note that $E = \coprod_{t \in T} E_t$. A *local selection* for p is a function $\sigma : U \rightarrow E$ such that $U \subset T$ is an open set and $p \circ \sigma$ is the identity map of U . A *local section* for p is by definition a continuous selection. Denote by $\Gamma_U(p) = \{\sigma : U \rightarrow E \mid p \circ \sigma = \text{Id}_U\}$. If $U = T$, σ is a *global section* and we write $\Gamma(p)$ instead of $\Gamma_T(p)$. A set Σ of local sections is called *full* if for every $x \in E$ there exists a section $\sigma \in \Sigma$ such that $\sigma(p(x)) = x$.

From the definitions it readily follows:

- (1) If σ and τ are sections such that $\sigma(t) = \tau(t)$, for some $t \in \text{Dom } \sigma \cap \text{Dom } \tau$, then there exists an open neighborhood V of t such that $\sigma|_V = \tau|_V$.
- (2) The collection of the ranges of the local sections for p form a basis for the topology of E .
- (3) The topology induced by E on each fiber is the discrete topology.

Now we state a well known existence theorem for sheaves of sets whose proof is elementary and direct.

Existence Theorem. Let T be a topological space, $p : E \rightarrow T$ be a surjective function and Σ a full set of selections for p such that if $\sigma, \tau \in \Sigma$ and $\sigma(t) = \tau(t)$ then there exists a neighborhood V of t such that $\sigma(s) = \tau(s)$ for each $s \in V$. Then the sets $\sigma(U)$ where $\sigma \in \Sigma$ and U is an open set contained in the domain of σ , form a basis for a topology on E such that (E, p, T) is a sheaf of sets and each $\sigma \in \Sigma$ is a section for p .

A germination process with change of the base space (via a continuous function) can be formulated now. By means of this process, sheaves of sets will be constructed in terms of data provided by two topological spaces T and S , a set of global selections for a surjective function $p : E \rightarrow T$ and a continuous function $\varphi : T \rightarrow S$.

Theorem (Germination Process). Let T and S be topological spaces. Suppose that $\varphi : T \rightarrow S$ is a continuous function, $p : E \rightarrow T$ is a surjective function and Σ is a set of global selections for p . For each $s \in S$ denote by R_s the equivalence relation in Σ defined by $\sigma R_s \tau$ if and only if there is a neighborhood V of s such that $\sigma|_{\varphi^{-1}(V)} = \tau|_{\varphi^{-1}(V)}$. Let \widehat{E} be the disjoint union

of the family $\{\Sigma/R_s : s \in S\}$, $\widehat{p} : \widehat{E} \rightarrow S$ the function defined by $\widehat{p}([\sigma]_s) = s$ and $[\sigma]_s$ the equivalent class of σ module R_s . Then the triple $(\widehat{E}, \widehat{p}, S)$ is a sheaf of sets and for each $\sigma \in \Sigma$ the function $\widehat{\sigma} : S \rightarrow \widehat{E}$ defined by $\widehat{\sigma}(s) = [\sigma]_s$ is a section for \widehat{p} .

The proof of this theorem is straightforward and is omitted. For a generalization of this result in the context of uniform bundles we refer to [5]. The triple $(\widehat{E}, \widehat{p}, S)$ is called the *sheaf constructed by germination from* p , Σ and φ .

Remark. In the set up of the precedent theorem if $s \notin \varphi(T)$ then the fiber \widehat{E}_s above s reduces to zero.

2. The Category of Sheaves of Sets

Denote by \mathfrak{S} the Category of Sheaves of Sets. The objects of \mathfrak{S} , are sheaves of sets containing a full set of global sections. Let (E, p, T) and (F, q, S) be sheaves of sets, consider a continuous function $\ell : T \rightarrow S$ and let

$$\begin{aligned} F_\ell &= \{(t, m) \in T \times F : \ell(t) = q(m)\} \\ &= \bigcup \{\{t\} \times F_{\ell(t)} : t \in T\} \end{aligned}$$

and π_1 be the first projection function. Endow F_ℓ with the topology induced by the product topology of $T \times F$. It is apparent that the diagram

$$\begin{array}{ccc} F_\ell & \xrightarrow{\pi_2} & F \\ \pi_1 \downarrow & & \downarrow q \\ T & \xrightarrow{\ell} & S \end{array}$$

is a pullback in the category of topological spaces and continuous functions. Furthermore the triple (F_ℓ, π_1, T) is a sheaf of sets, in fact, if $(t, m) \in F_\ell$ and $\alpha \in \Gamma(q)$ is a global section such that $\alpha(\ell(t)) = m$ then $Q = (T \times \alpha(S)) \cap F_\ell$ is an open neighborhood of (t, m) and $\pi_1|_Q$ is an homeomorphism of Q onto T .

A morphism $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ in \mathfrak{S} consists of a pair of continuous functions $\ell : T \rightarrow S$ and $\Lambda : F_\ell \rightarrow E$ such that $p \Lambda = \pi_1$. Note that if $\alpha \in \Gamma(q)$ then the function $\alpha_\Lambda : T \rightarrow E$ defined by $\alpha_\Lambda(t) = \Lambda(t, \alpha(\ell(t)))$ is a global section for p . Let (E, p, T) , (F, q, S) and (G, ρ, R) be sheaves of sets and let $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ and $(\ell_1, \Lambda_1) : (F, q, S) \rightarrow (G, \rho, R)$ be morphisms. Define the morphism

$$(\ell_1, \Lambda_1) \circ (\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (G, \rho, R)$$

by $(\ell_1, \Lambda_1) \circ (\ell, \Lambda) = (\ell_1 \ell, \Delta)$, where $\Delta : G_{\ell_1 \ell} \rightarrow E$ is given by $\Delta(t, a) = \Lambda(t, \Lambda_1(\ell(t), a))$ for each $(t, a) \in G_{\ell_1 \ell}$.

The continuity of Δ follows directly from the continuity of the functions $(t, a) \mapsto (\ell(t), a) : G_{\ell_1 t} \rightarrow G_{\ell_1}$, $(t, a) \mapsto \Lambda_1(\ell(t), a) : G_{\ell_1 t} \rightarrow F$, $(t, a) \mapsto (t, \Lambda_1(\ell(t), a)) : G_{\ell_1 t} \rightarrow F_\ell$ and from the continuity of Λ .

3. Product of sheaves of sets

Let $(E_i, p_i, T_i)_{i \in \mathfrak{I}}$ be a not empty family of sheaves of sets each one of them containing a full set of global sections. Without loss of generality it can be assumed that the $(T_i)_{i \in \mathfrak{I}}$ are pairwise disjoint. Let $T = \prod_{i \in \mathfrak{I}} T_i$ be the product space of the family $\{T_i\}_{i \in \mathfrak{I}}$ and $\pi_i : T \rightarrow T_i$ the i -proyection. For each $t = (t_i)_{i \in \mathfrak{I}} \in T$ consider $E_t = \coprod_{i \in \mathfrak{I}} (E_i)_{t_i}$ the disjoint union of the family $\{(E_i)_{t_i} : i \in \mathfrak{I}\}$, where $(E_i)_{t_i}$ denotes the fiber above t_i in the sheaf (E_i, p_i, T_i) , and let $E = \coprod_{t \in T} E_t$ the disjoint union of the family $\{E_t : t \in T\}$. Define $p : E \rightarrow T$ by $p(t, a) = t$.

If $i \in \mathfrak{I}$ and α_i is a global section for p_i then the function $\alpha^i : T \rightarrow E$ defined by

$$\alpha^i(t) = (t, (t_i, \alpha_i(t_i)))$$

is a global selection for p .

Let $\Sigma = \{\alpha^i : \alpha_i \in \Gamma(p_i) \& i \in \mathfrak{I}\}$. Suppose that $\alpha^i, \beta^j \in \Sigma$, $t = (t_i)_{i \in \mathfrak{I}} \in T$ and $\alpha^i(t) = \beta^j(t)$. Since $(t_i, \alpha_i(t_i)) = (t_j, \beta_j(t_j))$ then $t_i = t_j$ and $\alpha_i(t_i) = \beta_j(t_j)$, this implies that $i = j$, thus there exists a neighborhood V of t_i in T_i such that $\alpha_i(r_i) = \beta_i(r_i)$ for each $r_i \in V$. If $s \in T$ is such that $s_i \in V$ then $\alpha^i(s) = (s, (s_i, \alpha_i(s_i))) = (s, (s_i, \beta_i(s_i))) = \beta^i(s)$. The Existence Theorem guarantees that the ranges of the restrictions of elements of Σ to open sets of T form a basis for a topology in E such that (E, p, T) is a sheaf of sets and each element of Σ is a section.

Now consider $i \in \mathfrak{I}$, the sheaf of sets (E_i, p_i, T_i) , the continuous projection $\pi_i : T \rightarrow T_i$ and the function $\Pi_i : (E_i)_{\pi_i} \rightarrow E$, where

$$(E_i)_{\pi_i} = \bigcup_{t \in T} \{t\} \times (E_i)_{\pi_i(t)},$$

defined by $\Pi_i(t, a) = (t, (t_i, a))$.

The function Π_i is continuous, in fact, a basic neighborhood W of $(t, (t_i, a))$ is the range of the restriction to an open neighborhood V of t , of a global section $\alpha^i \in \Sigma$ for p such that $\alpha_i(t_i) = a$. If $r \in V$ and if $b = \alpha_i(\pi_i(r))$ then $\Pi_i(r, b) = (r, (r_i, b)) \in W$.

Hence the pair $(\pi_i, \Pi_i) : (E, p, T) \rightarrow (E_i, p_i, T_i)$ is a morphism in \mathfrak{S} . Furthermore if (F, q, S) is a sheaf of sets with a full set of global sections and $(\ell_i, \Lambda_i) : (F, q, S) \rightarrow$

(E_i, p_i, T_i) is a morphism for each $i \in \mathfrak{I}$ then there exists a unique morphism $(\ell, \Lambda) : (F, q, S) \rightarrow (E, p, T)$ such that the diagram

$$\begin{array}{ccc} (F, q, S) & \xrightarrow{(\ell, \Lambda)} & (E, p, T) \\ (\ell_i, \Lambda_i) \searrow & & \downarrow (\pi_i, \Pi_i) \\ & (E_i, p_i, T_i) & \end{array}$$

commutes.

The function ℓ is the only one of its kind because T is the product of the family of topological spaces $(T_i)_{i \in \mathfrak{I}}$. The function Λ is defined by $\Lambda(s, (t, (t_i, a))) = \Lambda_i(s, a)$.

Now we describe the monomorphisms and the epimorphisms in \mathfrak{S} .

4. Monomorphisms and epimorphisms

We characterize the monomorphisms of \mathfrak{S} as follows.

Proposition 1. Let (E, p, T) and (F, q, S) be sheaves of sets with full sets of global sections. The morphism $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ is a monomorphism if and only if ℓ is injective and Λ is surjective.

Proof. Let $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ be a morphism such that ℓ is injective and Λ is surjective. Consider

$$(\ell_1, \Lambda_1) : (E', p', T') \rightarrow (E, p, T)$$

and

$$(\ell_2, \Lambda_2) : (E', p', T') \rightarrow (E, p, T)$$

two morphisms of \mathfrak{S} such that

$$\begin{aligned} (\ell \ell_1, \Delta_1) &= (\ell, \Lambda) \circ (\ell_1, \Lambda_1) = (\ell, \Lambda) \circ (\ell_2, \Lambda_2) \\ &= (\ell \ell_2, \Delta_2), \end{aligned}$$

then $\ell \ell_1 = \ell \ell_2$ and hence $\ell_1 = \ell_2$ because ℓ is injective.

We have that $\Lambda_1(t', \Lambda(\ell_1(t'), a)) = \Lambda_2(t', \Lambda(\ell_2(t'), a))$ for each $(t', a) \in F_{\ell \ell_1} = F_{\ell \ell_2}$. Let $(t', b) \in E_{\ell_1} \subset T' \times E$ and $(t, a) \in F_\ell$ such that $\Lambda(t, a) = b$. Then $t = p(\Lambda(t, a)) = p(b) = \ell_1(t')$. Thus $b = \Lambda(\ell_1(t'), a) = \Lambda(\ell_2(t'), a)$, hence $\Lambda_1(t', b) = \Lambda_2(t', b)$, then $\Lambda_1 = \Lambda_2$ and it follows that (ℓ, Λ) is a monomorphism.

Conversely, let

$$(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$$

be a monomorphism. If T' is a topological space and $id_{T'} : T' \rightarrow T'$ is the identity function then the triple $(T', id_{T'}, T')$ is a sheaf of sets.

Let $j_1, j_2 : T' \rightarrow T$ be continuous functions such that $\ell j_1 = \ell j_2$. We claim that $j_1 = j_2$.

The pairs $(j_1, \Delta_1) : (T', id_{T'}, T') \rightarrow (E, p, T)$ and $(j_2, \Delta_2) : (T', id_{T'}, T') \rightarrow (E, p, T)$, where $\Delta_1(t', a) = t'$ and $\Delta_2(t', a) = t'$ are morphisms in \mathfrak{S} . Furthermore $(\ell, \Lambda) \circ (j_1, \Delta_1) = (\ell, \Lambda) \circ (j_2, \Delta_2)$, in fact, if $(\ell, \Lambda) \circ (j_1, \Delta_1) = (\ell j_1, L_1)$ then

$$L_1(t', a) = \Delta_1(t', \Lambda(j_1(t'), a)) = t'$$

for each $(t', a) \in F_{\ell j_1}$ and if $(\ell, \Lambda) \circ (j_2, \Delta_2) = (\ell j_2, L_2)$ then $L_2(t', a) = \Delta_2(t', \Lambda(j_2(t'), a)) = t'$ for each $(t', a) \in F_{\ell j_2}$. The assumption that (ℓ, Λ) is a monomorphism implies that $(j_1, \Delta_1) = (j_2, \Delta_2)$. Then $j_1 = j_2$ and consequently ℓ is a monomorphism in the category of topological spaces and continuous functions. This proves that ℓ is injective.

Now suppose that Λ is not surjective. There exists $x \in E$ such that $x \notin \Lambda(F_\ell)$. Consider the sheaf of sets (E', p', T') where $T' = \{t\}$ where $t = p(x)$, $E' = \{0, 1\}$, $p' : E' \rightarrow T'$ is defined by $p'(y) = 0$ for $y = 0, 1$ and both T' and E' have the discrete topology. Let $\ell' : T' \rightarrow T$ be the function defined by $\ell'(t) = t = p(x)$ and let $\Lambda_1, \Lambda_2 : E_{\ell'} \rightarrow E'$ be the functions defined by $\Lambda_1(t, a) = 0$ for each $a \in E_t$, $\Lambda_2(t, a) = 0$ if $a \neq x$ and $\Lambda_2(t, x) = 1$. We have that (ℓ', Λ_1) and (ℓ', Λ_2) are morphisms defined from (E', p', T') into (E, p, T) such that $(\ell, \Lambda) \circ (\ell', \Lambda_1) = (\ell, \Lambda) \circ (\ell', \Lambda_2)$. Since (ℓ, Λ) is a monomorphism we have $(\ell', \Lambda_1) = (\ell', \Lambda_2)$. Thus Λ is surjective. \square

Proposition 2. Let (E, p, T) and (F, q, S) be sheaves of sets each one with full sets of global sections. Let $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ be a morphism such that $\ell : T \rightarrow S$ is surjective and $\Lambda : F_\ell \rightarrow E$ is injective. Then (ℓ, Λ) is an epimorphism.

Proof. Let (F', q', S') be a sheaf of sets with a full set of global sections. Consider

$$(\ell_1, \Lambda_1), (\ell_2, \Lambda_2) : (F, q, S) \rightarrow (F', q', S')$$

morphisms such that

$$\begin{aligned} (\ell_1 \ell, \Delta_1) &= (\ell_1, \Lambda_1) \circ (\ell, \Lambda) = (\ell_2, \Lambda_2) \circ (\ell, \Lambda) \\ &= (\ell_2 \ell, \Delta_2). \end{aligned}$$

Since ℓ is surjective and $\ell_1 \ell = \ell_2 \ell$ then $\ell_1 = \ell_2$. We claim that $\Lambda_1 = \Lambda_2$.

Taking into account that

$$\Lambda(t, \Lambda_1(\ell(t), m')) = \Lambda(t, \Lambda_2(\ell(t), m'))$$

and that Λ is injective it follows that $\Lambda_1(\ell(t), m') = \Lambda_2(\ell(t), m')$ for each $(t, m') \in F'_{\ell \ell}$.

Furthermore if $(s, m') \in F'_{\ell_1} = F'_{\ell_2}$, there exists $t \in T$ such that $(\ell(t), m') \in F'_{\ell_1}$. Then $(t, m') \in F'_{\ell_1 \ell}$, thus $\Lambda_1(\ell(t), m') = \Lambda_2(\ell(t), m')$, therefore

$$\Lambda_1(s, m') = \Lambda_2(s, m').$$

This statement implies that $\Lambda_1 = \Lambda_2$. We conclude that (ℓ, Λ) is an epimorphism. \square

This proposition has the following partial converse.

Proposition 3. Let (E, p, T) and (F, q, S) be sheaves of sets with a full set of local sections. Suppose that $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ is an epimorphism. Then the function $\ell : T \rightarrow S$ is surjective.

Proof. Let R be a topological space and $j_1, j_2 : S \rightarrow R$ be continuous functions such that $j_1 \ell = j_2 \ell$. Consider the sheaf of sets (R, id_R, R) where $id_R : R \rightarrow R$ is the identity function. Let σ be a global section for q . Define the functions $\Delta_1 : R_{j_1} \rightarrow F$ and $\Delta_2 : R_{j_2} \rightarrow F$ by $\Delta_1(s, r) = \sigma(s)$ and $\Delta_2(s, r) = \sigma(s)$. Then $(j_1, \Delta_1) : (F, q, S) \rightarrow (R, id_R, R)$ and $(j_2, \Delta_2) : (F, q, S) \rightarrow (R, id_R, R)$ are morphisms in \mathfrak{S} . Moreover if $(j_1 \ell, L_1) = (j_1, \Delta_1) \circ (\ell, \Lambda)$ and $(j_2 \ell, L_2) = (j_2, \Delta_2) \circ (\ell, \Lambda)$ then $L_1(t, r) = \Lambda(t, \Delta_1(\ell(t), r)) = \Lambda(t, \sigma(\ell(t)))$ for each $(t, r) \in R_{j_1 \ell}$ and $L_2(t, r) = \Lambda(t, \Delta_2(\ell(t), r)) = \Lambda(t, \sigma(\ell(t)))$ for each $(t, r) \in R_{j_2 \ell}$. Then $(j_1, \Delta_1) \circ (\ell, \Lambda) = (j_2, \Delta_2) \circ (\ell, \Lambda)$. On the other hand, since (ℓ, Λ) is an epimorphism, we have $(j_1, \Delta_1) = (j_2, \Delta_2)$, hence $j_1 = j_2$.

We have proved that ℓ is an epimorphism in the category of topological spaces and continuous functions. Then ℓ is surjective. \square

The following example shows an epimorphism $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ such that Λ is not injective.

Example. Consider the Sierpinski space $T = \{0, 1\}$ whose open sets are \emptyset, T and $\{1\}$, $E_0 = \{a, b\}$, $E_1 = \{c\}$ and let E be the disjoint union of E_0 and E_1 . Define $p : E \rightarrow T$ by $p(0, a) = p(0, b) = 0$ and $p(1, c) = 1$. Let $\sigma, \tau : T \rightarrow E$ be the global selections for p defined by $\sigma(0) = (0, a)$, $\sigma(1) = (1, c)$, $\tau(0) = (0, b)$ and $\tau(1) = (1, c)$. Existence Theorem guarantees that the ranges of the restrictions of σ and τ to open sets of T form a basis for a topology for E such that (E, p, T) is a sheaf of sets and σ and τ are sections. Now consider the sheaf (F, q, S) of sets where $S = \{0\}$, $F = \{a, b\}$ with the discrete topology and $q(m) = 0$ for $m = a, b$. Let $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ be the morphism defined by $\ell(t) = 0$ for each $t \in T$, $\Lambda(0, a) = (0, a)$, $\Lambda(0, b) = (0, b)$ and $\Lambda(1, c) = \Lambda(1, b) = (1, c)$. Now consider a sheaf (G, ρ, R) of sets and a pair (ℓ_1, Λ_1) ,

$(\ell_2, \Lambda_2) : (F, q, S) \rightarrow (G, \rho, R)$ of morphisms such that $(\ell_1, \Lambda_1) \circ (\ell, \Lambda) = (\ell_2, \Lambda_2) \circ (\ell, \Lambda)$. Since ℓ is surjective and $\ell_1 \ell = \ell_2 \ell$ we conclude that $\ell_1 = \ell_2$. Consider $(t, m) \in G_{\ell_1}$. From $(\ell_1, \Lambda_1) \circ (\ell, \Lambda) = (\ell_2, \Lambda_2) \circ (\ell, \Lambda)$ we have that $\Lambda(0, \Lambda_1(t, m)) = \Lambda(0, \Lambda_2(t, m))$, then either $\Lambda_1(t, m) = \Lambda_2(t, m) = a$ or $\Lambda_1(t, m) = \Lambda_2(t, m) = b$, therefore $\Lambda_1 = \Lambda_2$, thus (ℓ, Λ) is an epimorphism such that Λ is not injective.

5. Factorization of morphisms

Let (E, p, T) and (F, q, S) be sheaves of sets each one containing a full set of global sections, let

$$(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$$

be a morphism and consider the sub-space $\ell(T)$ of S .

Given $\alpha \in \Gamma(q)$ let α_Λ be the section for p defined by $\alpha_\Lambda(t) = \Lambda(t, \alpha(\ell(t)))$ for each $t \in T$ and let Σ be the set $\{\alpha_\Lambda : \alpha \in \Gamma(q)\}$. Denote by $(\widehat{E}, \widehat{p}, \ell(T))$ the sheaf of sets that is constructed by germination with change of the base space from the function p , the collection Σ and the co-restriction $\ell_1 : T \rightarrow \ell(T)$ of ℓ to $\ell(T)$.

Define $\Lambda_1 : \widehat{E}_{\ell_1} \rightarrow E$ by $\Lambda_1(t, [\alpha_\Lambda]_{\ell(t)}) = \alpha_\Lambda(t)$. Note that if $[\alpha_\Lambda]_{\ell(t)} = [\beta_\Lambda]_{\ell(t)}$ then there exist a neighborhood V of $\ell(t)$ such that $\alpha_\Lambda(s) = \beta_\Lambda(s)$ for every $s \in \ell^{-1}(V)$. Thus $\alpha_\Lambda(t) = \beta_\Lambda(t)$ and hence Λ_1 is well defined. Moreover Λ_1 is a continuous function because if $t_0 \in T$ and $\alpha \in \Gamma(q)$ then the range of $\alpha_\Lambda|_W$, where W is a neighborhood of t_0 , is a basic neighborhood of $\alpha_\Lambda(t_0)$. If $t \in W$ and if $[\beta_\Lambda]_{\ell(t)}$ is an element of the range of $\widehat{\alpha}_\Lambda|_W$ then $\widehat{\alpha}_\Lambda|_W(\ell(t)) = [\beta_\Lambda]_{\ell(t)}$, therefore $[\beta_\Lambda]_{\ell(t)} = [\alpha_\Lambda]_{\ell(t)}$. This implies that $\beta_\Lambda(t)$ is in the range of $\alpha_\Lambda|_W$. Then Λ_1 is a continuous function.

In order to prove that (ℓ_1, Λ_1) is an epimorphism we will use the following result that has a generalized version in the context of bundles of uniform spaces [5].

Lema 1. If γ_1 and γ_2 are two global sections for \widehat{p} such that $\Lambda_1(t, \gamma_1(\ell(t))) = \Lambda_1(t, \gamma_2(\ell(t)))$ for each $t \in T$, then $\gamma_1 = \gamma_2$.

Proof. Let $\gamma_1, \gamma_2 \in \Gamma(\widehat{p})$ and suppose that

$$\Lambda_1(t, \gamma_1(\ell(t))) = \Lambda_1(t, \gamma_2(\ell(t)))$$

for each $t \in T$. Consider the sections $(\gamma_1)_{\Lambda_1}$ and $(\gamma_2)_{\Lambda_1}$ for p defined from γ_1 and γ_2 by

$$(\gamma_1)_{\Lambda_1}(t) = \Lambda_1(t, \gamma_1(\ell(t)))$$

and $(\gamma_2)_{\Lambda_1}(t) = \Lambda_1(t, \gamma_2(\ell(t)))$, then $(\gamma_1)_{\Lambda_1} = (\gamma_2)_{\Lambda_1}$. Let

$$\ell(t) \in \ell(T), \cdot \gamma_1(\ell(t)) = [\alpha_\Lambda]_{\ell(t)}$$

and $\gamma_2(\ell(t)) = [\beta_\Lambda]_{\ell(t)}$. We claim that $[\alpha_\Lambda]_{\ell(t)} = [\beta_\Lambda]_{\ell(t)}$. Remark that $\widehat{\alpha}_\Lambda(\ell(t)) = \gamma_1(\ell(t))$ and $\widehat{\beta}_\Lambda(\ell(t)) = \gamma_2(\ell(t))$ therefore there exists a neighborhood V of $\ell(t)$ such that $\widehat{\alpha}_\Lambda(s) = \gamma_1(\ell(s))$ and $\widehat{\beta}_\Lambda(s) = \gamma_2(s)$ for each $s \in V$. Let $r \in \ell^{-1}(V)$. We have that

$$\begin{aligned} \alpha_\Lambda(r) &= \Lambda_1(r, [\alpha_\Lambda]_{\ell(r)}) = \Lambda_1(r, \widehat{\alpha}_\Lambda(\ell(r))) \\ &= \Lambda_1(r, \gamma_1(\ell(r))) = \Lambda_1(r, \gamma_2(\ell(r))) \\ &= \Lambda_1(r, \widehat{\beta}_\Lambda(\ell(r))) = \Lambda_1(r, [\beta_\Lambda]_{\ell(r)}) \\ &= \beta_\Lambda(r). \end{aligned}$$

It follows that $[\alpha_\Lambda]_{\ell(t)} = [\beta_\Lambda]_{\ell(t)}$. Then $\gamma_1(\ell(t)) = \gamma_2(\ell(t))$. We conclude that $\gamma_1 = \gamma_2$. \square

Consider a sheaf of sets (G, ρ, R) and a pair of morphisms

$$(j_1, \Delta_1), (j_2, \Delta_2) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \ell(T)) \rightarrow (G, \rho, R)$$

such that $(j_1, \Delta_1) \circ (\ell_1, \Lambda_1) = (j_2, \Delta_2) \circ (\ell_1, \Lambda_1)$. To prove that $(j_1, \Delta_1) = (j_2, \Delta_2)$, note that $j_1 \ell_1 = j_2 \ell_1$ implies $j_1 = j_2$ because ℓ_1 is surjective. On the other hand if $(\ell(t_0), a) \in G_{j_1}$ then $(t_0, a) \in G_{j_1 \ell_1}$. Let $\tau \in \Gamma(\rho)$ be a global section such that $\tau(j_1 \ell_1(t_0)) = a$. The functions $\gamma_1, \gamma_2 : \ell(T) \rightarrow \widehat{E}$ defined by

$$\gamma_1(\ell(t)) = \Delta_1(\ell(t), \tau(j_1 \ell_1(t)))$$

and

$$\gamma_2(\ell(t)) = \Delta_2(\ell(t), \tau(j_1 \ell_1(t)))$$

are sections for \widehat{p} and $\Lambda_1(t, \gamma_1(\ell(t))) = \Lambda_1(t, \gamma_2(\ell(t)))$ because

$$\Lambda_1(t, \Delta_1(\ell(t), \tau(j_1 \ell_1(t)))) = \Lambda_1(t, \Delta_2(\ell(t), \tau(j_1 \ell_1(t))))$$

for each $t \in T$. Lema 1 allows us to conclude that $\gamma_1 = \gamma_2$. Then $\gamma_1(\ell(t_0)) = \gamma_2(\ell(t_0))$, thus $\Delta_1(\ell(t_0), a) = \Delta_2(\ell(t_0), a)$ hence $\Delta_1 = \Delta_2$. We have shown that (ℓ_1, Λ_1) is an epimorphism. \square

It remains to be seen that there exists a monomorphism $(\ell_2, \Lambda_2) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \ell(T)) \rightarrow (F, q, S)$ such that $(\ell_2, \Lambda_2) \circ (\ell_1, \Lambda_1) = (\ell, \Lambda)$.

Consider the inclusion function $\ell_2 : \ell(T) \rightarrow S$. For each $a \in F$ choose a section α^a for q such that $\alpha^a(q(a)) = a$. Define $\Lambda_2 : F_{\ell_2} \rightarrow \widehat{E}$ by $\Lambda_2(\ell(t), a) = [\alpha^a]_{\ell(t)}$. Suppose that $\alpha^a(q(a)) = \beta(q(a)) = a$. There exists a neighborhood V of $q(a) = \ell(t)$ such that $\alpha^a(s) = \beta(s)$ for each $s \in V$. Let $t' \in \ell^{-1}(V)$. We have that $\alpha^a(t') = \Lambda(t', \alpha^a(\ell(t'))) = \Lambda(t', \beta(\ell(t'))) = \beta_\Lambda(t')$. This

implies that $[\alpha_\Lambda^a]_{\ell(t)} = [\beta_\Lambda]_{\ell(t)}$ and consequently Λ_2 is a well defined function. Now we prove that Λ_2 is a continuous function. Given $(\ell(t_0), a) \in F_{\ell_2}$, the range of $\widehat{\alpha_\Lambda^a}|_U$ where U is an open neighborhood of $\ell(t_0)$ is a basic neighborhood of $[\alpha_\Lambda^a]_{\ell(t_0)}$ in E . Let $(\ell(t), b)$ be a pair such that $q(b) = \ell(t)$, $\ell(t) \in U$ and $b = \alpha^a(\ell(t))$. Let α^b a section for q such that $\alpha^b(q(b)) = b$. Since $\alpha^a(\ell(t)) = \alpha^b(\ell(t))$ there exists a neighborhood V of $\ell(t)$ such that $V \subset U$ and $\alpha^a(s) = \alpha^b(s)$ for every $s \in V$. If $r \in \ell^{-1}V$ then $\alpha_\Lambda^a(r) = \alpha_\Lambda^b(r)$. Thus $[\alpha_\Lambda^a]_{\ell(t_0)} = [\alpha_\Lambda^b]_{\ell(t_0)}$. We conclude that $\Lambda_2(\ell(t), b)$ is in the range of $\widehat{\alpha_\Lambda^a}|_U$. Then Λ_2 is continuous.

We have that (ℓ_2, Λ_2) is a morphism in \mathfrak{S} that is a monomorphism is due to the fact that ℓ_2 is an injection and Λ_2 is a surjection.

On the other hand, $\ell_2\ell_1 = \ell$ and if $\Delta : F_{\ell_2\ell_1} \rightarrow E$ is defined by $(t, a) = \Lambda_1(t, \Lambda_2(\ell_1(t), a))$ for each $(t, a) \in F_{\ell_2\ell_1}$ then

$$\begin{aligned}\Delta(t, a) &= \Lambda_1(t, [\alpha_\Lambda^a]_{\ell(t)}) = \alpha_\Lambda^a(t) \\ &= \Lambda(t, \alpha^a(\ell(t))) = \Lambda(t, a).\end{aligned}$$

We have proved that the morphism (ℓ, Λ) can be factored through an epimorphism and a monomorphism: $(\ell, \Lambda) = (\ell_2\ell_1, \Delta) = (\ell_2, \Lambda_2) \circ (\ell_1, \Lambda_1)$.

To apply the theory of M. M. Clementino, E. Giuli and W. Tholen [3], we ought to define classes \mathcal{M} and \mathcal{E} of monomorphisms and epimorphisms in a suitable manner.

Let \mathcal{M} be the set of all the monomorphisms $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ of \mathfrak{S} such that ℓ is an embedding (homeomorphism onto its image) and Λ is a surjection and let \mathcal{E} be the set of all the epimorphisms $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ of \mathfrak{S} such that, if $(a, b) \in F \setminus F$ and $a \neq b$ then for each $V \in \mathcal{V}(q(a))$ there is $r \in \ell^{-1}(V)$ such that $\alpha_\Lambda^a(r) \neq \alpha_\Lambda^b(r)$ for some α^a and some α^b in $\Gamma(q)$ with $\alpha^a(\ell(t)) = a$ and $\alpha^b(\ell(t)) = b$.

Note that $(\ell_1, \Lambda_1) \in \mathcal{E}$ and $(\ell_2, \Lambda_2) \in \mathcal{M}$. In this case we say that the morphism (ℓ, Λ) has an $(\mathcal{E}, \mathcal{M})$ -factorization.

Furthermore if (E, p, T) , (F, q, S) , (E^*, p^*, q^*) and (F^*, q^*, S^*) are sheaves of sets, if

$$(\ell_1, \Lambda_1) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$$

is in \mathcal{E} , if

$$(\ell^*_2, \Lambda_2^*) : (E^*, p^*, T^*) \rightarrow (F^*, q^*, S^*)$$

is in \mathcal{M} and if (ℓ^*_1, Λ_1^*) and (ℓ_2, Λ_2) are morphisms such that the diagram

$$\begin{array}{ccc} (E, p, T) & \xrightarrow{(\ell_1, \Lambda_1)} & (F, q, S) \\ (\ell^*_1, \Lambda_1^*) \downarrow & & \downarrow (\ell_2, \Lambda_2) \\ (E^*, p^*, T^*) & \longrightarrow & (F^*, q^*, S^*) \\ & (\ell^*_2, \Lambda_2^*) & \end{array}$$

commutes, then there exists a unique morphism

$$(\ell^b, \Lambda^b) : (F, q, S) \rightarrow (E^*, p^*, T^*)$$

such that the diagram

$$\begin{array}{ccc} (E, p, T) & \xrightarrow{(\ell_1, \Lambda_1)} & (F, q, S) \\ (\ell^*_1, \Lambda_1^*) \downarrow & \nearrow (\ell^b, \Lambda^b) & \downarrow (\ell_2, \Lambda_2) \\ (E^*, p^*, T^*) & \longrightarrow & (F^*, q^*, S^*) \\ & & (\ell^*_2, \Lambda_2^*) \end{array}$$

commutes. Hence $\ell^b(s) = \ell^*_1(t)$, where t is an element of T such that $\ell_1(t) = s$ and $\Lambda^b : E_{\ell^b}^* \rightarrow F$ is defined by $\Lambda^b(s, m^*) = \Lambda_2(s, a^*)$ where $a^* \in F^*$ is such that $m^* = \Lambda_2^*(\ell^b(s), a^*)$ [5]. Note that $\ell^*_2(\ell^b(s)) = \ell_2(s) = q^*(a)$. The property above shows that the $(\mathcal{E}, \mathcal{M})$ -factorizations are essentially unique [1]. Then the pair $(\mathcal{E}, \mathcal{M})$ is a proper system of factorization of morphisms in \mathfrak{S} [1].

Definition. Consider a category \mathcal{X} with a proper factorization system for morphisms $(\mathcal{E}, \mathcal{M})$. For every object X , the class $\text{sub}(X)$ of all morphisms in \mathcal{M} with codomain X is preordered by the relation $m \leq n$ if and only if there is a morphism j such that $n \circ j = m$. We write $m \cong n$ if $m \leq n$ and $n \leq m$. If $f : X \rightarrow A$ is a morphism and $m \in \text{sub}(X)$ then we denote the \mathcal{M} -part in the $(\mathcal{E}, \mathcal{M})$ -factorization of $f \circ m$ by $f(m)$.

Definition. A closure operator c of \mathcal{X} with respect to \mathcal{M} [3] is given by a family of functions $c_X : \text{sub}(X) \rightarrow \text{sub}(X)$ ($X \in \mathcal{X}$) such that

- (1) c is extensive ($m \leq c_X(m)$ for all $m \in \text{sub}(X)$);
- (2) c is monotone (If $m \leq n$ then $c_X(m) \leq c_X(n)$ for all $m, n \in \text{sub}(X)$);
- (3) every morphism $f : X \rightarrow Y$ is c -continuous, that is: $f(c_X(m)) \leq c_Y(f(m))$ for all $m \in \text{sub}(X)$.

Consider again the Category \mathfrak{S} of Sheaves of Sets. Take two sheaves of sets (E, p, T) and (F, q, S) and suppose that

$$(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$$

belongs to $\text{sub}(F, q, S)$. Consider the sheaf $(\widehat{E}, \widehat{p}, \overline{\ell(T)})$ obtained by germination over $\overline{\ell(T)}$ from the function p , the set of all sections α_Λ such that α is a global section for q and the function ℓ , and consider the morphism

$$(\bar{\ell}, \bar{\Lambda}) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \overline{\ell(T)}) \rightarrow (F, q, S)$$

defined by $\bar{\ell}(s) = s$ and $\bar{\Lambda}(s, a) = [\alpha_\Lambda^a]_s$ for $\alpha^a \in \Gamma(q)$ such that $\alpha^a(q(a)) = a$. This is a monomorphism that belongs to $\text{sub}(F, q, S)$.

Consider $c_{(F, q, S)} : \text{sub}(F, q, S) \rightarrow \text{sub}(F, q, S)$ given by $c_{(F, q, S)}(\ell, \Lambda) = (\bar{\ell}, \bar{\Lambda})$. The family of functions $c_{(F, q, S)}$, where (F, q, S) is a sheaf of sets equipped with a full set of global sections, defines a closure operator of \mathfrak{S} with respect to \mathcal{M} . Indeed:

(1) Let $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ be an monomorphism in $\text{sub}(F, q, S)$. Then $c_{(F, q, S)}(\ell, \Lambda) = (\bar{\ell}, \bar{\Lambda})$. Consider the morphism $(\widehat{\ell}, \widehat{\Lambda}) : (E, p, T) \rightarrow (\widehat{E}, \widehat{p}, \overline{\ell(T)})$ defined by $\widehat{\ell}(t) = \ell(t)$ and $\widehat{\Lambda}(t, [\alpha_\Lambda]_{\ell(t)}) = \alpha_\Lambda(t)$. It follows that $(\bar{\ell}, \bar{\Lambda}) \circ (\widehat{\ell}, \widehat{\Lambda}) = (\ell, \Lambda)$. Hence $(\ell, \Lambda) \leq (\bar{\ell}, \bar{\Lambda}) = (\ell, \Lambda)$.

(2) Suppose that $(\ell_1, \Lambda_1) : (E_1, p_1, T_1) \rightarrow (F, q, S)$, $(\ell_2, \Lambda_2) : (E_2, p_2, T_2) \rightarrow (F, q, S)$ belong to $\text{sub}(F, q, S)$ and $(\ell_1, \Lambda_1) \leq (\ell_2, \Lambda_2)$. Let

$$(\ell, \Lambda) : (E_1, p_1, T_1) \rightarrow (E_2, p_2, T_2)$$

be a morphism such that $(\ell_2, \Lambda_2) \circ (\ell, \Lambda) = (\ell_1, \Lambda_1)$. Then $\ell_2 \ell = \ell_1$ and therefore $\ell_1(T_1) = \ell_2(\ell(T_1))$ is a subset of $\ell_2(T_2)$. Define the morphism

$$(\bar{\ell}, \bar{\Lambda}) : (\widehat{E}_1, \widehat{p}_1, \overline{\ell_1(T_1)}) \rightarrow (\widehat{E}_2, \widehat{p}_2, \overline{\ell_2(T_2)})$$

by $\bar{\ell}(s) = s$ and $\bar{\Lambda}(s, [\alpha_{\Lambda_2}]_s) = [\alpha_{\Lambda_1}]_s$. Note that if $\beta_{\Lambda_2} \in [\alpha_{\Lambda_2}]_s$ there is a neighborhood V of s such that $\beta_{\Lambda_2}(r) = \alpha_{\Lambda_2}(r)$ for each $r \in \ell_2^{-1}(V)$. In other words, $\Lambda_2(r, \beta(\ell_2(r))) = \Lambda_2(r, \alpha(\ell_2(r)))$ for each $r \in \ell_2^{-1}(V)$. Let $r \in \ell_1^{-1}(V)$, then $\ell_1(r) \in V$, thus $\ell_2(\ell(r)) \in V$, hence $\ell(r) \in \ell_2^{-1}(V)$, therefore

$$\Lambda_2(\ell(r), \beta(\ell_2(\ell(r)))) = \Lambda_2(\ell(r), \alpha(\ell_2(\ell(r)))).$$

This means that $\Lambda_2(\ell(r), \beta(\ell_1(r))) = \Lambda_2(\ell(r), \alpha(\ell_1(r)))$. We have that

$$\begin{aligned} \beta_{\Lambda_1}(r) &= \Lambda_1(r, \beta(\ell_1(r))) = \Lambda(r, \Lambda_2(\ell(r), \beta(\ell_1(r)))) \\ &= \Lambda(r, \Lambda_2(\ell(r), \alpha(\ell_1(r)))) = \Lambda_1(r, \alpha(\ell_1(r))) \\ &= \alpha_{\Lambda_1}(r). \end{aligned}$$

Then $[\beta_{\Lambda_1}]_s = [\alpha_{\Lambda_1}]_s$.

On the other hand a basic neighborhood of $[\alpha_{\Lambda_1}]_s$ contains the range of $\widehat{\alpha}_{\Lambda_1} \upharpoonright_V$ where V is a neighborhood of s . If W is the range of $\widehat{\alpha}_{\Lambda_2} \upharpoonright_V$ then $(V \times W) \cap \widehat{E}_{2\bar{\ell}}$ is a basic neighborhood of $(s, [\alpha_{\Lambda_2}]_s)$ and if $(r, [\alpha_{\Lambda_2}]_r) \in (V \times W) \cap \widehat{E}_{2\bar{\ell}}$ then $\bar{\Lambda}(r, [\alpha_{\Lambda_2}]_r) = [\alpha_{\Lambda_1}]_r$ is in the range of $\widehat{\alpha}_{\Lambda_1} \upharpoonright_V$ so $\bar{\Lambda}$ is continuous.

Furthermore, $\overline{\ell_2 \ell} = \overline{\ell_1}$ and if $(s, a) \in F_{\overline{\ell_1}}$ then

$$\begin{aligned} \bar{\Lambda}(s, \overline{\ell_2}(\bar{\ell}(s), a)) &= \bar{\Lambda}(s, \overline{\ell_2}(s, a)) = \bar{\Lambda}(s, [\alpha_{\Lambda_2}^a]_s) \\ &= [\alpha_{\Lambda_1}^a]_s = \overline{\Lambda_1}(s, a) \end{aligned}$$

then $(\overline{\ell_2}, \overline{\Lambda_2}) \circ (\bar{\ell}, \bar{\Lambda}) = (\overline{\ell_1}, \overline{\Lambda_1})$. We conclude that $(\overline{\ell_1}, \overline{\Lambda_1}) \leq (\overline{\ell_2}, \overline{\Lambda_2})$.

(3) Let $(\delta, \Delta) : (F, q, S) \rightarrow (G, \rho, R)$ be a morphism and let $(\ell, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ in $\text{sub}(F, q, S)$. Consider the morphism

$$c_{(F, q, S)}(\ell, \Lambda) = (\bar{\ell}, \bar{\Lambda}) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \overline{\ell(T)}) \rightarrow (F, q, S)$$

where $(\widehat{E}, \widehat{p}, \overline{\ell(T)})$ is the sheaf constructed by germination over $\overline{\ell(T)}$ from the function p , the set of all sections α_Λ , where $\alpha \in \Gamma(q)$, and the function ℓ . Denote the elements of \widehat{E} by $[\alpha_\Lambda]_s$, where $\alpha \in \Gamma(q)$ and $s \in \overline{\ell(T)}$. Let $(\delta, \Delta) \circ (\bar{\ell}, \bar{\Lambda}) = (\delta\bar{\ell}, \Phi) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \overline{\ell(T)}) \rightarrow (G, \rho, R)$ then $\Phi : G_{\delta\bar{\ell}} \rightarrow \widehat{E}$ is defined by $\Phi(s, m) = \bar{\Lambda}(s, \Delta(\bar{\ell}(s), m))$. Now let $(\theta, \Theta) : (\widehat{E}^\dagger, \widehat{p}^\dagger, \delta(\overline{\ell(T)})) \rightarrow (G, \rho, R)$ be the \mathcal{M} -part of the $(\mathcal{E}, \mathcal{M})$ -factorization of $(\delta\bar{\ell}, \Phi)$, where $(\widehat{E}^\dagger, \widehat{p}^\dagger, \delta(\overline{\ell(T)}))$ is the sheaf constructed by germination over $\delta(\overline{\ell(\ell(T))}) = \delta(\overline{\ell(T)})$ from the function \widehat{p} , the set of all sections γ_Φ where $\gamma \in \Gamma(\rho)$ and the function $\delta\bar{\ell}$. Denote the elements of \widehat{E}^\dagger by $[\gamma_\Phi]_r^\dagger$ where $\gamma \in \Gamma(\rho)$ and $r \in \delta(\overline{\ell(T)})$. Therefore $\theta : \delta(\overline{\ell(T)}) \rightarrow R$ is defined by $\theta(r) = r$ and $\Theta : G_\theta \rightarrow \widehat{E}^\dagger$ is defined by $\Theta(r, m) = [\gamma_\Phi^m]_r^\dagger$ where γ^m is a global section for ρ such that $\gamma^m(\rho(m)) = m$. Consider the morphism $(\delta, \Delta) \circ (\ell, \Lambda) = (\delta\ell, \Phi_1) : (E, p, T) \rightarrow (G, \rho, R)$ and let $(\theta_1, \Theta_1) : (E^\S, p^\S, \delta(\overline{\ell(T)})) \rightarrow (G, \rho, R)$ be the \mathcal{M} -part of the $(\mathcal{E}, \mathcal{M})$ -factorization of $(\delta\ell, \Phi_1)$. Therefore $(E^\S, p^\S, \delta(\overline{\ell(T)}))$ is the sheaf constructed by germination over $\delta(\overline{\ell(T)})$ from the function p , the set of all sections γ_{Φ_1} where $\gamma \in \Gamma(\rho)$ and the function $\delta\ell$. Denote the elements of E^\S by $[\gamma_{\Phi_1}]_r^\S$ where $\gamma \in \Gamma(\rho)$ and $r \in \delta(\overline{\ell(T)})$. We have that $\theta_1 : \delta(\overline{\ell(T)}) \rightarrow R$ is defined by $\theta_1(r) = r$ and $\Theta_1 : G_{\theta_1} \rightarrow E^\S$ is defined by $\Theta_1(r, m) = [\gamma_{\Phi_1}^m]_r^\S$ where $\gamma^m \in \Gamma(\rho)$ is a global section such that $\gamma^m(\rho(m)) = m$. Now consider the morphism

$$c_{(G, \rho, R)}(\theta_1, \Theta_1) =$$

$$= (\overline{\theta_1}, \overline{\Theta_1}) : (E^{\S^\#}, p^{\S^\#}, \overline{\delta(\overline{\ell(T)})}) \rightarrow (G, \rho, R)$$

where $(E^{\$}^{\#}, p^{\$}^{\#}, \overline{\delta\ell(T)})$ is the sheaf constructed by germination over $\overline{\delta\ell(T)}$ from the function $p^{\$}$, the set of all sections γ_{Θ_1} where $\gamma \in \Gamma(\rho)$ and the function θ_1 . Denote the elements of $E^{\$}^{\#}$ by $[\gamma_{\Theta_1}]_r^{\#}$ where $\gamma \in \Gamma(\rho)$ and $r \in \overline{\delta\ell(T)}$. Then $\overline{\theta_1} : \overline{\delta\ell(T)} \rightarrow R$ is defined by $\overline{\theta_1}(r) = r$ and $\overline{\Theta_1} : G_{\overline{\theta_1}} \rightarrow E^{\$}^{\#}$ is defined by $\overline{\Theta_1}(r, m) = [\gamma^m]_{\Theta_1}^{\#}$ where $\gamma^m \in \Gamma(\rho)$ is such that $\gamma^m(\rho(m)) = m$.

In order to show that the morphism (δ, Δ) is c -continuous, we claim that exists a morphism

$$(\varphi, \Omega) : (\widehat{E}^{\dagger}, \widehat{p}^{\dagger}, \delta(\overline{\ell(T)})) \rightarrow (E^{\$}^{\#}, p^{\$}^{\#}, \overline{\delta\ell(T)})$$

such that $(\overline{\theta_1}, \overline{\Theta_1}) \circ (\varphi, \Omega) = (\theta, \Theta)$. This would prove that $(\theta, \Theta) \leq (\overline{\theta_1}, \overline{\Theta_1})$.

Define $\varphi : \delta(\overline{\ell(T)}) \rightarrow \overline{\delta\ell(T)}$ by $\varphi(r) = r$ and $\Omega : E^{\$}_{\varphi} \rightarrow \widehat{E}^{\dagger}$ by $\Omega(r, [\gamma_{\Theta_1}]_r^{\#}) = [\gamma_{\Phi_1}]_r^{\dagger}$. To show that Ω is well defined, consider a global section μ for ρ such that $[\gamma_{\Theta_1}]_r^{\#} = [\mu_{\Theta_1}]_r^{\#}$. We claim that $[\gamma_{\Phi_1}]_r^{\dagger} = [\mu_{\Phi_1}]_r^{\dagger}$. There exists an open neighborhood W of r in $\overline{\delta\ell(T)}$ such that $\gamma_{\Theta_1}(r') = \mu_{\Theta_1}(r')$ for each $r' \in \theta^{-1}(W) = W \cap \delta(\ell(T))$. Then $\Theta_1(r', \gamma(\theta_1(r'))) = \Theta_1(r', \mu(\theta_1(r')))$ for each $r' \in W \cap \delta(\ell(T))$. Therefore $[\gamma_{\Phi_1}]_{r'}^{\dagger} = [\mu_{\Phi_1}]_{r'}^{\dagger}$, for each $r' \in W \cap \delta(\ell(T))$.

Let V be an open neighborhood of r in R such that $V \cap \overline{\delta\ell(T)} = W$ and take $s \in (\delta\ell)^{-1}(V)$. Then

$$\begin{aligned} \gamma_{\Phi}(s) &= \Phi(s, \gamma(\delta(\overline{\ell}(s)))) = \overline{\Lambda}(s, \Delta(\overline{\ell}(s), \gamma(\delta(\overline{\ell}(s))))) \\ &= \overline{\Lambda}(s, \gamma_{\Delta}(\overline{\ell}(s))) = [(\gamma_{\Delta})_{\Lambda}]_s \end{aligned}$$

and

$$\begin{aligned} \mu_{\Phi}(s) &= \Phi(s, \mu(\delta(\overline{\ell}(s)))) = \overline{\Lambda}(s, \Delta(\overline{\ell}(s), \mu(\delta(\overline{\ell}(s))))) \\ &= \overline{\Lambda}(s, \mu_{\Delta}(\overline{\ell}(s))) = [(\mu_{\Delta})_{\Lambda}]_s. \end{aligned}$$

To verify that $[(\gamma_{\Delta})_{\Lambda}]_s = [(\mu_{\Delta})_{\Lambda}]_s$, consider

$$t \in \ell^{-1}((\delta\ell)^{-1}(V)).$$

We have that $t \in \ell^{-1}((\overline{\ell})^{-1}(\delta^{-1}(V)))$, therefore

$$\delta(\ell(t)) \in V \cap \overline{\delta\ell(T)} = W,$$

then $[\gamma_{\Phi_1}]_{\delta(\ell(t))}^{\#} = [\mu_{\Phi_1}]_{\delta(\ell(t))}^{\#}$. This implies $\gamma_{\Phi_1}(t) = \mu_{\Phi_1}(t)$, then

$$\Phi_1(t, \gamma(\delta(\ell(t)))) = \Phi_1(t, \mu(\delta(\ell(t)))),$$

therefore

$$\Lambda(t, \Delta(\ell(t), \gamma(\delta(\ell(t))))) = \Lambda(t, \Delta(\ell(t), \mu(\delta(\ell(t))))),$$

then

$$\Lambda(t, \gamma_{\Delta}(\ell(t))) = \Lambda(t, \mu_{\Delta}(\ell(t)))$$

and $(\gamma_{\Delta})_{\Lambda}(t) = (\mu_{\Delta})_{\Lambda}(t)$. This implies that $[(\gamma_{\Delta})_{\Lambda}]_s = [(\mu_{\Delta})_{\Lambda}]_s$, then $[\gamma_{\Phi}]_r^{\dagger} = [\mu_{\Phi}]_r^{\dagger}$. We conclude that Ω is well defined. The continuity of Ω is straightforward and the pair (φ, Ω) is a morphism in \mathfrak{S} such that $(\overline{\theta_1}, \overline{\Theta_1}) \circ (\varphi, \Omega) = (\theta, \Theta)$. It follows that $(\theta, \Theta) \leq (\overline{\theta_1}, \overline{\Theta_1})$.

Definition. Let c be a closure operator of a category \mathcal{X} with respect to \mathcal{M} . An object $A \in \mathcal{X}$ is c -Hausdorff if $u \circ c_X(m) = v \circ c_X(m)$ for all $u, v : X \rightarrow A$ and all $m \in \text{sub}(X)$ such that $u \circ m = v \circ m$.

Remark. In the Category of Topological Spaces and continuous functions with the usual closure c , the c -Hausdorff objects are the Hausdorff spaces. Consider the Category \mathfrak{S} of Sheaves of Sets with the closure operator c defined above. If the sheaf of sets (E, p, T) is a c -Hausdorff object of \mathfrak{S} then T is a Hausdorff space, indeed, if $u, v : X \rightarrow T$ are continuous functions and if $m : Z \rightarrow X$ is an embedding such that $um = vm$, then take the trivial sheaves of sets (X, id_X, X) and (Z, id_Z, Z) and the functions $\Lambda_1 : E_u \rightarrow X, \Lambda_2 : E_v \rightarrow X$ and $\Delta : M_m \rightarrow Z$ defined by $\Lambda_1(x, a) = x, \Lambda_2(x, a) = x$ and $\Delta(z, x) = z$. It is apparent that $(u, \Lambda_1), (v, \Lambda_2) : (X, id_X, X) \rightarrow (E, p, T)$ are morphisms of \mathfrak{S} , that

$$(m, \Delta) : (Z, id_Z, Z) \rightarrow (X, id_X, X)$$

belongs to $\text{sub}(X, id_X, X)$ and that $(u, \Lambda_1) \circ (m, \Delta) = (v, \Lambda_2) \circ (m, \Delta)$. Therefore $(u, \Lambda_1) \circ c_{(X, id_X, X)}(m, \Delta) = (v, \Lambda_2) \circ c_{(X, id_X, X)}(m, \Delta)$, then $u\overline{m} = v\overline{m}$, where \overline{m} is the injection of $\overline{m}(Z)$ into X . Thus T is a Hausdorff space. \square

Definition. Let c be a closure operator of a category \mathcal{X} with respect to \mathcal{M} . A morphism $f : X \rightarrow Y$ is c -preserving if $f(c_X(m)) \cong c_Y(f(m))$ for all $m \in \text{sub}(X)$.

Definition. Let c be a closure operator of a category \mathcal{X} with respect to \mathcal{M} . An object $X \in \mathcal{X}$ is c -compact if the product proyection $p_Y : X \times Y \rightarrow Y$ is c -preserving for every object $Y \in \mathcal{X}$.

Remark. In the Category \mathfrak{S} of Sheaves of Sets with the closure operator c defined above, if the sheaf of sets (E, p, T) is a c -compact object of \mathfrak{S} then T is a compact space in the Category of topological spaces and continuous function with the usual closure [5].

6. Stone-Čech compactification of a sheaf of sets

If F denotes the Forgetful Functor from the Category \mathcal{C} of Compact Hausdorff Spaces (and continuous maps) to the Category \mathcal{T} of Topological Spaces and if X denotes an arbitrary topological space, there exists a celebrated universal arrow $(e, \beta(X))$ from X to F known as the Stone-Čech compactification of X . To generalize this universal arrow we take in place of F the Forgetful Functor from the Category of Sheaves of Sets having Compact Hausdorff Base Space (and appropriately defined morphisms) to the Category of Sheaves of Sets and in place of X we take an arbitrary sheaf of sets.

Let (E, p, T) be a sheaf of sets with a full set of global sections. Let $e : T \rightarrow \beta(T)$ be the canonical function and Σ be the set of all the global sections for p . Let $(\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T))$ be the sheaf of sets obtained by germination from the function p , the family Σ and the function e . The sheaf $(\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T))$ is c -Hausdorff and c -compact. Furthermore if (F, q, S) is a c -Hausdorff and c -compact object of \mathfrak{S} and if $(\ell, \Delta) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ is a morphism, then there exists a unique morphism $(\widehat{\ell}, \Omega) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T)) \rightarrow (F, q, S)$ such that the diagram

$$\begin{array}{ccc} (E, p, T) & \xrightarrow{(\ell, \Delta)} & (F, q, S) \\ (e, \Lambda) \searrow & & \nearrow (\widehat{\ell}, \Omega) \\ (\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T)) & & \end{array}$$

commutes. Indeed, since (F, q, S) is c -Hausdorff and c -compact, the topological space S is Hausdorff and compact and since ℓ is continuous there exists a unique continuous function $\widehat{\ell} : \beta(T) \rightarrow S$ such that $\widehat{\ell}e = \ell$. Consider the set $F_{\widehat{\ell}} = \{(k, a) \in \beta(T) \times F : \widehat{\ell}(k) = q(a)\}$. For each $(k, a) \in F_{\widehat{\ell}}$ let α^a a global section for q such that $\alpha^a(q(a)) = a$ and let α_{Δ}^a the section for p defined by $\alpha_{\Delta}^a(t) = \Delta(t, \alpha^a(\ell(t)))$. Define $\Omega : F_{\widehat{\ell}} \rightarrow \widehat{E}$ by $\Omega(k, a) = [\alpha_{\Delta}^a]_k$. Consider $(k, a) \in F_{\widehat{\ell}}$ and let β^a be another global section for q such that $\beta^a(q(a)) = a$. We claim that $[\alpha_{\Delta}^a]_k = [\beta_{\Delta}^a]_k$. There exists a neighborhood V of $q(a)$ such that $\alpha^a(s) = \beta^a(s)$ for each $s \in V$ and $\widehat{\ell}^{-1}(V)$ is a neighborhood of k . Let $t \in e^{-1}(\widehat{\ell}^{-1}(V))$, then $t \in \ell^{-1}(V)$, thus $\ell(t) \in V$, hence $\alpha_{\Delta}^a(t) = \Delta(t, \alpha^a(\ell(t))) = \Delta(t, \beta^a(\ell(t))) = \beta_{\Delta}^a(t)$ and it follows that $[\alpha_{\Delta}^a]_k = [\beta_{\Delta}^a]_k$. On the other hand $\widehat{p}(\Omega(k, a)) = \widehat{p}([\alpha_{\Delta}^a]_k) = k$ for each $(k, a) \in F_{\widehat{\ell}}$. To see that $(\widehat{\ell}, \Omega) \circ (e, \Lambda) = (\ell, \Delta)$, let $(\widehat{\ell}e, \Delta') = (\widehat{\ell}, \Omega) \circ (e, \Lambda)$ where $\Delta' : F_{\widehat{\ell}e} \rightarrow E$ is defined by $\Delta'(t, a) = \Lambda(t, \Omega(e(t), a))$. We have

$$\begin{aligned} \Delta'(t, a) &= \Lambda(t, \Omega(e(t), a)) = \Lambda(t, [\alpha_{\Delta}^a]_{e(t)}) \\ &= \alpha_{\Delta}^a(t) = \Delta(t, \alpha^a(\ell(t))) \\ &= \Delta(t, \alpha^a(q(a))) = \Delta(t, a) \end{aligned}$$

and since $\widehat{\ell}e = \ell$ then $(\widehat{\ell}, \Omega) \circ (e, \Lambda) = (\ell, \Delta)$. Now to establish the uniqueness of $(\widehat{\ell}, \Omega)$, suppose that $(\widehat{\ell}_1, \Omega_1) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T)) \rightarrow (F, q, S)$ is a second morphism such that $(\widehat{\ell}_1, \Omega_1) \circ (e, \Lambda) = (\ell, \Delta)$. Then $\widehat{\ell}_1 = \widehat{\ell}$ because $\widehat{\ell}_1e = \ell$. For $(k, a) \in F_{\widehat{\ell}}$, let τ be a global section for p (depending on k and a) such that $[\tau]_k = \Omega_1(k, a)$. Note that $\Omega_1(k, a) = \Omega_1(k, \alpha^a(\widehat{\ell}_1(k))) = \alpha_{\Omega_1}^a(k)$. Then $[\tau]_k = \alpha_{\Omega_1}^a(k)$. To show that $\Omega(k, a) = \Omega_1(k, a)$ it suffices to

verify that $[\alpha_{\Delta}^a]_k = [\tau]_k$. If $t \in T$ then

$$\begin{aligned} \alpha_{\Delta}^a(t) &= \Delta(t, \alpha^a(\ell(t))) = \Lambda(t, \Omega_1(e(t), \alpha^a(\ell(t)))) \\ &= \Lambda(t, \Omega(e(t), \alpha^a(\ell(t)))), \end{aligned}$$

but

$$\begin{aligned} \Lambda(t, \Omega_1(e(t), \alpha^a(\ell(t)))) &= \Lambda(t, \Omega_1(e(t), \alpha^a(\widehat{\ell}_1(e(t))))) \\ &= \Lambda(t, \alpha_{\Omega_1}^a(e(t))) = (\alpha_{\Omega_1}^a)_{\Lambda}(t) \end{aligned}$$

and

$$\begin{aligned} \Lambda(t, \Omega(e(t), \alpha^a(\ell(t)))) &= \Lambda(t, \Omega(e(t), \alpha^a(\widehat{\ell}(e(t))))) \\ &= \Lambda(t, \alpha_{\Omega}^a(e(t))) = (\alpha_{\Omega}^a)_{\Lambda}(t), \end{aligned}$$

therefore $\alpha_{\Delta}^a(t) = (\alpha_{\Omega_1}^a)_{\Lambda}(t) = (\alpha_{\Omega}^a)_{\Lambda}(t)$, then $\alpha_{\Delta}^a = (\alpha_{\Omega_1}^a)_{\Lambda} = (\alpha_{\Omega}^a)_{\Lambda}$. We claim that $[(\alpha_{\Omega_1}^a)_{\Lambda}]_k = [\tau]_k$. Since $[\tau]_k = \widehat{\tau}(k) = \alpha_{\Omega_1}^a(k)$, there exists a neighborhood V of k such that $\widehat{\tau}(r) = \alpha_{\Omega_1}^a(r)$ for each $r \in V$. If $r \in e^{-1}(V)$ then

$$\begin{aligned} (\alpha_{\Omega_1}^a)_{\Lambda}(r) &= \Lambda(r, \alpha_{\Omega_1}^a(e(r))) = \Lambda(r, \widehat{\tau}(e(r))) \\ &= \Lambda(r, [\tau]_{e(r)}) = \tau(r). \end{aligned}$$

This implies that $[\tau]_k = [(\alpha_{\Omega_1}^a)_{\Lambda}]_k$. Therefore $[\alpha_{\Delta}^a]_k = [\tau]_k$ and $\Omega(k, a) = \Omega_1(k, a)$.

We have proven the following statement:

Theorem (Stone-Čech Compactification). *If (E, p, T) is an object of \mathfrak{S} , then there exist a c -Hausdorff and c -compact object $(\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T))$ of \mathfrak{S} and a morphism $(e, \Lambda) : (E, p, T) \rightarrow (\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T))$ in \mathfrak{S} such that if (F, q, S) is a c -Hausdorff and c -compact object of \mathfrak{S} and if $(\ell, \Delta) : (E, p, T) \rightarrow (F, q, S)$ is a morphism of \mathfrak{S} , then there exists a unique morphism $(\widehat{\ell}, \Omega) : (\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T)) \rightarrow (F, q, S)$ of \mathfrak{S} such that $(\widehat{\ell}, \Omega) \circ (e, \Lambda) = (\ell, \Delta)$.*

The pair $((e, \Lambda), (\widehat{E}, \widehat{p}, \beta(T)))$ is called the Stone-Čech compactification of the sheaf of sets (E, p, T) .

The first author has obtained a generalized version of the above development for the Category of Uniform Bundles [5].

References

- [1] J. Adámek et al, *Abstract and Concrete Categories. The Joy of Cats*, Wiley & Sons, (1990).
- [2] S. Bautista & J. Varela, *On the co-completeness of the category of Hausdorff uniform spaces*, Rev. Colombiana Mat. 21 (1997), 109–114.
- [3] M. M. Clementino, E. Giuli & W. Tholen *Topology in a Category: Compactness*, Portugalae Mathematica 53 (Fasc. 4) (1996).
- [4] R. De Castro & J. Varela, *Germination in bundles of uniform spaces*, Rev. Colombiana Mat. 24 (1990), 103–112.
- [5] C. M. Neira, *Sobre Campos de Espacios Uniformes*, Doctoral Dissertation, Universidad Nacional de Colombia, to appear.
- [6] J. Varela, *On the existence of uniform bundles*, Rev. Colombiana Mat. 24 (1995), 95–101.

UN NUEVO GENERO DE UREDINALES SOBRE FILICES, CON IMPLICACIONES TAXONOMICAS SOBRE TODO EL ORDEN

por

Pablo Buriticá¹ & Paola A. Rodríguez²

Resumen

Buriticá P. & P.A. Rodríguez: Un nuevo género de Uredinales sobre filices, con implicaciones taxonómicas sobre todo el orden. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24** (90): 111-115, 2000. ISSN 0370-3908.

Se presenta la descripción de una nueva especie de Uredinales, sobre Filices, que ha dado lugar a postular un nuevo género y una nueva familia.

Palabras claves: Uredinales, familias, Filices.

Abstract

A new species of Uredinales, found on ferns, is described, requiring a new genus and new family.

Key words: Uredinales, families, Filices.

Introducción

Las nuevas colecciones de uredinales provenientes de las regiones tropicales de Sudamérica, han permitido encontrar individuos con características sorprendentes en su morfología, ciclos de vida y hospedantes, a la vez que muestran el deficiente conocimiento del universo de los uredinales, (particularmente, en los sitios apartados de los trópicos) y las limitaciones de las teorías vigentes sobre clasificación, evolución y filogenia, que han sido elaboradas en países de clima templado y como resultado del "buen" conocimiento de su flora local.

Los uredinales sobre los filices (helechos) presentan una serie de características morfológicas, que normalmente son interpretadas, como ancestrales con respecto de las encontradas sobre hospedantes más evolucionados. De alguna manera, se consideran como "fósiles vivientes" y como punto de partida de la historia evolutiva y filogenética de las familias, géneros y especies, que conforman el orden Uredinales.

En este trabajo se registra el hallazgo, en la región tropical Colombiana, del estado perfecto (teliospórico) de una especie anamórfica que corresponde al género-

¹ Profesor Titular. Universidad Nacional de Colombia. Medellín.

² Estudiante Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Medellín. e-mail: gsvunal@perseus.unalmed.edu.co

forma, *Calidion* Sydow, que había sido descrito desde 1919 y que está conformado por sólo dos especies (*C. lindsaeae* (Hennings) Sydow y *C. dumontiae* Buriticá) presentes en Sudamérica. La morfología, la ontogenia de los esporos y la posición del soro con respecto del tejido del hospedante, permiten tratarlo como una entidad no conocida previamente, con valor suficiente para proponer un nuevo género y postular una nueva familia dentro del Orden Uredinales.

Las colecciones estudiadas hacen parte del herbario Buriticá localizado en la ciudad de Medellín (Colombia); los estudios fueron hechos mediante cortes a "mano alzada" y las observaciones se realizaron con microscopía de luz tradicional a 40X.

Descripción genérica

Uncol Buriticá & Rodríguez, *genus novum*.

Spermogoniis subepidermalibus, in cavis stomatalis, hymenio concavo, sine sterilibus estructuris; tipus I (Hiratsuka & Hiratsuka, 1980). Anamorphiis supraestomataliis, paraphisatis, sporiis sessilibus, echinulatis; tipus *Calidion* Sydow (1919). Teleutosoriis suprastomatalibus, paraphisatis, teliosporiis unicellularibus, catenatis 2-3, sessilibus; poris germinantibus unicis. Basidiis externis.

Species typica: *Uncol diazii* Buriticá & Rodríguez, sobre Cyatheaceae, COLOMBIA, Caquetá.

Ciclo de vida (hipotético): Parcialmente expandido, con espermogonio, anamorfo y teliospоро. Autóico.

Espermogonio subepidermal, en la cavidad estomatal, himeno concavo, sin estructuras estériles; tipo 1 (Hiratsuka & Hiratsuka, 1980). Anamorfo supraestomatal, parafisado, esporos sésiles, equinulados; tipo *Calidion* Sydow (1919). Teliosoro supraestomatal, parafisado, teliosporos unicelulares, en cadena 2-3, sésiles; poro germinativo único. Basidio externo.

Etimología: Combinación de las siglas: UN, de la Universidad Nacional de Colombia y COL, asignada al Herbario Nacional Colombiano que funciona en la Universidad Nacional de Colombia, en su sede de Santafé de Bogotá.

El ligar estas dos siglas para erigir un género nuevo de Uredinales, es motivo de gran reconocimiento a dos grandes instituciones de la botánica y de la sistemática, en general, de Colombia.

Observaciones: la formación de los teliosporos en cadena, sésiles y emergiendo sobre el ostiolo del estoma en un soro que está rodeado de parafisos, lo hacen único

dentro de los Uredinales. Todos los demás géneros con soro supraestomatal presentan célula esporógena meristemática y teliosporos pedicelados con una o más celdas.

Uncol diazii Buriticá & Rodríguez, sp. nov. Fig. 1

TYPUS. Sobre: Cyatheaceae, COLOMBIA, Caquetá, 19 kms. desde Florencia en la vía a Altamira, ca. 700 m.s.n.m., 16 enero 1976, K.P. Dumont, P. Buriticá (76-171), J.L. Luteyn & L.A. Molina. En Herbario Buriticá (Medellín-Colombia).

Anamorfo: *Calidion dumontiae* Buriticá, Caldasia 12(57): 166. 1978.

Sobre: *Thelipteris (Meniscium)* sp., COLOMBIA, Meta, 25 kms. desde Granada hacia San Juan de Arama, ca. 730 m.s.n.m., 9 enero 1976, P. Buriticá 76-053, en herbario Buriticá (Medellín-Colombia).

Spermogoniis subepidermalibus, in cavis stomatalis, 32-38 X 38-45 μm , sine estructuriis sterilibus, typus 1 (Hiratsuka & Hiratsuka, 1980). Anamorphiis in maculis atro-fuscis vel ferrugineis, anamorphiis supraestomatalis, paraphycis, fasciculato-conexis, paululum curvis vel hamatis, 12-17 X 38-50 μm , cum apiculum subventrali, 10-15 μm ; pariete exteriore flavidus, 5-10 μm cr., interiore hyalino, 0.5-1 μm cr.; sporiis sessilibus, subglobosis, 15-23 X 21-28 μm , primo hyalinis dein castaneis; membrana hyalina, 0.5-1 μm cr., echinulata (*Calidion dumontiae* Buriticá, 1978). Teliosoriis hypophyllis, supraestomatalis, albidis vel flavidis; sporis catenatis, holoblastisis, primo obovoideis vel campanulatis, secundis cubicis, 13-20 X 10-23 μm , hyalinis; pariete 0.5-1 μm cr., incrassatis 2-5 μm in apice; poris germinantibus unicis, apicalis. Figura 1.

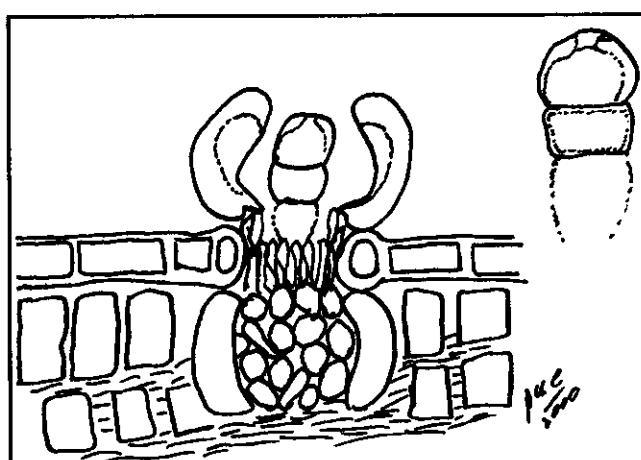


Figura 1. *Uncol diazii*. Buriticá & Rodríguez

Especímenes estudiados: sobre Filices, Cyatheaceae: COLOMBIA, Caquetá, 19 kms. desde Florencia hacia Altamira, ca. 700 m.s.n.m., 16 enero 1976, K.P. Dumont, P. Buriticá (76-171), J.L. Luteyn & L.A. Molina (Tipo *Uncol diazii*, en Herb. Buriticá, Medellín). Sobre: *Thelypteris* sp., misma localidad, P. Buriticá 76-172. Meta, 25 kms. desde Granada hacia San Juan de Arama, 800 m.s.n.m., 9 enero 1976, K.P. Dumont, P. Buriticá (76-053) & J.L. Luteyn (Tipo de *Calidion dumontiae* Buriticá, en Herb. Buriticá, Medellín).

El nombre de esta especie está dedicado al insigne científico de la botánica colombiana, Santiago Díaz-Piedrahita, eminente profesor de la Universidad Nacional de Colombia, en su sede de Santafé de Bogotá.

Consideraciones sobre clasificación

UNCOLEAE Buriticá, fam. nov.

Spermogoniis epiphylliis, cavidatis stomatalis delimitatis, hymenium concavo, sine esterillis structureae (typus I, Hiratsuka & Hiratsuka, 1980). *Anamorphis* (*Calidion* Sydow, 1919) supraestomatalis, parafisatis, sporis sessiliis, echinulatis. *Teleutosoriis supraestomataliis, parafisatiis; celula sporogeneis holoblastibus, sporis unicellularibus, 2-3 catenatis, sessiliis. Basidiis externis.*

Genus typicum: *Uncol* Buriticá & Rodríguez, sobre Cyatheaceae, COLOMBIA, Caquetá.

Consideraciones generales

La agrupación en familias dentro del orden Uredinales comienza a tener un uso rutinario debido al mayor número de colecciones estudiadas de diferentes sitios del globo (especialmente en el trópico), a la mejor conformación y coherencia de características con valor supragénérico y a la revisión taxonómica de grupos que las presentan (Buriticá, 1994). Sin embargo, el insuficiente número de colecciones provenientes de zonas alejadas e inhóspitas del globo (especialmente en Asia, África y Sur América) y el gran desconocimiento de la uredino-flora tropical, hacen que la separación en grandes grupos esté lejos de estar completa, y carezca de la coherencia debida, lo cual dificulta el estudio tanto los especialistas y usuarios como del público (especialmente fitopatólogos).

A los géneros de uredinales sobre filices (helechos), se les ha conferido gran importancia, debido a que, de alguna manera conforman el punto de partida de los eventos evolutivos morfológicos y de las relaciones Uredinales-hospedantes-ambiente. Según Cummins & Hiratsuka

(1983), se encuentran agrupados básicamente en la familia Pucciniastraceae (Arthur) Gaumann; siendo ellos: *Uredinopsis Magnus*, *Milesina Magnus* e *Hyalopsora Magnus*; la especie *Puccinia lygodii* Arthur ha sido ubicada en la familia Pucciniaceae Chevalier; y, el género *Desmella* Sydow, no se ha ubicado en ninguna de las familias postuladas, hasta 1983. Al género anamórfico *Calidion* Sydow, por ahora, no se le ha hecho ninguna consideración sobre sus afinidades filogenéticas. Es decir, las especies en los géneros con soros supraestomatales han presentado problemas para ser agrupados en las distintas familias.

La hipótesis sobre clasificación de los géneros de Uredinales con soros supraestomatales ha dado lugar a conjeturas y decisiones, hasta ahora, rechazadas o mal interpretadas. En un principio los géneros se agruparon conformando la tribu *Hemileiea* de la familia Pucciniaceae. Hipótesis que fue rechazada al no existir relación entre ellos y, sí, con algunos de sus afines con soros subepidermales en distintas familias. El agrupamiento de ellos se consideró superfluo y producto de una evolución convergente. Hasta el presente no se encuentra una clara posición taxonómica para la clasificación respecto a ellos.

Los estudios de los uredinales tropicales con soros supraestomatales muestran que esta característica corresponde a los primeros eventos en el proceso de exponer los esporos para su diseminación; por ello, es mejor considerarla primitiva con respecto a los soros erumpentes; con ellos, se inicia la solución al problema biológico de abrir desde dentro de los tejidos del hospedante para liberar los esporos al momento de la diseminación.

La formación del protosoro en la cavidad estomatal ha seguido dos tendencias evolutivas: por un lado, emitir las células esporógenas para salir por el ostiolo del estoma, sin romper la epidermis (supraestomatal) y, por otro, crecer radial y horizontalmente (formando un himenio) para ir levantando y rompiendo la epidermis, posteriormente. En algunas especies, el peridio, al cumplir la función de "palanca" ayuda a abrir la superficie del hospedante y a proteger los esporos.

En distintas especies de las familias Chaconiaceae Cummins & Hiratsuka y Pucciniaceae Chevalier se encuentran estos ejemplos. En los géneros *Hemileiea* Berkeley & Broome y *Goplana* Raciborsky (familia Chaconiaceae), se encuentran especies donde es fácil establecer una línea de continuidad con especies relacionadas, en la forma que han usado los uredinales para exponer sus esporos para la diseminación desde la salida por los

estomas hasta el rasgamiento con levantamiento de la epidermis. Así mismo, en la familia Pucciniaceae con *Desmella* y *Puccinia* o *Edythea* y *Puccinia*. Por lo tanto, el género *Hemileia* debe colocarse en la familia Chaconiaceae y los géneros: *Desmella*, *Edythea* y *Cerradoa* deben ubicarse en la familia Pucciniaceae. Buriticá & Pardo Cardona (1996) así lo consideran al colocar el género *Hennenia* Buriticá, que presenta teliosporos emergiendo por el ostíolo del estoma, dentro de la familia Sphaerophragmiaceae Cummins & Hiratsuka. Esta proposición implica que el concepto de familia debe ampliarse para dar cabida a estos géneros.

No ha sido posible establecer la misma relación para *Uncol*, con los géneros y especies conocidas sobre Filices u otras plantas, al no existir especies con características similares o asimilables. Las especies, géneros y familias (Pucciniastaceae, Cronartiaceae, Coleosporiaceae, Micronegeriaceae, Melampsoraceae y Phakopsoraceae), que presentan teliosporos producidos en cadena (holoblásticos), muestran características altamente evolucionadas, es decir, soros anamórficos bien estructurados, con esporos en cadenas definidas o pedicelados y, en algunos de ellos, con estructuras estériles evolucionadas (de peridio a parafisos); los teliosoros presentan himenio y una organización definida. Las especies y géneros (*i.e.* *Hemileia* Berkeley & Broome, *Prospodium* Arthur, *Desmella* Sydow, etc.) con soro supraestomatal presentan erupción de las células esporógenas, que son eminentemente meristemáticas, característica considerada como más evolucionada, con respecto a la producción del tipo holoblástico.

Afinidades filogenéticas

Por la presencia de espermogonio tipo 1, *Uncol*, muestra afinidad con la familia Pucciniastaceae, lo mismo que por la producción de esporos terminales holoblásticos, debido a la especialización de la punta de la hifa; excepto que en la familia Pucciniastaceae los esporos son producidos embebidos en el tejido del hospedante y con septas horizontales o transversales, es decir, el teliosporeo es mucho más elaborado. En los anamórfos, hay también diferencias fundamentales, en primera instancia por la producción del peridio envolvente en el soro y por la posición subepidermal respecto al tejido del hospedante (Pucciniastaceae). Diferencias que permiten indicar que se está en frente de una nueva categoría taxonómica, pero, que muestra afinidades morfológicas, que hacen parte de una secuencia evolutiva.

Para indicar la posición de la nueva familia, se incluye una clave de ellas (con base en Buriticá, 1991).

Familias del orden Uredinales:

1. Teliosporos producidos en cadena (holoblásticos) 2
1. Teliosporos originados en células esporógenas ramificadas o meristemáticas 10
2. Teliosoro subepidermal 3
2. Teliosoro supraestomatal **Uncoleae** Buriticá
3. Teliosoro sin himenio, embebidos en el tejido del hospedante **Pucciniastaceae** (Arthur) Gaumann
3. Teliosoro con himenio evidente 4
4. Teliosporos con pared gruesa y pigmentada 5
4. Teliosporos (probasidio) con pared delgada o no formados 9
5. Teliosporos embebidos en una matriz gelatinosa **Cronartiaceae** Dietel
5. Teliosporos sin matriz gelatinosa 6
6. Teliosporos sin células intercalares 8
6. Teliosporos con células intercalares 7
7. Teliosoro pulverulento **Endophyllaceae** Dietel
7. Teliosoro compacto **Pucciniosiraceae** Cummins & Hiratsuka ex Buriticá & Hennen
8. Teliosporos formando una capa, con reposo **Melampsoraceae** Schoeter
8. Teliosporos con más de una capa de esporos **Phakopsoraceae** Cummins & Hiratsuka ex Buriticá & Hennen
9. Teliosporos (Probasidio) efímeros, germinando una vez formados **Micronegeriaceae** Cummins & Hiratsuka
9. Teliosporos formados por el metabasidio **Coleosporiaceae** Dietel
10. Teliosporos sésiles en ramificaciones de la célula esporógena **Chaconiaceae** Cummins & Hiratsuka
10. Teliosporos pedicelados 11

11. Teliosporos unicelulares o con varias células divididas por septos horizontales	12
11. Teliosporos con varias células divididas por septos no horizontales	15
12. Teliosporos unicelulares en células esporógenas botriosas	
... Pileolariaceae (Arthur) Cummins & Hiratsuka	
12. Teliosporos diferentes	13
13. Espermogonios grupo V, teliosporos con un sólo poro germinativo por célula.....	
Pucciniaceae Chevalier	
13. Espermogonio grupo IV ó VI, uno o varios poros germinativos por célula	14
14. Espermogonio grupo IV	
Phragmidiaceae Corda	
14. Espermogonio grupo VI	
... Uropyxidaceae (Arthur)Cummins & Hiratsuka	
15. Teliosporos compuestos de probasídios más células estériles	
Raveneliaceae (Arthur) Leppik	
15. Teliosporos con varias células en distintos planos	
Sphaerophragmiaceae Cummins & Hiratsuka	

Al considerar los ambientes en los cuales se encuentran las distintas especies de Uredinales sobre Filices, se observa una estratificación. La Familia **Pucciniastraceae**

es eminentemente de clima templado y sus representantes en el trópico sudamericano se han encontrado en las alturas de los Andes, en donde sobreviven especialmente en el estado anamórfico, sobre especies hospedantes perennes. El género **Desmella** Sydow, se ha encontrado en las regiones bajas en el trópico húmedo de Sudamérica; así mismo, **Puccinia lygodii** Arthur. **Desmella** presenta un rango amplio de hospedantes mientras que *P. lydodii* sólo va a *Lygodium spp.*. En ese sentido, *Uncol* se encuentra en los ambientes del trópico en donde alternan una estación de alta precipitación y una seca.

Producto de estas observaciones es claro que el camino que falta para dar coherencia a muchas de las hipótesis en el orden Uredinales es largo. Un buen comienzo sería intensificar las colecciones en sitios tropicales apartados y en una revisión general y detallada de los Uredinales sobre filices en el trópico.

Bibliografía

- Buriticá, P.** 1991. Familias del Orden Uredinales con ciclo de vida completamente reducido. Rev. Acad. Colombiana Cienc. 18(69): 131.
- Buriticá, P. & V.M. Pardo-Cardona.** 1996. Flora Uredineana Colombiana. Rev. Acad. Colombiana Cienc. 20(77): 183.
- Cummins, G.B. & Y. Hiratsuka.** 1983. Illustrated genera of Rust Fungi. Amer. Phytopath. Soc., St. Paul (USA). 152 pp.
- Hiratsuka, Y. & N. Hiratsuka.** 1980. Morphology of spermogonia and taxonomy of rust fungi. Rept. Tottori Mycol. Inst. (Japón) 18: 257.

UN NUEVO MYLODONTINÆ (XENARTHRA, TARDIGRADA) EN LA FAUNA DE LA VENTA, MIOCENO DE COLOMBIA: EL ESTADO ACTUAL DE LA FAMILIA OROPHODONTIDÆ

por

Carlos Villarroel A.*

Resumen

Villarroel A., C.: Un nuevo Mylodontinæ (Xenarthra, Tardigrada) en la fauna de La Venta, Mioceno de Colombia: el estado actual de la familia Orophodontidæ. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(90): 117-127, 2000. ISSN 0370-3908.

El estudio de un cráneo y su correspondiente mandíbula, recolectados en sedimentitas del Grupo Honda, Mioceno Superior de La Venta (Huila, Colombia), permite proponer *Brievabradys laventensis* gen. et sp. nov. A esta especie se atribuye el espécimen que **Hirschfeld** (1985) había descrito como “pequeño Nothrotherino” y el material que **McDonald** (1997) había identificado con la especie argentina *Glossotheriopsis pascuali*. Por otra parte, la comparación de *B. laventensis* con *Orophodon haploides*, así como la discusión de aspectos diagnósticos de la familia Orophodontidæ, permiten referir *Or. haploides* a la subfamilia Mylodontinæ (Mylodontidæ).

Palabras clave: Xenarthra, Tardigrada, Orophodontidæ, Mylodontidæ, Mylodontinæ, *Brievabradys laventensis*, Mioceno, La Venta, Colombia, Argentina.

Abstract

The study of a cranium and its pertinent jaw-bone collected in sediments of the Honda Group, Upper Miocene of La Venta (Huila, Colombia) permits the proposal of *Brievabradys laventensis* gen. et sp. nov. To this species is attributed the specimen that **Hirschfeld** (1985) had described as “Small Nothrothere” and the material described by **McDonald** (1997) as an argentine species, *Glossotheriopsis pascuali*. On the other hand, the comparison of *B. laventensis* with *Orophodon haploides*, as well as the evaluation of the diagnostic aspects of the family Orophodontidæ allow assignment of *Or. haploides* to the subfamily Mylodontinæ (Mylodontidæ).

Key words: Xenarthra, Tardigrada, Orophodontidæ, Mylodontidæ, Mylodontinæ, *Brievabradys laventensis*, Miocene, La Venta, Colombia, Argentina.

Introducción

Los estudios sobre la fauna de La Venta, hasta hoy bastante detallados y completos, han mostrado el sello característico de sus elementos. Los Tardigrada no han sido la excepción, y cada nuevo descubrimiento ha servido no sólo para complementar el amplio inventario que ya existe, sino también para reafirmar la gran diversidad que alcanzó este Orden en la parte septentrional de Sudamérica.

Al respecto, en un reciente artículo (Villarroel, 1998) se menciona el descubrimiento de un cráneo incompleto con su correspondiente mandíbula. La comparación superficial de las piezas con los ejemplares UCMP-39949 (Hirschfeld, 1985) e IGM-184297 (McDonald, 1997) permitió, por una parte, establecer que los tres pertenecían a un mismo género, y quizás a la misma especie, y por otra, que este género podía ser referido a la subfamilia Mylodontinae. El presente trabajo está dedicado a estudiar en detalle el cráneo y la mandíbula mencionados, así como a compararlos con otros tardígrados semejantes, en especial con *Orophodon hapaloides* Ameghino, 1985, *Glossotheriopsis pascuali* Scillato Yané, 1978 y las especies de *Choloepus*; el resultado es el establecimiento de un nuevo taxón: *Brievabradys laventensis*.

Adicional al análisis morfológico y morfodentario de las especies en comparación, se reconsideran y discuten aspectos diagnósticos de los Orophodontidae, lo que hace resaltar la fragilidad del establecimiento de grupos taxonómicos supragenéricos fundados en la especie *Or. hapaloides*, por lo que se propone el abandono de todos ellos.

Taxonomía

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden TARDIGRADA Latham & Davis, 1795

Superfamilia MYLODONTOIDEA Kraglievich, 1931

Familia MYLODONTIDÆ Ameghino, 1889

Subfamilia MYLODONTINÆ Gill, 1872

Género *Brievabradys* n. gen.

Especie tipo: *Brievabradys laventensis* n. sp.

Diagnosis: Animales algo más pequeños o de talla similar a la del actual *Choloepus*, aproximadamente un tercio o la mitad del tamaño de *Orophodon* y *Glossotheriopsis*.

Cráneo poco expandido por detrás; región pre-cigomática corta y ancha; los maxilares no se prolongan

por delante de los dos primeros dientes. La mandíbula es corta y robusta. Fórmula dentaria 5/4. Las series dentarias superiores e inferiores divergen hacia adelante, no presentan diastemas. Los primeros dientes, superiores e inferiores, están hipertrofiados y son caniniformes, mientras que los M2-4 y m2-3 son de sección subcilíndrica. Los molariformes M2-5 y m2-4 están estructurados de forma que poseen un núcleo de dentina vascular dura, rodeado por dentina compacta gruesa, mientras que en los M1 y m1 los núcleos de dentina vascular están muy reducidos, o no se observan en las superficies oclusales.

Derivatio nominis: Brieva, apellido, y *bradys* =lento (hace referencia a la manera pausada de desplazarse de los perezosos actuales). Homenaje a los hermanos Eduardo y Jorge Brieva Bustillo, antiguos rector de la Universidad Nacional de Colombia y decano de la Facultad de Ciencias, de la misma universidad, respectivamente.

Brievabradys laventensis n. sp.

Holotipo: LV-4-12. Colecciones paleontológicas del Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Cráneo y mandíbula, incompletos, de un individuo adulto (Fig. 1; Lám. I), en el que algunas suturas, por ejemplo la parietonasal y la internasal, son aún claramente visibles.

Material atribuido: El espécimen UCMP-39949 (ver Hirschfeld, 1985:45, Fig. 31) y todo el material referido por McDonald (1997:235-236) a *Glossotheriopsis pascuali*.

Distribución geográfica: El tipo y todo el material atribuido fueron recolectados en el “desierto” de La Tatacoa, departamento del Huila, Colombia.

Ubicación estratigráfica y cronológica: El espécimen tipo procede de la Quebrada La Venta; fue encontrado en la “Monkey Unit” (Fields, 1959, Villarroel et al., 1996) o “Monkey Beds” (*sensu* Guerrero, 1997). Estratigráficamente la unidad se ubica en la base del Miembro Baraya, parte inferior de la Formación Villavieja. Según McDonald (1997:236) la totalidad del material por él estudiado fue recolectado en sedimentitas de la Formación La Victoria y la “Monkey Unit”, mientras que el espécimen UCMP- 39949, “Small Nothrothere” de Hirschfeld (1985:44), procede de la localidad V-4935, es decir de la parte media de la Formación La Victoria (ver Madden et al., 1997:505, Fig. 29.2).

El Laventense (Madden et al., 1997), como Edad-Mamífero, sería más joven que el Colloncureño, y más antiguo que el Mayoense (Flynn & Swicher, 1995). El biocrón

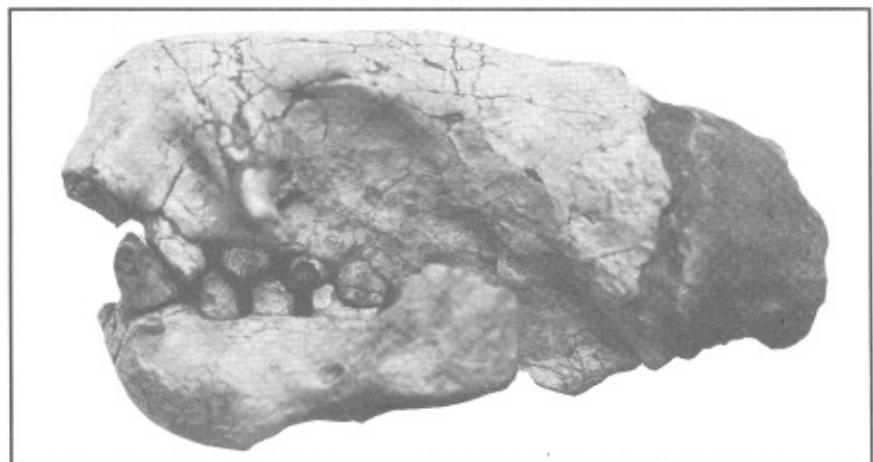
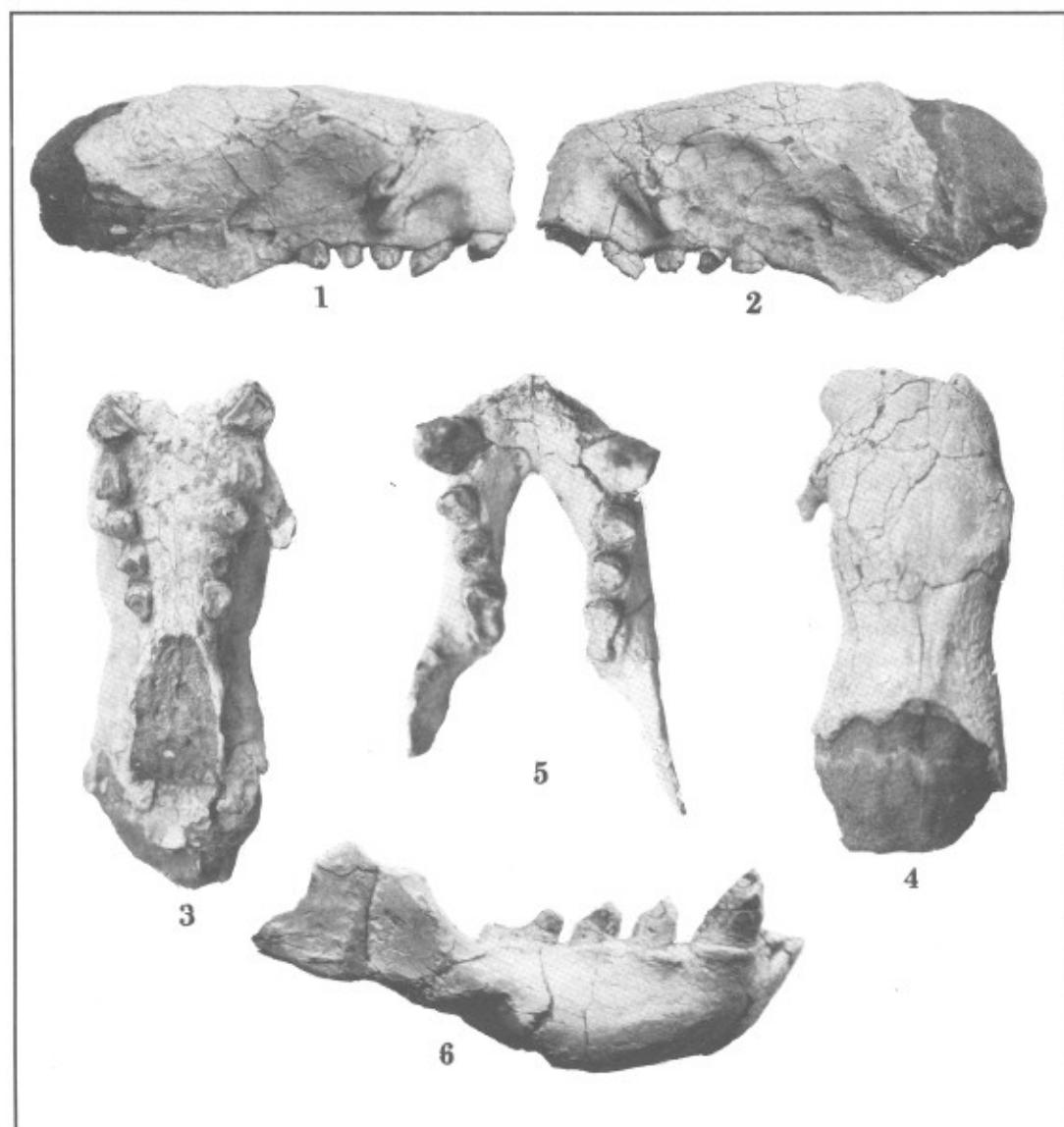


Fig. 1. LV-4-12. Holotipo. Vista lateral izquierda del cráneo y la mandíbula de *Brievabradys laventensis* gen. et sp. nov. x 1.4



LAMINA I. LV-4-12.
Holotipo. *Brievabradys laventensis* gen. et sp. nov.

1. Vista lateral derecha del cráneo. x 0.9
2. Vista lateral izquierda del cráneo. x 0.9
3. Vista ventral del cráneo. x 0.9
4. Vista dorsal del cráneo. x 0.9
5. Vista oclusal de la mandíbula. x 1.2
6. Vista lateral derecha de la mandíbula. x 1.4

de la Fauna de La Venta se extiende desde 13.8 a 11.8 M.a. (Mioceno Tardío, Piso Serravaliense); aunque *B. laventensis* sólo hubiera vivido en los primeros 800 mil años de ese período, ya que su presencia se restringe a la Formación La Victoria y la "Monkey Unit".

Diagnosis: Por monotipia, la misma que la del género.

Derivatio nominis: La Venta, pequeña quebrada ubicada al sudoeste del desierto de La Tatacoa, que desemboca en la quebrada Las Lajas.

Descripción y comparación: El ejemplar tipo es el más pequeño de la especie *B. laventensis*, ya que representa aproximadamente 2/3 del tamaño del ejemplar UCMP-39949, también de la fauna de La Venta, y qué Hirschfeld (1985:44; Fig. 31) estudia como "Fragment of a Small Nothrothere" (las series M2-M4 miden 3.5 y 2.2 cm, respectivamente), mientras que alcanza a ser 3/4 del espécimen IGM-184297, que McDonald (1997, Fig. 15.2) describe, ilustra e identifica como *Glossotheriopsis pascuali*. No se efectuaron comparaciones directas con el total del material procedente de La Venta, por lo que, por el momento, no es factible establecer si las diferencias de tamaño están asociadas con diferencias morfoanatómicas, en consecuencia, se desconoce si las variaciones corresponden a diferencias sexuales, subespecíficas o específicas. Por otra parte, el tipo de *B. laventensis* es sólo 1/3 del tipo de *Gl. pascuali* (ilustrado por McDonald, 1997:239; Fig. 15.3); esta diferencia es similar a la que existe con relación al neotipo de *Or. hapaloides* (Hoffstetter, 1956: 47; Fig. 5), toda vez que la serie m2-m4 de esta última especie mide 6 cm de largo y la de *B. laventensis* 2.2 cm.

Cráneo: En vista dorsal (Lám. I: 4), la parte conservada del cráneo presenta una forma sub-rectangular. La región pre-orbitaria es ancha y corta; en sus ángulos anterolaterales resaltan las prominencias de los caniniformes; entre éstas y los arcos cigomáticos se marcan las fosas pre-cigomáticas, que son menos amplias que en *Gl. pascuali* Scillato-Yané; las raíces anteriores de los arcos cigomáticos sobresalen muy poco y en ellas no se alcanzan a ver los grandes forámenes de los canales nasolacrimales, como ocurre en *Choloepus didactylus* y las especies de *Hapalops*; sin embargo, es con la primera que guarda las mayores semejanzas. De manera general, las especies de *Bradypus* poseen una región pre-orbitaria también corta pero angosta; las especies de *Hapalops*, *Planops*, *Pelecyodon* y *Schismotherium* (véase Scott, 1903-1904) la tienen algo más angostas, pero más largas que en *Brevibradys*. El proceso post-orbitario no está desarrollado y no puede distinguirse en el reborde espeso que circunscribe por arriba la órbita, aunque en la parte poste-

rior se encuentra un pequeño foramen similar al que se observa en las especies de *Bradypus* y *Choloepus*. Por detrás de la región orbitaria el cráneo se estrecha clara, pero suavemente, para luego ampliarse nuevamente y dar lugar al débil abombamiento de la caja craneana. Las cicatrices de las inserciones de los músculos temporales forman débiles crestas, que partiendo de la parte media de los rebordes post-orbitarios se dirigen hacia atrás y adentro, formando suaves curvas que se aproximan a la sutura interparietal sin llegar a tocarla. En la parte conservada de cráneo no hay desarrollo de cresta sagital. En *Ch. didactylus* tampoco se ha desarrollado la cresta sagital y las cicatrices mencionadas se encuentran más distantes de la sutura interparietal.

En vista ventral (Lám. I: 3) sólo se aprecian los rasgos que se encuentran entre los bordes anteriores de los maxilares y la parte posterior del proceso pterigoideo; resaltan las características y disposición de las series dentarias y las de la región palatal. Las series dentarias se disponen en hileras continuas que divergen claramente hacia delante, esta divergencia es menor que la de *Glossotherium robustum* (véase Cattoi, 1967) pero es ligeramente mayor que la de *Ch. didactylus*, que, por otra parte, muestra largos diastemas entre los M1 y M2.

El paladar de *B. laventensis* es subtriangular, con el ángulo posterior truncado, forma una superficie subplana con una muy débil concavidad en su parte central anterior. Es frecuente la presencia de pequeños forámenes vasculares. El borde anterior presenta una hendedura triangular para recibir los premaxilares; el ángulo posterior de esta hendedura alcanza el nivel medio de los M1. Por delante, a semejanza de *Ch. didactylus*, el paladar no sobrepasa el nivel anterior de los caniniformes, es decir, es más corto que en *Gl. pascuali* y las especies de *Glossotherium*. No se han conservado los premaxilares.

La vista frontal muestra que el espécimen ha sufrido una ligera deformación *post-mortem*, ya que los nasales están ligeramente desplazados hacia el lado derecho del individuo. A pesar de ello, se observa que la parte anterior es algo más ancha que alta, en lo que semeja a *Ch. didactylus*, que, sin embargo, tiene la parte de la bóveda nasal más convexa y aguda. Por el contrario, la Fig. 15.3 C de McDonald (1997:239) deja ver que en *Gl. pascuali*, la región de las ventanas nasales es más alta que ancha, además de que la bóveda es más angosta que la base.

En el espécimen se ha conservado parcialmente el molde interno del cerebro, lo que, en vista lateral (Fig. 1; Lám. I: 1 y 2), permite ver que el cráneo era largo y bajo, poco convexo en su bóveda, de modo que las líneas co-

rrespondientes al techo y el borde alveolar sólo convergen suavemente hacia delante; no existe abombamiento marcado en la parte cerebral, como sí se observa en *Ch. didactylus*, sin embargo, en ambas especies las apófisis pterigoides no presentan gran desarrollo. De manera general, el diámetro del canal infraorbital es grande en comparación con el de *Ch. Didactylus* y *Bradypus* sp.; del conducto del foramen oval sólo se ha conservado la mitad interna, mientras que los forámenes *rotundum* (?) y *lacerum anterius* (?) tienen un solo orificio de salida, aunque se ve que ambos están separados internamente (Lám. I: 1 y 2); por delante de este orificio se abren dos forámenes, de los cuales uno sirve para el paso del nervio palatino. Los bordes anteriores de ambos nasales se han perdido por fracturamiento, a pesar de lo cual se puede pensar que la bóveda nasal no sobrepasaba el borde anterior de los maxilares, que está conformado por la parte anterior de los alvéolos de los M1, como ocurre en *Ch. didactylus* y a diferencia de *Gl. pascuali*, en la que los maxilares se proyectan un poco por delante de los alvéolos de los M1.

Mandíbula: En general, la mandíbula es corta y robusta (Fig. 1; Lám. I: 5 y 6), a excepción de las ramas ascendentes que son delgadas. No existe proyección sinfisaria anterior, como ocurre por ejemplo en los megatherinos; al respecto, a pesar de que en el espécimen que se estudia el borde alveolar anterior situado entre ambos caniniformes está algo roto y erodado, se alcanza a distinguir una corta apófisis central dirigida hacia arriba y adelante (quizá semejante a la que se observa en *Bradypus* sp.); esta apófisis está acentuada por la presencia de dos someras depresiones desarrolladas en la cara externa de la mandíbula. En cada depresión se abren dos pequeños forámenes mentonianos.

Las ramas horizontales mandibulares son cortas y gruesas, en ambas sólo se han preservado las partes anteriores de los bordes inferiores, los que convergen hacia delante reuniéndose a nivel de la mitad posterior de los caniniformes. La línea milohiodea está débilmente desarrollada y forma una cresta subparalela al borde alveolar. El foramen externo del canal dental es mediano y se abre en la zona de arranque de la rama ascendente, en posición lateral a la parte media de m4 (Fig. 1).

Las dos ramas horizontales son subparalelas, lo que puede observarse a pesar de la leve distorsión que las afecta; las series dentarias, continuas y sin diastemas, están alineadas en hilera que divergen progresivamente hacia delante, de modo que en vista oclusal (Lám. I: 5) cada serie dentaria está dispuesta oblicuamente en relación con las ramas horizontales, ya que los m4 están dispuestos lingualmente y los m1 labialmente. En *Or. hapaloides* no

se conoce el m1 implantado, pero el resto de molariformes muestra una disposición similar a la de *B. lalentensis*, aunque la oblicuidad es menos acentuada, por lo que se puede admitir que en *Or. hapaloides* las series dentarias también divergían hacia delante, quizás de forma similar a lo que se observa en *Ch. didactylus*.

El primer diente (m1) es el más grande y sobresaliente de la serie, lo que, junto con otros caracteres, como la presencia de una arista aguda, resultante de la unión de las dos carillas de desgaste, configura una apariencia caniniforme.

No se han preservado los procesos coronoideos, los cóndilos ni los ángulos mandibulares. La raíz de la rama ascendente arranca lateralmente al m4, del que está separada por un somero y corto canal. El foramen interno del canal dental es ligeramente más grande que el externo y se abre un centímetro por detrás de la raíz del último molariforme.

Dientes: En un primer golpe de vista, el aspecto que más impacta es el gran tamaño de los elementos de las series dentarias, al menos si se compara con lo que se observa en *Or. hapaloides* y *Ch. didactylus*. La fórmula dentaria es 5/4.

Todos los dientes, superiores e inferiores, están constituidos por un núcleo mediano de dentina vascular, rodeado por una espesa capa de dentina compacta; una delgada lámina de cemento rodea cada uno de los dientes. La dentina vascular forma un núcleo mayor si se compara con lo que se observa en *Orophodon hapaloides* u *Octodontotherium grande*, pero más pequeño en relación con los núcleos de las dos especies de *Choloepus*. En *B. lalentensis* la dentina vascular es muy dura, por lo que en las superficies oclusales, con excepción de los M5 y m4, su desgaste no da lugar a concavidades.

En los M1 y m1, caniniformes, la dentina vascular no alcanza a aflorar en las superficies oclusales; sin embargo, la fractura de los M1 permite ver que el núcleo de dentina vascular no sólo está presente, sino que se incrementa hacia la raíz, puesto que en el M1 izquierdo, fracturado más arriba que el derecho, es ligeramente mayor. En las coronas de los demás dientes, en *B. lalentensis* y *Ch. didactylus* la relación de espesor entre dentina compacta y vascular parece no variar, mientras que en las raíces la dentina compacta se adelgaza notoriamente dando lugar a un agrandamiento de la cavidad pulparia, hecho que se observa en el m4 derecho de *B. lalentensis*, descubierto por la fractura y pérdida de la mitad basal de la rama horizontal mandibular.

El desgaste de los dientes da lugar a la formación de dos carillas planas, cuyas extensiones e inclinaciones varían de un diente a otro; estas carillas se unen y forman una arista cortante, que se dispone transversalmente al alineamiento de la serie dentaria.

Molariformes superiores: Son diez dispuestos en dos hileras, todos ellos están implantados en los maxilares. El M1 es el más grande; a partir de éste los molariformes disminuyen de tamaño hasta M4, que es el más pequeño; M5 es algo mayor que M4.

En el holotipo, por fractura, el M1 izquierdo ha perdido la corona al nivel del borde alveolar, mientras que en el derecho se han conservado 3.5 mm de la corona, lo que permite ver que ésta se adelgaza ligeramente hacia la superficie oclusal. La sección del diente es subtriangular, en ella la arista anterior está remarcada por un débil surco de la cara antero-externa, que es suavemente convexa; la cara posterior es ligeramente cóncava, en tanto que la antero-interna es plana; la arista postero-interna es la más aguda y la postero-externa, similar a la anterior, es la más roma. Este diente, que se ha conservado en *Glossotheriopsis pascuali*, es también caniniforme, pero su sección es subelíptica y posee un ligero surco longitudinal posterior.

M2 es un diente curvo, convexo hacia adelante (en lo que semeja a *Glossotherium robustum*); es de sección suboval, con el eje mayor paralelo a la dirección de la hilera de dientes; el lado lingual es suavemente cóncavo y el labial plano. La superficie oclusal está constituida por dos carillas que se unen formando una arista cortante, transversal a la hilera de dientes; la carilla anterior es dos veces más larga que la posterior, que, sin embargo, está más inclinada que la anterior. Según la figura de McDonald (1997, Fig. 15, 3 A y B), en *Gl. pascuali* este diente no es curvo y es más grande que el M1 (por lo menos en la medida anteroposterior); la carilla anterior sería más corta y estaría más inclinada que la posterior.

La sección de M3 es suboval a vagamente triangular, con el eje longitudinal (apenas mayor que el transversal) coincidente con la dirección de la hilera de dientes; el lado lingual es plano, en tanto que el labial es convexo. En la superficie oclusal la carilla anterior es ligeramente menor que la posterior.

M4 es de sección subcircular a subtriangular, con el lado lingual plano y el labial algo convexo. La carilla anterior, en la superficie oclusal, es algo menor que la posterior, que, en contraposición, está más inclinada.

M5 difiere del resto de dientes, tiene una sección vagamente bilobulada, en la que el lóbulo anterior es mayor

que el posterior; la separación entre ellos está insinuada por dos muy amplios y poco notorios surcos. El eje mayor del diente se dispone también según la dirección de la hilera de dientes. En la superficie oclusal, la dentina vascular está suavemente excavada, de modo que la arista resultante de la unión de las carillas de desgaste sólo se marca débilmente en la dentina compacta; la carilla anterior es menor que la posterior.

Molariformes inferiores: Como ya se dijo, el m1 es el diente más grande y robusto de la serie; es caniniforme. Se implanta oblicuamente, de modo que la raíz se dirige hacia abajo, pero también lo hace un poco hacia adentro y ligeramente hacia atrás. La sección del diente es triangular y la cara mayor –plana a suavemente cóncava– se ubica postero-lingualmente, las aristas que la separan de las caras adyacentes son agudas; las otras dos caras se ubican una anteriormente y la otra postero-labialmente, ambas son suavemente convexas y se unen por una arista externa roma. La superficie oclusal presenta dos carillas planas, una anterior –ancha– y otra posterior que afecta la arista posterior y la cara postero-lingual, ambas se unen formando una arista aguda transversal.

El m1 de *Gl. pascuali* es también caniniforme, de sección subelíptica y sin surcos longitudinales, en la superficie oclusal también se tienen las dos carillas de desgaste; en *Choloepus didactylus* el diente es también caniniforme, aunque es curvo (con la concavidad interna), además, la cara mayor del diente mira hacia adentro y muy ligeramente hacia atrás. Según Hoffstetter (1954:162-163), en *Or. hapaloides* no se conoce este diente implantado, el que le atribuye (1956:46, Fig. 5, D) tiene una sección ligeramente elíptica y es prácticamente idéntico al tipo ilustrado por Ameghino (1857), es decir, en esta especie los tres dientes anteriores pudieron ser aproximadamente del mismo tamaño, debido a que el m1 no estaría hipertrofiado ni sería caniniforme, como ocurre en *B. laventensis*, *Gl. pascuali* y *Ch. didactylus*. Adicionalmente, de ser correcta la identificación de Hoffstetter, el m1 presentaría dos carillas de desgaste en la superficie oclusal, lo que conduciría a admitir que en *Or. hapaloides* no existía diastema entre m1 y m2, ya que la carilla posterior del m1 resulta del roce con el M2, en lo que semejaría a *B. laventensis* y *Gl. pascuali*, pero se diferenciaría de *Ch. didactylus*, cuyo m1, separado de m2 por un diastema, sólo presenta carilla anterior.

Los molariformes m2-m4 de *B. laventensis* son los únicos que se pueden comparar directamente con los de *Or. hapaloides*; en ambas especies los tres dientes son euhipsdontes (Mones, 1982); la mayor diferencia reside en que, en la última especie, las raíces son más profundas

y alcanzan la base de la rama mandibular (ver Hoffstetter, 1956; Fig. 5, F), mientras que en la primera las raíces son más cortas y se extienden sólo hasta la mitad del alto de la rama mandibular.

Los m₂ y m₃ de cada una de las especies comparadas, *B. laventensis*, *Or. hapaloides* y *Ch. didactylus*, son semejantes en la forma, en la implantación y en el tamaño, de modo que sólo una observación detallada permite relevar diferencias, por ejemplo, en la especie colombiana, en ambos dientes la raíz se dirige ligeramente hacia atrás, la sección de m₂ es subcircular y la de m₃ es algo ovalada, con el eje mayor dispuesto longitudinalmente, en *Or. hapaloides* los dientes se disponen verticalmente, tienen una sección elíptica a subcircular (*fide Hoffstetter*, 1954:162), mientras que en *Ch. didactylus* son también verticales y las secciones son ovaladas a elípticas, con el eje mayor dispuesto longitudinalmente y el lado lingual algo plano. En las tres especies, en las superficies oclusales de m₂ y m₃ se han desarrollado dos carillas de desgaste, de las cuales, tanto en *B. laventensis*, como en *Or. hapaloides* (ver Hoffstetter, 1956; Fig. 5, F) la anterior es más pequeña y vertical que la posterior, aunque en *Ch. didactylus*, en el m₂ la carilla anterior es más amplia y está igualmente o algo más inclinada que la posterior, hecho que seguramente se debe a la presencia del diastema, mientras que en el m₃ el tamaño y la disposición de las carillas son semejantes a las de las otras especies comparadas. En todos los casos, las carillas convergen hacia arriba dando lugar a una arista transversal al alineamiento de la serie dentaria. A este respecto, Hoffstetter (1956:23) indica que en *Or. hapaloides* la posición de la arista de m₂ es casi paralela al eje de la rama horizontal, disposición que –según el autor– no fue causada por una rotación *post mortem* del diente, sin embargo, la conclusión no parece verosímil, toda vez que las carillas, de todos los dientes, funcionalmente son el resultado de un único y definido movimiento de la mandíbula en relación con los maxilares, es decir, se haría necesario pensar en algún tipo especial de diente superior para explicar la disposición paralela de la arista de m₂.

Los m₄ de *B. laventensis* y *Or. hapaloides* son respectivamente más grandes que los m₂-m₃; son bilobulados, con el lóbulo anterior mayor que el posterior. En *B. laventensis* el lóbulo anterior de m₄ y el m₃ son aproximadamente iguales, en tanto que en *Or. hapaloides* ese lóbulo es mayor que el m₃. En la especie colombiana el bilobamiento es más pronunciado, siendo los dos surcos semejantes en profundidad y amplitud, mientras que en *O. hapaloides* el surco lingual es más profundo y estrecho que el labial. En la superficie oclusal de los m₄ de

ambas especies se encuentra una faceta antero-labial pequeña, de forma semilunar, que ocupa el tercio antero-labial del lóbulo anterior y se ubica muy por encima del resto del plano oclusal. En el caso de *B. laventensis* la superficie oclusal está ligeramente excavada en la parte correspondiente a la dentina vascular. En *Ch. didactylus* el m₄ es aproximadamente del mismo tamaño que m₂ o m₃, es de sección ovoide, con la parte más angosta dirigida hacia atrás, no presenta surcos laterales; en la superficie oclusal, lo mismo que en los dos dientes anteriores, la parte correspondiente a la dentina vascular está profundamente excavada, a pesar de lo cual, sobre la dentina compacta, se distinguen las dos carillas que forman la arista transversal, de ellas la posterior es más amplia y vertical que la anterior.

Medidas (en milímetros) del holotipo

Cráneo:

Ancho del maxilar a nivel de los M1	32.61
Ancho interorbitario	33.67
Ancho por detrás de las apófisis postorbitarias ...	26.68
Largo del paladar	40.64
Ancho del paladar a nivel de los M1	14.92
Ancho del paladar a nivel de los M2	18.08
Ancho del paladar a nivel de los M5	10.02
Largo de la serie dentaria superior	39.01 (der.) 40.68 (izq.)

Largo x Ancho (máximo) de M1	7.93 x 8.70 (der.) ... 7.90 x 8.82 (izq.)
------------------------------------	--

Largo x Ancho (") de M2	7.47 x 4.63 (der.) ... 7.69 x 4.65 (izq.)
---------------------------------	--

Largo x Ancho (") de M3	5.74 x 5.32 (der.) ... 6.19 x 5.33 (izq.)
---------------------------------	--

Largo x Ancho (") de M4	4.86 x 4.92 (der.) ... 5.07 x 4.93 (izq.)
---------------------------------	--

Largo x Ancho (") de M5	5.94 x 4.81 (der.) ... 6.04 x 4.63 (izq.)
---------------------------------	--

Mandíbula:

Alto de la rama mandibular debajo de m ₂ (derecha)	15.5 (aprox.)
---	---------------

Separación entre los m ₁	15.0
---	------

Separación entre los m2	16.86
Separación entre los m4	10.85 (aprox.)
Largo de la serie dentaria inferior	31.23 (der.)...31.18 (izq.)
Largo de la serie m2-m4	22.50 (der.)...21.90 (izq.)
Largo x Ancho (máximo) de m1	7.06 x 6.99 (der.) ... 7.16 x 6.93 (izq.)
Largo x Ancho (") de m2	4.69 x 4.64 (der.) ... 4.58 x 4.44 (izq.)
Largo x Ancho (") de m3	5.50 x 4.55 (der.) ... 5.45 x 4.37 (izq.)
Largo x Ancho (") de m4	9.27 x 5.23 (der.) ... 9.11 x 5.14 (izq.)

Discusión y conclusiones: Las comparaciones precedentes hacen resaltar las notables semejanzas que existen entre el tipo/neotipo de *Orophodon hapaloides* con las partes equivalentes de *B. laventensis*; en efecto, es claro el parecido en lo que se refiere a la forma de los dientes y la forma y características de la rama mandibular, por ejemplo la disposición divergente (hacia delante) de las series m2-4, la forma general subcilíndrica de los m2 y m3, el desgaste de sus superficies oclusales en dos carillas que se unen en una cresta transversal, sus correspondientes implantaciones subverticales, así como la sección bilobulada de los m4. En realidad, al mayor tamaño de *Or. hapaloides* sólo se pueden añadir dos diferencias: el mayor largo de las raíces de los dientes (aunque en ambos casos se trata de dientes euhipsdontes) y el menor desarrollo de la dentina vascular.

La comparación de *B. laventensis* con *Gl. pascuali* deja ver que ambos taxones son también morfológicamente muy semejantes, tanto que McDonald (1997) atribuyó la forma colombiana a la especie argentina. No obstante, la observación detenida muestra que entre ellas hay diferencias que permiten separarlas en géneros diferentes, por ejemplo, los maxilares de *B. laventensis* son más cortos, posee fosas pre-cigomáticas más estrechas, la bóveda de las ventanas nasales es más baja y ancha, además, las secciones de sus M1 son subtriangulares, los M2 son curvos y la extensión y la disposición de las carillas oclusales son diferentes.

Si bien las comparaciones del tipo de *B. laventensis* con los de *Or. hapaloides* y *Gl. pascuali* permiten, de forma verosímil, ubicarlo genérica y específicamente, la taxonomía supragénérica es más difícil de establecer, pues la nueva forma reúne características que indicarían su pertenencia a la familia Orophodontidae o a la Mylodontidae. En

este orden de cosas, la bibliografía pertinente muestra el panorama confuso y de posiciones encontradas que han adoptado diferentes autores, por lo que, previamente, se hace necesario considerar ciertos aspectos que, creemos, han afectado la taxonomía de los Orophodontidae desde sus inicios. Se espera con ello justificar la clasificación que se adopta en el presente trabajo.

A nuestro entender, son tres los principales factores causantes de confusión: a) lo fragmentario del material que sirvió de base para la definición de los géneros y especies referibles a la familia; b) la manera rígida con que se ha manejado la estructura de los dientes y c) la aceptación implícita de interpretaciones no comprobadas, como la hipotética asociación de restos óseos y dentarios con coraza dérmica en el caso de *Orophodon hapaloides* y *Octodontotherium grande*.

El primero de los factores hace referencia al hecho de que las especies integrantes de la familia Orophontidae fueron fundadas sobre restos pobremente representados, por ejemplo *Or. hapaloides* y *Oc. grande* fueron establecidas sobre dientes aislados (Ameghino, 1895:56-58). En el caso de la primera especie, la pérdida del material tipo condujo a Hoffstetter (1954:162) a proponer como neotipo la parte posterior de una rama horizontal mandibular izquierda, con los tres últimos dientes implantados (también atribuye a la especie dientes aislados y algunos restos de extremidades). Sobre esta base algunas comparaciones se tornaron inciertas, por ejemplo la identificación de dientes aislados encontrados en el "desierto" de La Tatacoa, Colombia (Hoffstetter & Rage, 1977:170 y Hoffstetter, 1982:426). La misma causa dio lugar a que *Gl. pascuali*, que tiene por holotipo la parte anterior de un cráneo con los dos primeros dientes de cada lado, además de un pequeño fragmento de mandíbula y dos dientes inferiores incompletos (Scillato Yané, 1978:333), tampoco pudiera ser comparada directamente con el tipo y/o el neotipo de *Or. hapaloides*. El material de La Venta, aunque mucho más abundante, tampoco pudo ser satisfactoriamente comparado con los tipos de *Or. hapaloides* y *Gl. pascuali*, a lo que quizás debe atribuirse que McDonald (1997) haya identificado la forma de La Venta con *Gl. pascuali*. Debe, sin embargo, recordarse que este autor señala ya la dificultad de interpretar las similitudes de la especie colombiana con *Or. hapaloides*: ¿corresponden ellas a una convergencia, o son el reflejo de relaciones filogenéticas?; la respuesta concluyente a este interrogante es aún difícil de establecer, pero, por las comparaciones precedentes y las discusiones que siguen, nos inclinamos a pensar que las similitudes expresan nexos parentales antes que meras semejanzas morfológicas.

El segundo factor se relaciona con la estructura de los dientes. **Ameghino** (1895:57), como se dijo antes, propuso la familia Orophodontidae sobre la base de dientes aislados pertenecientes a *Or. hapaloïdes*, en los que el desgaste se hace en forma de dos superficies oblicuas opuestas. Dos años más tarde, el mismo autor (1897:504) reconsidera la definición y en la diagnosis familiar resalta la estructura de los dientes, que estarían conformados esencialmente por dentina compacta, en ellos la dentina vascular haría falta o sería vestigial; esta concepción le permitió incluir dentro de la familia a *Octodontotherium*. **Hoffstetter** (1954:160-161 y 1956:53-54) revalida la familia sobre la base de cuatro caracteres, entre los que incluye la estructura dentaria (que los aproximaría a los Cingulata) como un punto importante. Este autor reafirma sus conclusiones en su discusión sobre la ubicación sistemática de *Orophodon* y *Octodontotherium* en 1958 (p. 595), 1969 (p. 95) y 1982 (p. 424-425). La posición de **Hoffstetter** es seguida por **Scillato Yané** (1977:135), quien, posiblemente influido por las características de los dientes del espécimen que estudiaba, no encaró la posibilidad de referir *Gl. pascuali* a la familia Orophodontidae. A este respecto, cabe preguntarse si la reducida presencia de dentina vascular, por lo demás de igual dureza que la dentina compacta (*fide Hoffstetter*, 1956:53), constituye el carácter terminal de una línea filética, como se admite implícitamente, o, por el contrario, sólo representa la incipiente de un rasgo, que, debido al progresivo acondicionamiento a un régimen alimentario esencialmente folívoro, da paso al crecimiento y el ablandamiento del núcleo de dentina vascular frente a la dentina compacta. La segunda alternativa nos parece defendible, lo que equivale a considerar que el predominio de la dentina compacta en los dientes de *Orophodon* y *Octodontotherium* son sólo un carácter plesiomorfo en relación con la estructura de los dientes de *Brievabradys*, *Glossotheriopsis* y quizás *Choloepus*. Colateralmente, cabe recordar que este último género recientemente ha sido referido por **McKenna & Bell** (1997:102) a la subfamilia Megalonychinæ (familia Megalonychidæ). Su ausencia en el registro fósil impide cualquier aseveración verosímil en torno de su verdadera posición taxonómica.

El tercer factor, sin duda el más importante, se refiere a la supuesta asociación de coraza dérmica con restos óseos y dentarios. Al respecto, hay que recordar que se conocen dos referencias sobre dicha asociación, la primera se debe a **Tournouër** (1903:469), quien indica "J'ai trouvé avec ces dents des morceaux de grosses carapaces analogues à celles des Edentés cuirassés comme *Hoplophorus*. Cette association me porte à me demander si cet animal n'avait pas tout à fois une cuirasse de Tatou et de dents de

Gravigrade", y la segunda a **Kraglievich & Rivas** (1951). Esta última, según ha sido establecido por **Hoffstetter** (1954), tiene que ver con un taxón que seguramente no corresponde a la familia Orophontidæ, por lo que sólo se discutirá la referencia de **Tournouër**. Si se lee con detenimiento el texto de este autor, no es posible establecer las piezas que hacían parte de la "asociación" inicial, aunque si se puede aceptar que una parte, sino el total, de los ejemplares referibles a *Orophodon*, *Octodontotherium* y *Palaeopeltis* de la colección depositada en el Muséum National d'Histoire Naturelle fueron encontrados en un mismo lugar. **Gaudry** (1906:126, nota de pie de página No. 3), quien estudió la colección, tampoco hace referencia a la "asociación" inicial de **Tournouër** y acepta que todas, o parte, de las piezas de la colección corresponden a un solo animal que tendría la singularidad de reunir caracteres de tardígrados y tatú. Este animal es designado por este autor con el nombre genérico de *Palaeopeltis* Ameghino, reuniendo en él a *Orophodon* y *Octodontotherium*. Por su parte, **Hoffstetter** (1954) tampoco se preocupa por determinar la naturaleza de la "asociación" inicial, aunque establece que una parte de las piezas de la colección total del Muséum corresponde a *Octodontotherium* y otra a *Orophodon*; acepta, además, la posibilidad de que las placas más robustas pueden ser referidas a *Octodontotherium* y las más delgadas a *Orophodon*, recordando sin embargo, que las placas son similares a las de *Palaeopeltis inornatus* Ameghino, 1895. En conclusión, nunca se ha establecido una asociación real de dientes, huesos y caparazón de un mismo y solo animal; por el contrario, se puede asumir que los especímenes, al ser fragmentarios, y pertenecer a tres tipos diferentes de animales, fueron reunidos en el lugar de hallazgo de manera casual. Otros autores ya han aceptado implícitamente (**Patterson & Pascual**, 1968:424), con duda (**Marshall** et al., 1983), y explícitamente (**Scillato Yané**, 1977:135) el hecho de que *Orophodon* careciese de caparazón.

En conclusión, si se acepta que *Orophodon* carecía de caparazón, que su estructura dentaria es sólo un carácter plesiomorfo, y que sus semejanzas morfoanatómicas y dentarias con *Brievabradys* y *Glossotheriopsis* no son el resultado de convergencias evolutivas, habría que referirlo, junto con el nuevo género y *Glossotheriopsis* a la subfamilia Mylodontinæ. Anteriormente, **Scillato Yané** (1978), **Scillato Yané & Carlini** (1998: 64), y **McDonald** (1997) ya habían referido *Glossotheriopsis* a esta subfamilia.

Es obvio que la conclusión anterior invalida todos los grupos taxonómicos supragenéricos fundados en *Orophodon*, es decir, el suborden Orophontia de

Kraglievich (1940: 587, nota de pie de página 2), la superfamilia Orophontoidea, la familia Orophontidae y la subfamilia Orophodontinae. Recientemente, **Mckenna & Bell** (1997: 96) convalidan la superfamilia Orophontoidea Amegh., 1895 como parte de su nuevo suborden MYLODONTA, lo que, por las razones anotadas, se torna inconsistente, más aún si incluyen en la familia Orophontidae (única reconocida por ellos dentro de la superfamilia Orophontoidea) a *Octomylodon* Amegh., 1904, género al que nadie –hasta donde se conoce– le ha atribuido caparazón dérmico. Adicionalmente, por sus caracteres cráneo-mandibulares, morfodentarios y de estructura dentaria (véase **Scillato Yané**, 1977), es claro que *Octomylodon* cabe dentro de la familia Mylodontidae, haciéndose incluso posible agruparlo con *Octodontotherium* (cuya taxonomía ha seguido vicisitudes similares a las de *Orophodon*) en una subfamilia independiente, que, por prioridad, tendría que ser Octodontotheriinae Hoffstetter, 1954 (= Octomylodontinae Scillato Yané, 1977).

Agradecimientos

Deseo expresar mi más sincero reconocimiento a la Dra. Cecilia Ramírez, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, por haber puesto a mi disposición los especímenes de *Choloepus* y *Bradypus* que se utilizaron para comparación.

Referencias bibliográficas

- Ameghino, F.** 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. Bol. Inst. Geogr. Argentino. 15 (11-12): 603-660.
- , 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des Couches à *Pyrotherium*. Bol. Inst. Geogr. Argentino. 18: 406-429, 431-521.
- Cattoi, N.** 1967. Edentata. In **Pascual, R.** (Dir.). Paleontografía Bonnerense. Fasc. IV. Vertebrata. Prov. Buenos Aires, Gobernación-Comis. Invest. Científ. P. 59-100.
- Flynn, J. J. & Swisher, C. C.** 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. In **Berggren, W. A., Kent, D. V., Aubry, M.-P & Hardenbol, J.** (Edit.). Geochronology. Times Scales and Global Stratigraphic Correlation. SEPM Special Publ. No. 54. P. 317-323.
- Gaudry, A.** 1906. Fossiles de Patagonie. Etude sur une portion du monde Antarctique. Annal. Paléont. 2: 101-143.
- Guerrero, J.** 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (Edit.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press. P. 233-245.
- Mckenna, M. C. & Bell, S. K.** 1997. Classification of mammals above the species level. Colombia University Press. P. 1-631.
- Mones, A.** 1982. An equivocal nomenclature: What means Hypsodonty?. Palaont. Z. 56: 107-111
- Patterson, B. & pascual, R.** 1968. Evolution of mammals on southern continents: V. The fossil mammal fauna of South America. Quart. Rev. Biol. 43(4): 409-451.
- Scillato Yané, G. J.** 1976 (la revista se terminó de imprimir en 1978). El más antiguo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) conocido. Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press. P. 15-43.
- Hirschfeld, S. E.** 1985. Ground sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaima Fauna of Colombia, South America. Univ. California Public., Geol. Scienc. 128: 1-92.
- Hoffstetter, R.** 1954. Les Gravigrades Cuirassés du Deséadien de Patagonie (Note préliminaire). Mammalia. 18(2): 159-169.
- , 1956. Contribution à l'étude des Orophontoidea, Gravigrades cuirassés de La Patagonie. Annal. Paléont. 42: 26-64.
- , 1958. Xenarthra. In **Piveteau, J.** (Dir.). Traité de Paléontologie. 6(2): 535-636. Masson et Cie., Editeurs
- , 1969. Remarques sur la phylogénie et la classification des Edentés Xénarthres (Mammifères) actuels et fossiles. Bull. Mus. Nation. d'Hist. Natur. 2e Sér. 41(1): 91-103.
- , 1982. Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune Neotropical (origine, affinités, radiations adaptatives, migrations et extinctions). In **E. Montanaro Gallitelli** (Edit.). Palaeontology, Essentials of Historical Geology. S.T.E.M. MUCCHI. P. 385-443.
- Kraglievich, L.** 1940. Cuatro notas paleontológicas. Sobre *Octomylodon aversus* Amegh., *Argyrolagus palmeri* Amegh., *Testratylus montanus* Amegh. y *Muñizia paranensis*, n. gen., n. sp. Obras Completas de Geología y Paleontología (Edic. Oficial prov. Buenos Aires). 2: 581-602.
- Kraglievich, J. L. & Rivas, S.** 1951. *Orophodon* Amegh. Representante de una nueva Superfamilia Orophontoidea del Suborden Xenarthra (Nota Preliminar). Comunic. Inst. Nac. Invest. Cienc. Nat., Mus. Argentino Cienc. Nat. "B. Rivadavia". 2(2): 9-28.
- Madden, R. H., Guerrero, J., Kay, R. F., Flynn, J. J., Swisher, C. C. & Walton, A. H.** The Laventan Stage and Age. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics.. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press. P. 499-519.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R. & Pascual, R.** 1963. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. Palaeovertebrata, Mém. Extr. P. 1-93.
- McDonald, H. G.** 1997. Xenarthrans: Pilosans. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics.. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press. P. 233-245.
- Mckenna, M. C. & Bell, S. K.** 1997. Classification of mammals above the species level. Colombia University Press. P. 1-631.
- Mones, A.** 1982. An equivocal nomenclature: What means Hypsodonty?. Palaont. Z. 56: 107-111
- Patterson, B. & pascual, R.** 1968. Evolution of mammals on southern continents: V. The fossil mammal fauna of South America. Quart. Rev. Biol. 43(4): 409-451.
- Scillato Yané, G. J.** 1976 (la revista se terminó de imprimir en 1978). El más antiguo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) conocido.

- do: *Glossotheriopsis Pascuali* n. gen., n. sp., del "Colloncurense" (Mioceno Superior) de la provincia de Río Negro (Argentina). *Ameighiniana*. 13(3-4): 333-334.
- _____, 1977. Octomylodontinae: nueva subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomylodon robertoscagliai* n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasiquense, Plioceno Temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. *Public. Mus. Munic. Cienc. Natur. Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"*. 2(5): 123-140.
- _____, & Carlini, A. A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friañense (Mioceno Medio) de Argentina. *Stvd. Geol. Salmant.*, 34: 43-67.
- Scott, W. B. 1903-1904. *Mammalia of the Santa Cruz Beds*. Vol. 5, Paleontology. Pts. 1-3, Edentata. Reports Princeton Univ.
- Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Stuttgart: Princeton Univ., E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele). P. 1-364.
- Tournouër, M. A. 1903. Note sur la Géologie et la Paléontologie de La Patagonie. *Bull. Soc. Géol. France*. 3: 463-473.
- Villarroel, C. 1998. Los Nothrotheriinae (Megatheriidæ, Gravigrada) del Mioceno de La Venta (Colombia). Descripción de *Huilabradys magdalenensis*, nuevos géneros y especies. *Rev. Acad. Colombiana Cienc. Exact., Fís. y Natur.* 22(85): 497-506.
- _____, Setoguchi, T., Brieva, J. & Macía, C. 1996. Geology of the La Tatacoa "desert" (Huila, Colombia). Precisions on the stratigraphy of the Honda Group, the evolution of the "Patá High" and the presence of the La Venta Fauna. *Mem. Faculty of Scienc., Kyoto Univ., Ser. Geol. & Mineral.* 58(1-2): 41-66.

THE RELATIONSHIPS OF AN ENSEMBLE OF GUATEMALAN AND MEXICAN FROGS (*ELEUTHERODACTYLUS*: LEPTODACTYLIDAE: AMPHIBIA)

por

John D. Lynch¹

Resumen

Lynch, J. D. The relationships of an ensemble of guatemalan and mexican frogs (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae: Amphibia). Rev. Acad. Colomb. Cien. **24** (90): 129-156, 2000. ISSN 0370-3908.

Se demostró que *Eleutherodactylus daryi* y *E. greggi* son especies del grupo de *Eleutherodactylus gollmeri*, el cual se encuentra definido por una sinapomorfía (fusión del sacro y una vértebra presacral). *Eleutherodactylus omiltemanus* es una especie de la serie *rhodopis* no de la serie *fitzingeri*. El grupo *Eleutherodactylus omiltemanus* desaparece al encontrarse todas sus especies incluidas en otros grupos. *Eleutherodactylus saltator* es un sinónimo de *E. mexicanus*. *Eleutherodactylus rhodopis sensu lato* consiste en dos especies, una más grande de las tierras altas (*E. rhodopis*), y *E. loki*, una especie más ampliamente distribuida en las tierras bajas.

La serie *rhodopis*, que incluye el grupo *rhodopis*, no se puede definir por que no hay sinapomorfías aparentes. Se asignan *E. occidentalis* y *E. omiltemanus* al grupo *rhodopis*. Dentro del “grupo” *rhodopis*, se encuentran tres agrupaciones: una que tiene el mesorquio negro (*E. hobartsmithi*, *E. mexicanus*, *E. pygmaeus*, y *E. sartori*), otra con el primer dedo pedal corto (*E. jota* y *E. podiciferus*), y una última que posee tubérculos subarticulares cónicos (*E. bransfordii*, *E. lauraster*, *E. loki*, *E. occidentalis*, *E. omiltemanus*, *E. rhodopis*, y *E. stejnegerianus*).

Sesenta y cuatro especies escencialmente mesoamericanas del subgénero *Craugastor* pertenecen a una entidad monofilética basada en la presencia de un dimorfismo sexual en el tamaño del tímpano. Esta entidad incluye las nueve especies del grupo *gollmeri*, las trece del grupo *rhodopis*, y 38 especies más (las tres del grupo *biporcatus*, 11 del grupo *milesi*, ocho del grupo *fitzingeri*, 15 del grupo *rugulosus*, e *E. uno*). Las 24 especies del subgénero *Craugastor* no incluidas en este clado son las 13 especies del grupo *alfredi* (incluyendo *E. bocourti*), las dos del grupo *augusti*, las

¹ Profesor Asociado, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. E-mail: jlynch@ciencias.ciencias.unal.edu.co

dos del grupo *bufoniformis*, tres especies excluidas del grupo *fitzingeri* (*E. andi*, *E. cuaquero*, e *E. emcelae*), y cuatro especies sacadas del grupo *rugulosus* (*E. anatipes*, *E. anomalus*, *E. cheiroplethus*, e *E. zygodactylus*).

Palabras clave: *Eleutherodactylus*, Mesoamérica, Sistemática, Taxonomía

Abstract

Eleutherodactylus daryi and *E. greggi* are shown to be species of the *Eleutherodactylus gollmeri* group which is defined on the basis of having a synapomorphy (fusion of sacrum and presacral vertebrae). *Eleutherodactylus omiltemanus* is a species of the *rhodopis* Series rather than the *fitzingeri* Series. The *Eleutherodactylus omiltemanus* group disappears because all of its contained members are placed in other species groups. *Eleutherodactylus saltator* is a synonym of *E. mexicanus*. *Eleutherodactylus rhodopis* *sensu lato* contains two species, a larger upland *E. rhodopis* and the more widely distributed lowland *E. loki*.

The *rhodopis* Series, containing the *rhodopis* group, is not definable because no synapomorphies are apparent. *Eleutherodactylus occidentalis* and *E. omiltemanus* are assigned to this "group." Within this "group" there is a cluster of species having black mesorchia (*E. hobartsmithi*, *E. mexicanus*, *E. pygmaeus*, and *E. sartori*), one having a shortened inner toe (*E. jota* and *E. podiciferus*), and one having conical subarticular tubercles (*E. bransfordii*, *E. lauraster*, *E. loki*, *E. occidentalis*, *E. omiltemanus*, *E. rhodopis*, and *E. stejnegerianus*).

Sixty of the 84 essentially Mesoamerican species of the subgenus *Craugastor* are placed in a monophyletic subunit based on the common presence of marked sexual dimorphism in tympanum size. The subunit includes the nine species of the *gollmeri* group, the thirteen species of the *rhodopis* group, and 38 additional species (the three species of the *biporcatus* group, the eleven species of the *milesi* group, eight species of the *fitzingeri* group, 15 species of the *rugulosus* group, and *E. uno*). The 24 species of *Craugastor* not included in that clade are the 13 species of the *alfredi* group (including *E. bocourti*), the two species of the *augusti* group, the two species of the *bufeniformis* group, three species removed from the *fitzingeri* group (*E. andi*, *E. cuaquero*, and *E. emcelae*), and four species removed from the *rugulosus* group (*E. anatipes*, *E. anomalus*, *E. cheiroplethus*, and *E. zygodactylus*).

Key words: *Eleutherodactylus*, Middle American, Systematics, Taxonomy

Introduction

The species group arrangement of Guatemalan and Mexican *Eleutherodactylus* largely dates from Smith & Taylor's (1948) summary account wherein they recognized four genera (*Eleutherodactylus*, *Microbatrachylus*, *Syrrophus*, and *Tomodactylus*). Lynch (1965a, 1968) combined *Microbatrachylus* with *Eleutherodactylus* and proposed *Hylactophryne* for what Smith and Taylor had included in their *augusti* group. Although the current arrangement (Lynch, 1986; Hedges, 1989) includes all but one (*E. batrachylus* Taylor) of these frogs in two subgenera (*Craugastor* and *Syrrophus*) of *Eleutherodactylus*, one small nuclear group has been the subject of several treatments (Taylor, 1941a; Lynch, 1970, 1976a; Ford & Savage, 1984; Savage, 1987) in which certain species are moved from group to group. The mobile taxa are included

in the *gollmeri*, *mexicanus*, *omiltemanus*, and *rhodopis* groups as these supraspecific units were termed by Ford, Lynch, Savage, and Taylor. Lynch & Duellman (1997:45) mentioned that the 75 (actually 80) species of *Craugastor* were divided into eleven species groups and proposed one more (partitioning the *rugulosus* group into two groups with the proposal of an *anomalus* group) but in their Appendix I they anticipated some of the changes proposed here. Their species lists are complete except that they overlooked *E. pozoi*, a species of the *rugulosus* group. The proposal by De La Riva & Lynch (1997) that two Bolivian species also are species of *Craugastor* is outside the scope of this paper.

Savage (1987:48), more than any other author, has attempted to formalize classification within *Craugastor* and recognized two Series, the *fitzingeri* Series (with seven

species groups) and the *rhodopis* Series (with a single species group), within what he called Section I. Although Savage's (1987) paper represents a considerable contribution to the study of the lineages within *Craugastor*, there is substantial reason to be skeptical of many of his claims.

Savage (1987:47) provided a cladogram of which part is reproduced here (Fig. 1A) wherein he recognized two lineages of [*Craugastor*] such that one was more closely related to *Hylactophryne* than the other. However, a cladogram (Fig. 1B) derived from his classification suggests that the *augusti* group [*Hylactophryne*] is not the sister group to Lineage 1 but rather only a part of Lineage 1. Elsewhere in his treatment of these frogs, he implies a very different derivative cladogram (Fig. 1C). The problem is that sometimes (e.g., Savage, 1987:48) the *fitzingeri* series includes seven groups and at other times (e.g., Savage, 1987:44) it includes no more than four. His classification (Savage, 1987:48) of Section I (= *Craugastor*) admits two Series (*fitzingeri* and *rhodopis*) but does not include the *E. biporcatus* group (or Series?) but that unit is listed as part of one major lineage (p. 44). Savage (1987:44) identified "six major lineages" defined by combinations of jaw musculature and karyology. Combination *a* included "*E. alfredi*, *E. biporcatus*, *E. fitzingeri* series, and *E. omiltemanus* (sic) group" whereas combination *b* included the "*E. rhodopis* series". The use of series in these quotes suggests that three series are represented in Lineage 1 and that *Hylactophryne* is of coordinate rank to groups of series (= lineages). Nowhere does Savage (1987) indicate what evidence exists to support the node for Lineage 1 + *Hylactophryne*. The evidence must be in some feature of the *m. depressor mandibulae* (the dfsq, dfsqat, DFSQat, DFSQAT conditions) which Lynch (1993) showed were plesiomorphic.

Although the consensus diagram would represent the *rhodopis* series as the sister element to all other taxa included in the subgenus *Craugastor*, the only cladogram extractable from the evidence provided by Savage (1987) is one asserting that *Craugastor* is a monophyletic unit purported to include nine species groups (Fig. 1D). A variant consensus diagram (Fig. 1A) is supported only by the hypothesis that the karyotype of the *rhodopis* series is a derived karyotype (the only characters linking the elements of the other lineage are plesiomorphic). Savage (1987) was certainly convinced of the distinction between the two lineages because he opines (p. 48) the "If the relationships implied...[Fig. 1A] turn out to be correct, lineages 1 and 2 ultimately might be regarded as distinct genera." Savage's (1987) Section I [= subgenus

Craugastor of Hedges (1989) and Lynch (1986)] was partitioned into two lineages based on a derived karyotype (diploid number 18) in Lineage 2 (= *rhodopis* Series) and a plesiomorphic karyotype (diploid number 22, occasionally 20) in Lineage 1. The *rhodopis* Series then contained ten species of which karyotypes were available for only

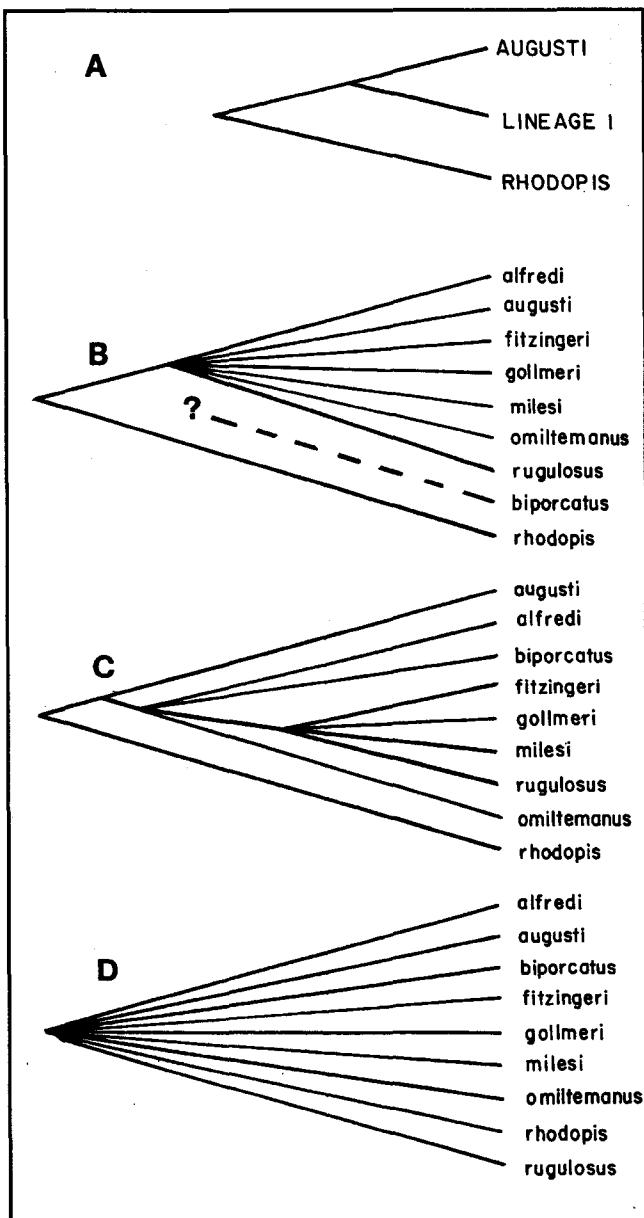


Figure 1. (A). Cladogram extracted from Savage's (1987:47) figure. (B) Derivative cladogram from Savage's (1987:48) classification. (C) Derivative cladogram from Savage's (1987:44) listing of contents of Lineages 1 and 2. (D) Cladogram based on evidence provided in Savage (1987).

three (*transfordii*, *podiciferus*, and *rhodopis*) and species groups assignments are made on the same "superficial, key" characters employed by Taylor and Lynch. To the extent that Savage (1987) tried to define lineages and groups, his definitions conflate combinations of characters with derived characters. The former are not cladistic parameters in contrast to the latter.

The subgenus *Craugastor* contains 84 recognized species (not counting the two from Bolivia) partitioned into eleven (Savage did not separate the *anomalus* and *rugulosus* groups) species groups (only *E. uno* is not assigned), viz., *alfredi* group (12), *anomalus* group (4), *augusti* group (3), *biporcatus* group (3), *bufoniformis* group (2), *fitzingeri* group (12), *gollmeri* group (7), *milesi* group (11, with the addition of four species recognized by McCranie & Wilson, 1997), *omiltemanus* group (3), *rhodopis* group (11, with the addition of *E. lauraster*), and *rugulosus* group (15).

Savage (1987) included ten species in his *rhodopis* Series (*E. transfordii*, *E. hobartsmithi*, *E. iota*, *E. mexicanus*, *E. podiciferus*, *E. pygmaeus*, *E. rhodopis*, *E. saltator*, *E. sartori*, and *E. stejnegerianus*). Subsequently, Savage et al. (1996) described *E. lauraster*. He, following Ford & Savage (1984), also recognized an *omiltemanus* group for three species (*E. daryi*, *E. greggi*, and *E. omiltemanus*), some of which had been considered previously (Lynch, 1970) as members of the *mexicanus* group (combined, in part, with the *rhodopis* group by Lynch, 1976a). Savage's (1987) focus was upon the species that he included in the *gollmeri* group and his attention to the *rhodopis* Series was exclusional rather than direct. The purpose of the present paper is two-fold: (1) to resolve certain taxonomic issues that continue to plague students of Mexican frogs and (2) to criticize some of the systematic conclusions arrived at by Savage (1987).

Two Mexican species of *Eleutherodactylus* [*E. mexicanus* (Brocchi) and *E. rhodopis* (Cope)] account for much of the taxonomic confusion that beset frogs of this genus in Mexico because each exhibits pattern polymorphism (Lynch, 1966). The pattern polymorphism, when coupled with sexual dimorphism in size, led to a plethora of names. Because the otherwise similar frogs did not assort ecologically or geographically, Duellman (1960, 1961) and Stuart (1963) argued that these were probably genetic variants of one another. At present, *E. mexicanus* includes three synonyms (*Microbatrachylus fuscatus* Davis and Dixon, *M. lineatissimus* Taylor, and *M. oaxacae* Taylor) whereas *E. rhodopis* includes nine (*Hylodes beatae* Boulenger, *Eleutherodactylus dorsocolor* Taylor, *E.*

dunnii Barbour, *E. loki* Shannon and Werler, *Syrrhophus mystaceus* Barbour, *Hylodes plicatus* Günther, *H. sallei* Günther, *Eleutherodactylus sanmartinensis* Shannon and Werler, and *Hylodes venustus* Günther).

The first set (*E. mexicanus*) includes frogs that lack tarsal tubercles, have low supernumerary tubercles (if visible at all), have rounded (not projecting) subarticular tubercles, have narrow digits (= lack disks) and have the thumb slightly shorter than the second finger (Fig. 2), have black mesorchia (juvenile females have black mesovarial pigment), display sexual dimorphism in tympanum size (tympanum of male about seven-eighths eye length, that of females about three-fifths eye length), have poorly developed vomerine odontophores (frequently concealed in tissue of palate except in large females where the low odontophores are slanted), and lack ventral pads

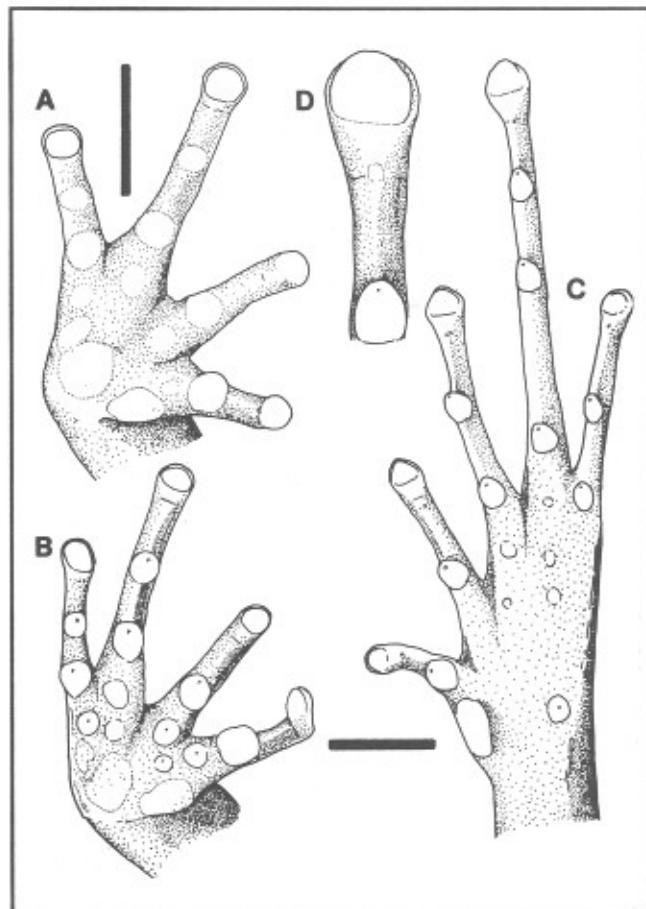


Figure 2. (A) Palmar view of hand of *Eleutherodactylus sartori* (UMMZ 88001). (B, C) Hand and foot of *Eleutherodactylus loki* (UMMZ 147197). (D) Enlarged view of fourth toe of UMMZ 147197. Scales equal 2 mm.

on the inner two fingers and innermost toe. These are moderate-sized animals, adult males are 17.6-28.1 ($\bar{x} = 23.5 \pm 0.5$, $N = 50$) mm SVL and adult females are 29.5-39.9 ($\bar{x} = 36.1 \pm 0.6$, $N = 23$) mm SVL. Females less than 25.5 mm SVL show no development of oviductal convolutions or thickening and females with some convolution (but small ovarian eggs) are 25.7-29.9 mm SVL.

Frogs of the second set (*E. rhodopis sensu lato*) have an inner tarsal tubercle (sometimes fold-like, but always with a median elevation), numerous small supernumerary plantar tubercles, elevated and projecting subarticular tubercles, have narrow digits and the thumb is slightly longer than the second finger (Fig. 2), have white mesorchia, display sexual dimorphism in tympanum size (that of males is 72-91% eye length whereas that of females is 50-66% eye length), and have well-developed vomerine odontophores. Frogs of the second set have a finely tuberculate texture above (smooth in *E. mexicanus*) and males have white nuptial pads (absent in *E. mexicanus*).

Savage (1987) correctly pointed out that all previous students of Mexican *Eleutherodactylus* had confused, either specifically or supraspecifically, species allied to *E. gollmeri* with those allied to *E. rhodopis*. That such confusion occurred suggests that group definitions are artificial and inadequate. Savage (1987) did not subdivide the *rhodopis* Series into species groups but the series was traditionally divided into three groups in Mexico, a *mexicanus* group (*mexicanus*, *saltator*, and *sartori*), a *pygmaeus* group (*hobartsmithi* and *pygmaeus*), and a *rhodopis* group (*rhodopis*). Taylor (1952) aligned morphs now placed in *bransfordii* and *stejnegerianus* with his genus *Microbatrachylus* (viewed by Lynch, 1970, as made up of some species of the *mexicanus* group and the species of the *pygmaeus* group) and emphasized the differences between *podiciferus* and *rhodopis* (presumably at the level of species groups). The two species of the *pygmaeus* group lack the outer (accessory) palmar tubercle and lack vomerine odontophores (but have the dentigerous process) in contrast to the other species. *Eleutherodactylus loki* (see Taxonomy) and *E. rhodopis* have an inner tarsal tubercle whereas the other species lack any tubercles or folds along the inner edge of the tarsus. The subarticular tubercles of *bransfordii*, *lauraster*, *loki*, *rhodopis*, and *stejnegerianus* are projecting in contrast to the rounded (or flattened) subarticular tubercles of the other taxa. *Eleutherodactylus iota* and *E. podiciferus* have a shortened first toe in contrast to the other species. The skin of the abdomen is coarsely granular in *E. bransfordii*, *E. lauraster*, and *E. stejnegerianus* but smooth in the remaining species. In the accounts below, I will use "cluster"

to refer to the phenetically similar species as grouped by earlier workers on the Mexican herpetofauna.

This paper concerns the systematic arrangement for several Guatemalan and Mexican frogs but part of the difficulty for previous arrangements was the incomplete or erroneous database. I have concluded that two taxonomic changes need to be made for these frogs [*Eleutherodactylus rhodopis* (Cope), *sensu Savage* (1987), is partitioned into two species: *E. loki* Shannon and Werler and *E. rhodopis* (Cope); and *E. saltator* Taylor is a synonym of *E. mexicanus* (Brocchi)].

Materials and methods

Measurements were taken to the nearest 0.1 mm using dial calipers and a dissecting microscope. Sex and maturity was determined by examining the gonads. Abbreviations used in the text are: E-N (distance from anterior edge of eye to nostril), HW (greatest width of head), IMT (length of inner metatarsal tubercle), IOD (interorbital distance), SVL (snout tip to anal opening). Means are reported \pm one standard error of the mean. Cleared and stained skeletal preparations were made following Dingerkus & Uhler (1977). Specimens examined are listed in Appendix 1.

Taxonomic issues (redescriptions and species diagnoses) are of some importance to the systematic discussion but focus on different characters. Some systematic ambiguity derives from inadequate descriptions but the descriptive data seem out of place in a paper concerned about relationships. In order to have ready access to the taxonomic data without disrupting the flow of arguments, I have allocated redescriptions and diagnoses to the taxonomy section (next).

Results (Taxonomy)

Eleutherodactylus mexicanus cluster.—At present, three species are recognized (*E. mexicanus*, *E. saltator*, and *E. sartori*). *Eleutherodactylus sartori* is a distinct species but requires redescription to correct errors in Taylor's (1942) original description that were repeated by Lynch (1965a, 1970) and to enable ready comparisons among species of the *rhodopis* series. *Eleutherodactylus saltator* is proposed herein to be a synonym of *E. mexicanus* for which a diagnosis is provided.

Eleutherodactylus mexicanus (Brocchi)

Leuiperus mexicanus Brocchi, 1877: 484. Type-locality: Mexico. Type apparently in Paris.

Eleutherodactylus mexicanus Kellogg, 1932:98-99, 108-112.

Microbatrachylus oaxacae Taylor, 1940: 504. [Holotype: CNHM 100001, Cerro San Felipe, Oaxaca, Mexico]. Synonymy by Lynch (1970).

Microbatrachylus lineatissimus Taylor, 1941a: 87. [Holotype: CNHM 100036, Cerro San Felipe, Oaxaca, Mexico, 7000-8000 ft. Elevation]. Synonymy by Lynch (1970).

Eleutherodactylus saltator Taylor, 1941a: 89. [Holotype: CNHM 100116, Omilteme, Guerrero, Mexico]. New synonymy.

Microbatrachylus fuscatus Davis & Dixon, 1957:146. [Holotype: TCWC 12171, 20 miles E. Tulancingo, Hidalgo, Mexico, 7300 ft.]. Synonymy by Lynch (1965a).

Eleutherodactylus lineatissimus: Lynch, 1965a:11.

Eleutherodactylus oaxacae: Lynch, 1965a:11.

This is an abundant terrestrial frog in the Oaxacan highlands but remained poorly-known during the Smith-Taylor exploration of Mexican herpetology because no precise type-locality was known that could be revisited and because Taylor recognized the genus *Microbatrachylus* for small species. Among the species that Taylor included in *Microbatrachylus* were two (*lineatissimus* and *oaxacae*) found at the same type-locality on the slopes of Cerro San Felipe in Oaxaca. Taylor also found what he called *E. mexicanus* at the same locality. It is my impression that Taylor restricted the name *mexicanus* to females and allocated most juvenile and male specimens to *Microbatrachylus*. Unlike *hobartsmithi* and *pygmaeus*, the Oaxacan frogs have an outer supernumerary palmar tubercle.

In describing *E. saltator*, Taylor (1941a) contrasted it not with *mexicanus* but rather with what he called *calcitrans* (= *omiltemanus*). He emphasized the presence of a black mesorchium in *saltator* as evidence that *saltator* provided a connection between *Eleutherodactylus* and *Microbatrachylus*. The nearest Taylor ever came to contrasting *mexicanus* and *saltator* is evident in his key (Taylor, 1941a). My reading of that couplet suggests that Taylor was contrasting a sample of one male and three females with another sample of females.

Although Taylor distinguished *mexicanus* and *saltator* because the former had shorter legs (measured by scoring the extent of heel overlap between the flexed hindlimbs), I find that variation in hindlimb length is more nearly continuous in *E. mexicanus*. The populations from Hidalgo,

Puebla, and Veracruz have the shortest hindlimbs (Davis & Dixon, 1957; Lynch, 1965a) whereas those from Guerrero are the longest but those from the Oaxacan highlands are intermediate [9 males have shank lengths 57.9-61.3 ($\bar{x} = 59.3 \pm 0.3$)% SVL and 11 females have values of 56.1-69.2 ($\bar{x} = 62.9 \pm 1.5$)% SVL]. Ten (CAS 143086-87, 143924-25, CNMH 100116, 10235, UIMNH 21437, USNM 47013-14, 304808) Guerreran females have shank/SVL ratios of 60.6-70.5 ($\bar{x} = 65.7 \pm 1.0$ %). Taylor also distinguished *mexicanus* and *saltator* on the basis of the sizes of the inner metatarsal tubercles ("less than three-fourths the length of the first toe" in *saltator* and "double the size of that in *saltator*" for *mexicanus*). Six females (CAS 143086-87, 143924-25, USNM 47013-14) from Guerrero, have IMT/first toe length ratios of 0.44-0.77 ($\bar{x} = 0.61 \pm 0.03$) and nine females from the vicinity of Oaxaca city (KU, USNM) have values of 0.52-0.72 ($\bar{x} = 0.62 \pm 0.02$). Six Oaxacan males (KU) have values of 0.56-0.72 ($\bar{x} = 0.62 \pm 0.03$). Taylor may well have used small specimens of *mexicanus* in making his contrasts, in which case, he would have perceived the inner metatarsal tubercle of *mexicanus* to be larger than that of *saltator*. Comparing adult females shows that there is no difference. The interpretation that Taylor was using animals of different sizes is consistent with his claim that the two species differ in expression of the vomerine dentition ("small or moderately distinct" in *saltator* vs "reduced or absent" in *mexicanus*). Lynch (1970) contributed to the confusion by reporting that the two differ because *mexicanus* has small outer tarsal tubercles and *saltator* does not. Very small tubercles can be seen in freshly preserved examples but these quickly fade and disappear. Taylor (1941) even recorded them as present in the freshly collected type-specimens of *saltator*; 50 yr later, they cannot be seen.

The only difference I have detected in contrasting specimens from the Oaxacan highlands with those from Guerrero is that the Guerrero populations are monomorphic and do not include the striped polymorph ("lineatissimus"), the white-lipped polymorph, or the uniform dorsum polymorph that are seen in the Oaxacan populations. Because the differences cited by Taylor (1941a) to distinguish *E. saltator* are not adequate to separate specimens from Guerrero (including the type-series) from those from Cerro San Felipe and Llano de las Flores in Oaxaca and I do not find other differences between frogs from these areas, I here place *Eleutherodactylus saltator* Taylor in the synonymy of *Eleutherodactylus mexicanus* (Brocchi). To facilitate comparisons among species, I provide a numbered diagnosis for *E. mexicanus*.

Diagnosis.—(1) skin of dorsum and limbs smooth with or without feeble longitudinal folds, usually including

one dorsolateral fold, that of flanks areolate, that of venter smooth; (2) tympanum prominent, sexually dimorphic, its length 84.0-90.6% eye length in males, 50.0-63.2% eye length in females; (3) snout rounded to subacuminate in dorsal view, truncate in lateral profile; canthus rostralis distinct, sinuous or weakly concave; (4) upper eyelid lacking tubercles, slightly narrower than to equal to IOD; (5) vomerine odontophores concealed in tissue of palate in small individuals, low and oblique in larger individuals; (6) males lacking vocal slits and nuptial pads; testes black; (7) first finger very slightly shorter than second; digit tips very slightly expanded, bearing ventral pads on outer fingers but not inner fingers; (8) fingers lacking lateral fringes or keels; (9) ulnar tubercles not developed or only feebly visible; (10) heel and tarsus lacking tubercles or folds; (11) two metatarsal tubercles, inner oval and not compressed, 4-5 times size of prominent rounded outer; supernumerary plantar tubercles absent or feebly developed; (12) toes lacking lateral fringes and webbing; toe disks narrow but larger than those of fingers; (13) dorsal pattern polymorphic (see Lynch, 1966); most common morph is brown above with slightly darker blotches; posterior surfaces of thighs cream with brown flecks or spots; venter cream; throat spotted and mottled with brown; (14) adults moderate-sized, males 17.6-28.1 ($\bar{x} = 23.5$) mm, females 29.5-39.9 ($\bar{x} = 36.1$) mm SVL.

Eleutherodactylus mexicanus is most similar to the smaller *E. sartori* (redescribed below). The two can be distinguished because the skin of the dorsum of *sartori* bears low tubercles and *sartori* has narrow lateral keels on the digits.

Description.—Descriptions of individuals are provided by Davis & Dixon (1957), as *Microbatrachylus fuscatus*, Taylor (1940), as *M. oaxacae*, and Taylor (1941a), as *Eleutherodactylus saltator* and as *M. lineatissimus*.

Distribution.—Intermediate to high elevations (1500-3420 m) in the highlands of Guerrero and Oaxaca as well as along the southeastern edge of the Mexican Plateau in Hidalgo, Puebla, and western Veracruz.

Eleutherodactylus sartori Lynch

Microbatrachylus montanus Taylor, 1942:67
[Holotype: USNM 115507, Mount Ovando, Chiapas, Mexico, 1818 m].

Eleutherodactylus sartori Lynch, 1965a:10 (replacement name for *Microbatrachylus montanus*, Taylor, 1942, nec *Eleutherodactylus montanus* Schmidt, 1919).

Taylor (1942) named *Microbatrachylus montanus* from moderate to intermediate elevations in southeastern Chiapas, Mexico, based on four female individuals. The species has occasioned little comment and remains known only from Taylor's description. When Lynch (1965a) combined *Microbatrachylus* with *Eleutherodactylus*, it became necessary to replace Taylor's name owing to secondary homonymy with *Eleutherodactylus montanus* Schmidt, 1919. Since 1965, the Chiapan species has been called *E. sartori* Lynch. Lynch (1970) assigned *E. sartori* to the *mexicanus* group of Taylor (1941a) with *E. greggi* Bumzahem, *E. mexicanus* (Brocchi), *E. occidentalis* Taylor, *E. omiltemanus* (Günther), and *E. saltator* Taylor, but had no new information of *E. sartori*.

Subsequently, many changes have occurred in the supraspecific groupings of this small ensemble of frogs. Lynch (1976a) combined Taylor's *mexicanus*, *pygmaeus*, and *rhodopis* groups but assigned *E. greggi* and *E. omiltemanus* to a largely South American group (*unistri-gatus* group), Lynch (1976b) removed *E. occidentalis* to the then-recognized genus *Hylactophryne* (now the *augusti* group of the subgenus *Craugastor*), Ford & Savage (1984) removed *E. greggi* and *E. omiltemanus* to a new species group with their new species, *E. daryi*, Lynch (1986) proposed recognizing the subgenus *Craugastor*, including all these species and nearly 70 others, and Savage (1987) recognized the *gollmeri* group, including some members earlier included in the *rhodopis* group (of Taylor and of Lynch), and the *rhodopis* series for 10 species, including *E. mexicanus*, *E. saltator*, and *E. sartori*.

Diagnosis.—(1) skin of dorsum bearing low tubercles, most distinct on lower back, that of venter smooth; (2) tympanum distinct, large and round in males, smaller in females; (3) snout subacuminate in dorsal view, rounded in profile; canthus rostralis distinct; (4) IOD broader than upper eyelid, flat; no enlarged tubercles on upper eyelid; (5) vomerine odontophores concealed in tissue of palate or, if visible, oblique, widely separated; (6) males lack vocal slits and nuptial pads; testes black; (7) first finger slightly shorter than second; narrow disks on outer fingers; inner fingers lack ventral pads; (8) fingers bearing narrow lateral keels; (9) no ulnar tubercles; (10) no heel or tarsal tubercles or folds; (11) two metatarsal tubercles, inner oval, about 1 1/2 times size of round outer; no supernumerary plantar tubercles; (12) toes with lateral keels, no webbing; toe disks narrow but larger than those of outer fingers; (13) dorsal pattern obsolete; posterior surfaces of thighs finely reticulated with brown; throat brown with cream spots; venter cream with faint brown reticulum; (14) adults small, males 14.5-18.7 ($\bar{x} = 16.2 \pm 0.3$, $n = 15$) mm SVL, females 21.3-27.5 ($\bar{x} = 24.0 \pm 0.4$, $n = 20$) mm SVL.

Description.—Head as wide as body, about as wide as long; HW in males 37.0-42.2 ($\bar{X} = 39.8 \pm 0.5$, n = 13)% SVL, in females 38.1-43.8 ($\bar{X} = 40.5 \pm 0.4$, n = 21)%; snout subacuminate in dorsal view, rounded in lateral profile; snout short, E-N in males 66.7-81.0 ($\bar{X} = 73.9 \pm 1.4$, n = 13)% eye length, in females 68.6-89.7 ($\bar{X} = 78.5 \pm 1.2$, n = 21)%; nostrils directed dorsolateral, not protuberant; canthus rostralis relatively well-marked, its edge rounded, weakly convex; loreal region weakly concave, sloping abruptly to lips; lips not flared; interorbital space flat; upper eyelid width in males 65.2-100.0 ($\bar{X} = 82.6 \pm 3.8$, n = 12)% IOD, in females 57.1-100.0 ($\bar{X} = 78.8 \pm 3.0$, n = 20)%; upper eyelid with several non-conical warts; supratympanic fold well-defined, obscuring upper edge of tympanic annulus, continuing posteriorly as short dorsolateral fold; tympanum round in males, annulus narrowly separated from eye, nearly touching edge of upper jaw, its length 75.6-97.6 ($\bar{X} = 86.0 \pm 1.7$, n = 12)% eye length, in females, higher than long, annulus distinct, separated from eye by distance less than tympanum diameter, its horizontal length 45.2-65.5 ($\bar{X} = 54.0 \pm 0.9$, n = 21)% eye length; postrostral tubercles subconical, fused, forming short ridge (most obvious in larger females); in larger females, choanae small, round, not concealed by palatal shelf of maxillary arch; in males and smaller females, choanae larger, partially concealed by palatal shelf of maxillary arch; in larger females, vomerine odontophores median and posterior to choanae, oblique, separated on midline by distance 3X odontophore width, bearing 2-3 teeth, each twice size of a choana; in males, vomerine odontophores usually absent, if present, concealed in tissue of palate (as in immature females); tongue slightly longer than wide, not notched posteriorly, posterior 1/5 not adherent to floor of mouth; males lack vocal slits.

Dorsolateral folds not extending posterior to arms; thin sagittal ridge on dorsum; dorsum bearing low tubercles, those above ilia larger, forming rows; skin of upper surfaces of limbs feebly tuberculate; skin of flanks smoother than dorsum; skin of ventral surfaces smooth; discoidal folds prominent anteriorly, obsolete posteriorly (apparently just anterior to groin); no anal sheath; skin below vent (and extending onto undersides of thighs) areolate; inguinal "gland" diffuse, not evident externally, evident only as thin glandular area on inner surface of skin of groin); no ulnar tubercles; palmar tubercle bifid (outer lobe smaller), much larger than oval thenar tubercle; supernumerary palmar tubercles protuberant, smaller than subarticular tubercles which are elevated, subconical, round; fingers bear lateral keels; no expansion of digit tips I-II, slight expansion of III-IV; ventral pads (and circumferential grooves) on III-IV but not I-II; when

fingers adpressed equally, I slightly shorter than II (Fig. 2); males lack nuptial pads on thumbs.

No heel or tarsal tubercles; inner metatarsal tubercle 1/2 times as long as wide, outer metatarsal tubercle 2/3 size of inner, round; no supernumerary plantar tubercles; subarticular tubercles elevated, round, conical; toe disks larger than those of outer fingers; disk of Toe V smaller than those of toes III-IV; when toes III and V adpressed against Toe IV, Toe III longer than Toe V; toes bearing lateral keels, no webbing; ventral pads present on toes II-V, not on inner toe; heels overlapping when flexed hind limbs held perpendicular to sagittal plane; shank in males 49.7-59.5 ($\bar{X} = 54.5 \pm 0.8$, n = 13)% SVL, in females 49.3-60.6 ($\bar{X} = 54.8 \pm 0.7$, n = 21)%.

Males have small, round, black testes.

Coloration.—Pale brown above with scattered brown flecks; dark brown anal triangle; canthal-supratympanic stripe dark brown; side of head and anterior flanks brown; labial bars indistinct, usually evident only as one band below eye and another half-moon along lip half way to tip of snout; limb bars distinct, slightly narrower than interspaces; posterior surfaces of thighs finely marbled or reticulated with brown; throat pale brown with small cream spots; chest and venter cream with indistinct brown reticulum (most noticeable on chest).

Distribution.—At moderate to intermediate elevations (1200-1900 m) on the Sierra Madre of Chiapas, Mexico.

Relationships.—*Eleutherodactylus sartori* has been included in the *pygmaeus*, *mexicanus*, and, finally, *rhodopis* groups of *Eleutherodactylus*. The transfers reflected successively more inclusive groupings rather than differences of opinions although Savage (1975:270) expressed doubts about Lynch's (1965a, 1970) association of *E. greggi* and *E. sartori* because the former has well-developed vomerine odontophores and they were reported as lacking in the latter. Now that more material is known and the skeletal features of *E. sartori* are known, it is clear that Taylor and Lynch erred in reporting that the species lacks vomerine teeth because teeth and odontophores are present but sometimes buried in the tissue of the palate. The throat of male *E. sartori* is darker than the venter and might be described as darkened in freshly-collected material. Phenetically, *E. sartori* is most similar to *E. mexicanus* but none of the shared traits can be considered a synapomorphy at present.

Eleutherodactylus omiltemanus (Günther)

Syrrophus omiltemanus Günther, 1900:216
[Syntypes: BM 1901.12.19.7-8, Omilteme, Guerrero, Mexico, 2400 m].

Hyloscirtus calcitrans Günther, 1900:230 [Syntypes: BM 1901.12.19.25-43, Omitlente, Guerrero, Mexico, 2400 m].

Eleutherodactylus calcitrans: Taylor, 1941a:91-93.

Eleutherodactylus omiltemanus: Lynch, 1970:175-176.

During the Smith-Taylor era of Mexican herpetology and continuing until 1970, this species was known as *E. calcitrans* (Günther), under which it accumulated most of its literature.

Diagnosis.—(1) skin of dorsum shagreen, bearing larger warts on lower back, that of venter areolate; (2) tympanum distinct, large and round in males, smaller in females; (3) snout subacuminate in dorsal view, rounded in lateral profile; canthus rostralis distinct; (4) IOD broader than upper eyelid in females, as wide as in males; low tubercles on upper eyelids; (5) vomerine odontophores concealed in small individuals, oval and narrowly separated in large females; (6) males lack vocal slits and nuptial pads; testes white; (7) first finger as long as second; fingers lacking expanded disks, pads on outer fingers; subarticular tubercles of fingers conical; (8) fingers lacking lateral keels; (9) no ulnar tubercles; (10) no heel or tarsal tubercles or folds; (11) two metatarsal tubercles, inner oval, large, not compressed, 3-5 times size of subconical outer; few supernumerary plantar tubercles; (12) toes lacking lateral fringes or webbing; toe disks narrow but larger than those of outer fingers; fifth toe shorter than third; (13) brown above with little indication of pattern except limb bars; throat brown with cream spots; venter cream; posterior surfaces of thighs dull yellow with brown spots or mottling; (14) adults small, males 21.2-26.9 ($\bar{x} = 24.0 \pm 0.7$, N = 8) mm, four females 32.3-36.5 ($\bar{x} = 34.1$) mm SVL.

Eleutherodactylus omiltemanus most closely resembles *E. transversalis*, *E. lauraster*, and *E. stejnegerianus* because each has the inner two fingers about the same length, short limbs, and areolate skin on the venter. The inner metatarsal tubercle (Fig. 3) of *E. omiltemanus* is much larger than those of *E. transversalis*, *E. lauraster*, and *E. stejnegerianus*. *E. transversalis*, *E. lauraster*, and *E. stejnegerianus* have numerous small supernumerary plantar tubercles, and *E. omiltemanus* is a larger frog. These four species share conical subarticular tubercles with *E. loki* and *E. rhodopis* but these last two species have inner tarsal tubercles, a thumb that is clearly longer than the second finger, and smooth skin on the venter. Savage et al. (1996) regarded *E. lauraster* as very distinctive in part because it has basal webbing of the toes

and the first finger shorter than the second. I do not see much evidence of either character in their illustrations but agree that *E. lauraster* is distinctive and probably most closely related to *E. transversalis* and *E. stejnegerianus*.

Description.—Head broader than long, as wide as body in males, narrower than body in gravid females; HW 40.7-45.1 ($\bar{x} = 43.2 \pm 0.4$, N = 8)% SVL in males, 39.3-44.8 ($\bar{x} = 42.2 \pm 0.5$, N = 13)% in females; snout subacuminate in dorsal view, rounded in lateral profile; nostrils very slightly protuberant, directed dorsolaterally; E-N 73.3-90.3 ($\bar{x} = 81.5 \pm 2.1$, N = 8)% eye length in males, 76.7-86.8 ($\bar{x} = 82.8 \pm 1.2$, N = 13)% in females; canthus rostralis sharp, weakly concave; loreal region concave, sloping abruptly to lips; lips slightly flared in larger females; a few slightly elevated warts on upper eyelid; upper eyelid width 95.0-100.0 ($\bar{x} = 99.3 \pm 0.7$, N = 7)% IOD in males, 75.0-100.0 ($\bar{x} = 87.6 \pm 2.6$, N = 12)% IOD in females; temporal region vertical; tympanum of males round, large, its length 85.2-119.4 ($\bar{x} = 100.8 \pm 3.8$, N = 8)% eye length, of females higher than long, smaller, its length 54.8-69.4 ($\bar{x} = 60.2 \pm 1.3$, N = 13)% eye length; postorbital tubercles

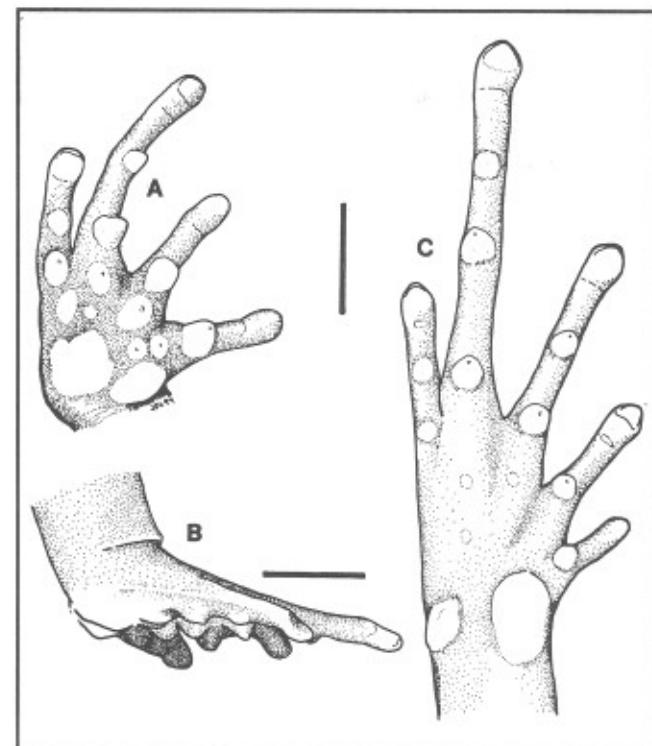


Figure 3. *Eleutherodactylus omiltemanus*. (A) Palmar view of hand. (B) Lateral view of hand. (C) Plantar view of foot. Based on USNM 304807. Scales equal 2 mm.

nonconical; supratympanic fold distinct, ending posterior to tympanum; short "dorsolateral" fold extending posteriorly from supratympanic fold to a point level with arm insertion; choanae small, round to wider than long, not concealed by palatal shelf of maxillary arch; vomerine odontophores sometimes poorly defined (small and buried in tissue of palate) but relatively large (twice size of a choana), oval, separated medially by distance nearly equal to odontophore width, bearing 4-7 teeth in a slanted row; tongue wider than long, not notched posteriorly, posterior 2/5 not adherent to floor of mouth; males lacking vocal slits and vocal sac.

Skin of dorsum shagreen (larger flattened warts visible on lower back), that of flanks, venter, and undersides of thighs areolate; skin of throat smooth; discoidal folds not apparent; no ulnar tubercles; palmar tubercle bifid, larger than oval thenar tubercle; supernumerary palmar tubercles large, nonconical; subarticular tubercles conical, small, simple (Fig. 3); fingers lacking lateral keels; fingers lacking discs, tips somewhat bulbous, outer fingers have terminal grooves (Fig. 3); first and second fingers of equal length; males lack nuptial pads on thumbs.

No tubercles or folds on heel or tarsus; inner metatarsal tubercle large, its length not quite twice its width, not laterally compressed, slightly shorter than length of first toe; outer metatarsal tubercle subconical, one-third to one-fifth size of inner; 0-3 supernumerary plantar tubercles; subarticular tubercles small, conical, simple; toes lacking lateral keels; toe tips bulbous, lacking disks but bearing terminal grooves except on Toe I (Fig. 3); first toe not short, tip of Toe I reaching to distal edge of subarticular tubercle of Toe II; Toe V shorter than Toe III; shank of males 46.6-51.9 ($\bar{x} = 48.5 \pm 0.6$, N = 8)% SVL, of females 47.3-54.4 ($\bar{x} = 50.8 \pm 0.7$, N = 15)%.

The testes are white; however, TCWC 10095 has testes lightly stippled with brown and TCWC 10092 has one white and one lightly dusted testis. The testes are reticulate in MZFC 2988.

Dorsum usually uniform dark brown in alcohol (occasional specimens have black or dark brown blotches on dorsum); sides of head and anterior flanks darker than dorsum; limb bands well-defined; throat and chest brown, usually with scattered cream spots, venter cream; posterior surfaces of thighs dull yellow with brown mottling.

Distribution.— Intermediate elevations (1818-2500 m) in central Guerrero, Mexico.

Remarks. Above, I compared *E. omiltemanus* only with species of the *rhodopis* series and not with the other two

species assigned to the *omiltemanus* group by Ford & Savage (1984). I am convinced of two things (developed in the Results section of this paper) — that *E. omiltemanus* is actually a member of the *rhodopis* group (or series) and that *E. daryi* and *E. greggi* are species of the *gollmeri* group, distantly related to *E. omiltemanus*.

The *Eleutherodactylus rhodopis* cluster. Smith & Taylor (1948) recognized five species and Shannon & Werler (1955) described two more. By the early 1960s, all seven were viewed as probably genetic variants of the same species and the "group" collapsed to its current state except for the confusion of some species of the *gollmeri* group with *E. rhodopis*. In the mid-1970s, following study of material at the University of Michigan, I came to the conclusion that two species were included in what was then known as *E. rhodopis*. My undocumented opinion was used by Lee (1980) in his study of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula (because each of us then thought I would publish my findings promptly). The account below is intended to document my opinion that both *E. loki* Shannon & Werler and *E. rhodopis* (Cope) should be recognized.

Most of the nominate species of the *rhodopis* group were described on the basis of specimens collected on the mountain slopes of central Veracruz, Mexico (*beatae*, La Perla, near Orizaba, 6000 ft.; *dorsocolor*, Tequeyutepet; *dunnii* and *mystaceus*, Cerro de los Estropajos, west of Jalapa; *plicatus*, Jalapa; *rhodopis*, Orizaba and Cordoba, *sallaei*, "Mexico", and *venustus*, Jalapa). The other two names (*loki* and *sanmartinensis*) were based on specimens from Volcán San Martín.

Savage (1987:27) provided a reasonably complete definition for *E. rhodopis* (*sensu lato*) but overlooked variation in size (Table 1) at maturity (and some minor, but correlated, differences). He reported that adult males reach 30 mm and adult females reach 40 mm [SVL], which is true for only a few population systems (Table 1). In order to evaluate variation in body size, I divided the distribution of the *rhodopis* cluster into a series of population systems, relying primarily upon material examined from the collections of KU, MZFC, and UMMZ. Adult males from Hidalgo, most of Puebla, and western Veracruz are large animals, often exceeding 25.0 mm SVL and adult females from these same populations achieve the sizes mentioned by Savage (1987), 34-44 mm SVL. The holotypes of three names (*beatae*, *mystaceus*, and *plicatus*) are males and are 25.0, 26.0, and 19.5 mm SVL, respectively. The holotypes of four names (*dorsocolor*, *dunnii*, *rhodopis*, and *venustus*) are adult females and are 39.2, 35.0, 40.2, and 35.0 mm SVL, respectively. The holotype of *sallaei* is a juvenile female 28.0 mm SVL. In

contrast, frogs from Volcán San Martín are markedly smaller. Twenty-two males are 16.4–22.7 mm SVL and females are 23.0–34.0 mm SVL, about the size of males of the larger form found on the Sierra Madre (23–29 mm SVL). The holotypes of *loki* and *sanmartinensis* are adult females 32.1 and 29.6 mm SVL.

In addition to the difference in size (Table 1), frogs from the Caribbean slopes of Hidalgo, Puebla, and Veracruz have uniformly white throats (no dark stippling) and lack small tubercles along the other edge of the tarsus and heel whereas those from the los Tuxtlas have dark stippling on the throats and anterior chest, have small tubercles along the outer edge of the tarsus, and have a cluster of small tubercles on the heel. Additionally, the frogs from the Caribbean slopes lack a ventral pad on the innermost toe and the innermost fingers whereas those from the Tuxtlas have circumferential grooves (pads) on all digits.

The larger frog having a white throat and lacking outer tarsal tubercles is found in Chiapas (Cintalapa, Tuxtla Gutierrez), Hidalgo (near Tenango de Doria), Puebla (Huachinango), and Veracruz (above Acultzingo, Banderilla, Jalapa, Orizaba). The Chiapas localities are relatively low (545–667 m) in contrast to those from Hidalgo, Puebla, and Veracruz (1500–2100 m). Samples from the Huatusco region of Veracruz suggest that either the two forms are sympatric or that they hybridize. UMMZ 119909 (7.5 km SW Huatusco) consists of eight individuals. These correspond to *rhodopis* in terms of throat color and size but have outer tarsal tubercles. UMMZ 119613 (3.2 km S Huatusco, 1330 m) consists of nine adult males (20.1–24.6 mm SVL, a juvenile female 28.9 mm SVL, and three adult females 37.8–38.8 mm SVL). In color and tarsal features they are *E. rhodopis*. UMMZ 117045 (3.2 km SW Huatusco, 1303 m), collected either at the same site or very nearby contains two specimens, a male 22.3 mm SVL and a gravid female 28.0 mm SVL, here assigned to *E. loki*. UMMZ 118193 (3.2 km SW Huatusco, 1303 m) contains four gravid females 33.6–35.7 mm SVL. They lack the outer tarsal tubercles but have a light dusting of brown on their throats. Collections from the Vista Hermosa area (population 7) of northern Oaxaca (1500–1600 m) contain relatively large frogs (assigned here to *E. loki*) having outer tarsal tubercles and darkened throats. The sample also includes a juvenile female 25.2 mm SVL.

Collections from Volcán San Martín range in altitude from 455 m to 1200 m but all individuals correspond to the smaller frog as do frogs from the lowlands of northern Oaxaca, northern Chiapas, Tabasco, and the Pacific versant of Chiapas, Guatemala, and El Salvador (Table 1). These data might be interpreted as reflecting an inverse rela-

tionship between body size and altitude except for the frogs from central Chiapas (large size, relatively low elevation). The Vista Hermosa (Oaxaca) frogs are from higher elevations than the remaining dark-throated frogs with outer tarsal tubercles and are nearly as large as those from west-central Veracruz and adjacent Hidalgo and Puebla. The collections from the Huatusco region are from localities of intermediate elevations (ca 1300 m) and contain frogs exhibiting a mixture of character states but some of each extreme combination).

I do not have evidence of sympatry at present, but the available data are tantalizing, suggesting that sympatry will be observed with further collecting (MZFC 1226–28, from 3 km N Jalapa, road to Naolinco, are *E. loki*, from an area otherwise populated by the larger *E. rhodopis*, population system 2). If size were the only feature separating the two groups, I would interpret the data most parsimoniously as an altitude effect. The other differences cannot be so interpreted and, in spite of the apparent merging of the two forms in the Huatusco region (which I interpret as evidence of hybridization), I recommend recognizing two species in what has been called *Eleutherodactylus rhodopis* (Cope). One, found at moderate elevations in Hidalgo, Puebla, western Veracruz, and at low elevations in central Chiapas, is the larger *E. rhodopis* which has seven synonyms (*Hylodes beatae* Boulenger, *Eleutherodactylus dorsococoncolor* Taylor, *E. dunnii* Barbour, *Syrrhophus mystaceus* Barbour, *Hylodes plicatus* Günther, *H. sallaei* Günther, and *H. venustus* Günther). The other smaller species, found mostly at lower elevations (San Luis Potosí to northwestern Honduras along the Atlantic versant and from the Isthmus of Tehuantepec to El Salvador along the Pacific versant), is *E. loki* Shannon & Werler. It has a single synonym (*E. sanmartinensis* Shannon & Werler).

Eleutherodactylus rhodopis (Cope)

Lithodytes rhodopis Cope, 1867: 323 (Lectotype: USNM 16558, Orizaba and Córdoba, Veracruz, Mexico).

Hylodes sallaei Günther, 1869: 487 (Holotype: BMNH 57.7.31.27, "Mexico").

Hylodes plicatus Günther, 1900: 228 (Holotype: BMNH 1901.12.19.38, Jalapa, Veracruz, Mexico).

Hylodes venustus Günther, 1900: 234 (Holotype: BMNH 1901.12.19.37, Jalapa, Veracruz, Mexico).

Hylodes beatae Boulenger, 1903: 552 (Syntypes: BMNH 1903.9.30.236–237, La Perla, near Orizaba, Veracruz, Mexico).

Table 1. Variation in sizes at maturity in *Eleutherodactylus loki* and *E. rhodopis*. Populations are identified by number and are localized on the distribution map (Fig. 4). Values are reported for adults as the range (followed by mean, in boldface, ± 1 Standard error of the mean and sample size). If no sample size is indicated, there is a single observation or two (when a range is provided).

Pop.	ID	Adult males	Juv females	Yg females	Adult females
1	R	22.8-28.5 (25.5 , 6)	24.6-31.5(3)	31.3-32.3	37.6-45.7 (42.2 \pm 1.3, 7)
2	R	18.1-26.6 (23.5 \pm 0.4, 30)	23.1-27.7(7)	34.9-38.3	36.1-43.9 (39.4 \pm 0.6, 17)
3	R	23.2-26.5 (24.8 \pm 0.3, 12)			36.1-41.2 (38.5 \pm 0.6, 9)
4A	R	17.5-24.6 (22.3 \pm 0.4, 21)	13.0-32.0(9)		33.6-38.8 (36.1 \pm 0.6, 10)
4B	L	22.3			28.0
5	L	14.9-22.8 (18.8 \pm 0.4, 24)	20.2-23.7(5)	25.5	23.0-34.3 (27.9 \pm 0.4, 50)
6	L	21.2-24.2 (22.6 , 6)			28.6-34.0 (31.6 , 5)
7	L	17.8-25.6 (21.4 \pm 0.4, 21)	15.0-25.2(6)	27.6	29.5-37.6 (33.7 \pm 0.4, 21)
8	L	17.1-23.0 (20.5 \pm 0.3, 29)		23.4	25.0-31.7 (28.5 \pm 0.4, 25)
9	L	18.3-23.0 (20.7 \pm 0.4, 11)	17.5-25.1(3)	23.9	26.3-30.9 (28.8 \pm 0.4, 12)
10	L	20.1-23.7 (21.4 , 4)	20.2		30.8
11	R	23.5	30.0	31.5-33.1(3)	
12	R	24.2-24.3	27.4	36.1	37.1
13	L	19.1-23.4 (20.8 , 5)	25.7-26.4(3)		29.2-34.6 (31.2 \pm 0.4, 13)
14	L	16.8-20.6 (18.6 \pm 0.2, 20)	13.6-15.2(5)		21.5-28.9 (25.9 \pm 0.6, 12)
15A	L	15.9-22.0 (19.4 \pm 0.2, 49)	24.6-25.2(6)	24.7-28.2	24.5-31.6 (28.5 \pm 0.3, 43)
15B	L	22.9			27.5-32.4 (30.5 , 4)
16	L	22.6-23.9	24.8(2)		34.1-36.0
17	L	18.6-24.6 (21.6 \pm 0.3, 25)	27.7-30.0		27.7-35.0 (30.9 \pm 0.4, 19)
18	L	19.6-21.9 (20.8 , 5)		25.0-28.4	28.7-34.0 (31.3 \pm 0.6, 8)
19	L		25.5		

Eleutherodactylus rhodopis: Kellogg, 1932:97-98.

Eleutherodactylus dunnii Barbour, 1922: 111 (Holotype: MCZ 8242, Cerro de Los Estropajos, W of Jalapa, Veracruz, Mexico).

Syrrophus mystaceus Barbour, 1922: 112 (Holotype: MCZ 8241, Cerro de Los Estropajos, W of Jalapa, Veracruz, Mexico).

Eleutherodactylus dorsocoloratus Taylor, 1941b: 152 (Holotype: USNM 110619, Tequeyutepec, Veracruz, Mexico).

Diagnosis. (1) Skin of dorsum finely tuberculate, bearing system of thin folds in many polymorphs, that of venter smooth; (2) tympanum distinct, large and round in males, smaller and oval in females; (3) snout acuminate to subacuminate in dorsal view, rounded in profile; canthus rostralis sharp, concave to straight, (4) IOD narrower than upper eyelid width; no cranial crests; upper eyelid not bearing pungent tubercles; (5) vomerine odontophores prominent, triangular in outline, closely juxtaposed, between and behind choanae; (6) males lack vocal slits; nuptial pad present on thumb; testes white; (7) first finger

slightly longer than second, narrow disks on fingers; innermost fingers, at least thumb, lack ventral pads; subarticular tubercles large, conical; (8) no lateral keels on fingers; (9) no ulnar tubercles; (10) inner edge of tarsus bearing inner tarsal tubercle, sometimes set on vague fold; no outer tarsal tubercles; heel lacking cluster of small tubercles; (11) two metatarsal tubercles, inner elongate, 3-4 times size of subconical outer; numerous small supernumerary plantar tubercles; (12) toes bearing nearly cuspidate disks on Toes III-IV; innermost toe lacks ventral pad; toes lack lateral fringes, keels, and webbing; Toe III longer than Toe V when each are apressed to Toe IV; (13) color pattern extremely variable and polymorphic; dorsum usually gray to dark brown with brown to black blotches, spots, or stripes; posterior surfaces of thighs brown; lips and limbs banded; throat and venter white; (14) adults moderate-sized, males 17.5-28.5 (rarely less than 20.0) mm SVL, females 33.6-45.7 (rarely less than 35.0) mm SVL.

Descriptions. The descriptions of most synonyms are brief and emphasize what is now viewed as pattern polymorphism (Barbour, 1922, Boulenger, 1903, Kellogg, 1932, and Taylor 1941b).

Distribution. Largely restricted to western Veracruz and adjacent Hidalgo and Puebla (Fig. 4) between 1200 and 2100 m elevation. There is also an apparently disjunct population in central and southeastern Chiapas (and adjacent Oaxaca).

Remarks. The issue, of whether there are two species of the *rhodopis* cluster in Mexico, Belize, El Salvador, Guatemala, and Honduras remains to be tested critically. Savage's (1987) failure to consider adult size (other than maximum size) in carrying out taxonomic decisions, allowed him to repeat an earlier error (Savage & Emerson, 1970) wherein he failed to detect *E. stejnegerianus* among his samples of *E. branfordi*, clouding an otherwise

marvelous analysis of polymorphic variation. Those two taxa were first recognized on the basis of molecular evidence (Miyamoto, 1983) but turned out to be distinguishable by size and secondary sex characters as well (personal observation, 1984).

The critical areas lie in Puebla, Veracruz, eastern Oaxaca, and in central Chiapas where *E. loki* appears to be replaced at higher elevations by *E. rhodopis*. My limited samples suggest sympatry (or near sympatry) in the Huatusco and Jalapa regions of western Veracruz but those samples are nowhere sufficient to resolve the issue. Unfortunately, habitat destruction may have rendered the question moot.

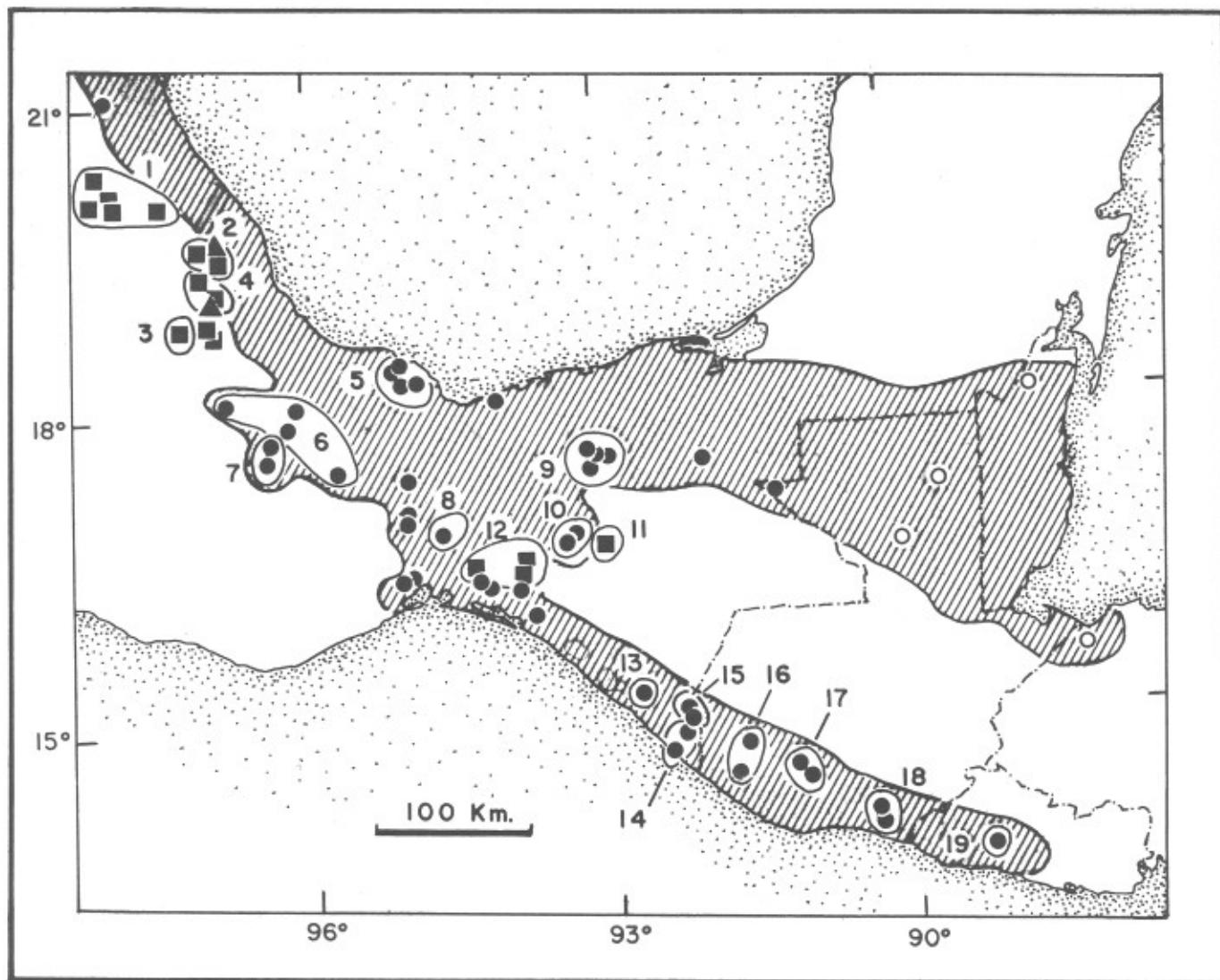


Figure 4. Map of the known distributions of *E. loki* (circles) and *E. rhodopis* (squares). Localities of near sympatry are represented by triangles. Open symbols represent literature records. Population systems are identified by number (see Table 1).

Eleutherodactylus loki Shannon & Werler

Eleutherodactylus loki Shannon & Werler, 1955: 368. (Holotype: Formerly FAS 4748, Volcán San Martín, Veracruz, Mexico, 1060 m. Deposited in UIMNH).

Eleutherodactylus sanmartinensis Shannon & Werler, 1955: 375. (Holotype: Formerly FAS 4750, Volcán San Martín, Veracruz, Mexico, 1060 m. Deposited in UIMNH). **New synonymy.**

Diagnosis. (1) Skin of dorsum finely tuberculate, bearing system of thin folds in many polymorphs, that of venter smooth; (2) tympanum distinct, large and round in males, smaller and oval in females; (3) snout acuminate to subacuminate in dorsal view, rounded in profile; canthus rostralis sharp, concave to straight, (4) IOD narrower than upper eyelid width; no cranial crests; upper eyelid not bearing pungent tubercles; (5) vomerine odontophores prominent, triangular in outline, closely juxtaposed, between and behind choanae; (6) males lack vocal slits; nuptial pad present on thumb; testes white; (7) first finger slightly longer than second, narrow disks on fingers; all fingers bearing ventral pads; subarticular tubercles large, conical; (8) no lateral keels on fingers; (9) no ulnar tubercles; (10) inner edge of tarsus bearing inner tarsal tubercle, sometimes set on vague fold; series of small tubercles along outer edge of tarsus; cluster of small tubercles on heel; (11) two metatarsal tubercles, inner elongate, 3-4 times size of subconical outer; numerous small supernumerary plantar tubercles; (12) toes bearing nearly cuspidate disks on Toes III-IV; all toes bearing ventral pads; toes lack lateral fringes, keels, and webbing; Toe III longer than Toe V when each are apressed to Toe IV; (13) color pattern extremely variable and polymorphic; dorsum usually gray to dark brown with brown to black blotches, spots, or stripes; posterior surfaces of thighs brown; lips and limbs banded; venter white but throat and chest heavily stippled with brown; (14) adults small, males 14.9-25.6 (rarely more than 24.0) mm SVL, females 21.5-37.6 (rarely more than 34.0) mm SVL.

Descriptions. The original descriptions of *E. loki* and *E. sanmartinensis* (each of adult females) are available in **Shannon & Werler (1955)**.

Distribution. Mostly in low elevation sites but from sealevel to 2100 m from San Luis Potosí along the Caribbean lowlands to Belize and northwestern Honduras; crossing the Isthmus of Tehuantepec and thence southeast along the Chiapas and Guatemalan versant to El Salvador (Fig. 4).

Remarks. There is clearly an altitude effect on size, individuals from higher elevations are slightly larger than those from the lowlands (Table 1, population systems 14,

15A, and 15B represent progressively higher samples along the slopes of Volcán Tacaná and mean sizes increase; population system 16 is from generally higher collecting sites than 17-18, in southern Guatemala; and population system 7 on the Sierra Juárez of northern Oaxaca is from 1500 to 2100 m).

Results (Systematics)

Apparent Synapomorphies Within *Craugastor*

Lynch (1986) argued that *Craugastor* was diagnosed by the E condition of the adductor muscles of the jaw (and trigeminal nerve). However, no other proposed synapomorphies are available for this clade. In order to examine Savage's hypothesis critically, additional synapomorphies are needed. I suggest that the following four characters are synapomorphies and that they call for a very different hypothesis concerning the relationships of frogs of the subgenus *Craugastor*.

(A) *Strong Sexual Dimorphism in Tympanum Size.* Many authors have noted the pronounced difference in tympanum size in adult males and females of many species of *Craugastor* (Fig. 5). In addition, many species do not exhibit sexual dimorphism in tympanum size (e.g., *E. augusti*, Zweifel, 1956). In other species of *Eleutherodactylus* (outside of the subgenus *Craugastor*), tympanum size either shows no variation among sexes or males have only slightly larger tympani than do females. The two conditions seen in species of *Craugastor* (dimorphic, not dimorphic) are contrasted with a single condition in other *Eleutherodactylus* (not dimorphic), enabling us to conclude that the not dimorphic condition is plesiomorphic and the dimorphic condition is apomorphic. Furthermore, ontogenetic observations (of species within *Craugastor*) reveal that the dimorphic condition is derived because young males have tympani the same size as females (Lynch, 1965b).

Strong sexual dimorphism is seen in all species assigned to the *biporcatus*, *gollmeri*, *milesi*, *omiltemanus*, and *rhodopis* groups. Although frogs of the *alfredi* group vary in tympanum size (Campbell & Hillis, 1989), no species appears to exhibit marked sexual dimorphism. No dimorphism is apparent in the two species of the *bufoniformis* group nor in the two species of the *augusti* group studied by Zweifel (1956). *Eleutherodactylus occidentalis*, assigned to the *augusti* group by Lynch (1976b), does exhibit pronounced dimorphism. Four species (*anatipes*, *anomalus*, *cheirolethrus*, and *zygodactylus*), sometimes assigned to the *rugulosus* group (Savage et al., 1988), differ from the other 15 species in lack-

ing dimorphism in tympanum size. Four species (*andi*, *bocourti*, *cuaquero*, and *emcelae*) previously assigned to the *fitzingeri* group (Savage, 1987) differ from the remaining eight species in lacking dimorphism as well.

(B) *Fusion of the eighth and sacral vertebrae.* Nine species of *Craugastor* exhibit fusion of the sacrum and first presacral vertebrae. Seven of these were assigned to the *gollmeri* group by Savage (1987). *Eleutherodactylus daryi* and *E. greggi* were assigned to the *omiltemanus* group by Ford & Savage (1984). No other *Craugastor* (including *E. omiltemanus*) exhibit this fusion. Comparable fusions are seen in two species of the *galdi* group of the subgenus *Eleutherodactylus* (Lynch, 1996) and in some species of the *ricordii* group of the subgenus *Euhyas* (Joglar, 1986). This sort of fusion also is known for the *Rana palmipes* group (Lynch, 1965c) and a small clade of African ranids (Clarke, 1981). For at least *E. gollmeri* and *E. noblei*, ontogenetic changes reveal that fusion is derived. The most parsimonious solution is to view fusion (apomorphic) as derived independently at least five times.

(C) *Fifth toe longer than the third.* Lynch & Duellman (1997) argued that the state of a fifth toe shorter than the third is plesiomorphic (that condition occurs in 61 species of *Craugastor*). The species of the *alfredi* group and *E. bocourti* are peculiar in having the fifth toe longer than the third. This character is complicated because there is a third state (also derived) that Lynch & Duellman (1997) argued had evolved only once in contrast to no fewer than five independent acquisitions of the state exhibited by the *E. alfredi* group.

(D) *Heavy cranial crests borne laterally on frontoparietal bones.* Only three species of *Craugastor* have elevated cranial crests (*biporcatus* group). Although comparable crests occur as well in some members of the subgenus *Eleutherodactylus*, the condition seen in the *biporcatus* group is viewed as derived relative to the absence of cranial crests.

If each of these four apomorphies is argued to have evolved once in frogs of the subgenus *Craugastor*, then some of the species groups recognized by Savage (1987) will require dismemberment, specifically the *augusti* group (removing *E. occidentalis*), the *fitzingeri* group (removing *E. bocourti* to the *alfredi* group and removing *E. andi*, *E. cuaquero*, and *E. emcelae*), the *omiltemanus* group (removing *E. daryi* and *E. greggi* to the *gollmeri* group), and the *rugulosus* group (removing *E. anatipes*, *E. anomalus*, *E. cheiroplethus*, and *E. zygodactylus*).

Monophyly of Gollmeri, Omiltemanus, and Rhodopis Groups

As mentioned above, there is no character known to link the *gollmeri* and *omiltemanus* groups as being more closely related to one another than is either to the *rhodopis* group. At present, including the changes advocated above, the *Eleutherodactylus gollmeri* group contains seven species (*E. chac*, *E. gollmeri*, *E. laticeps*, *E. lineatus*, *E. mimus*, *E. noblei*, and *E. rostralis*), the *Eleutherodactylus omiltemanus* group contains three species (*E. daryi*, *E. greggi*, and *E. omiltemanus*), and the *Eleutherodactylus*

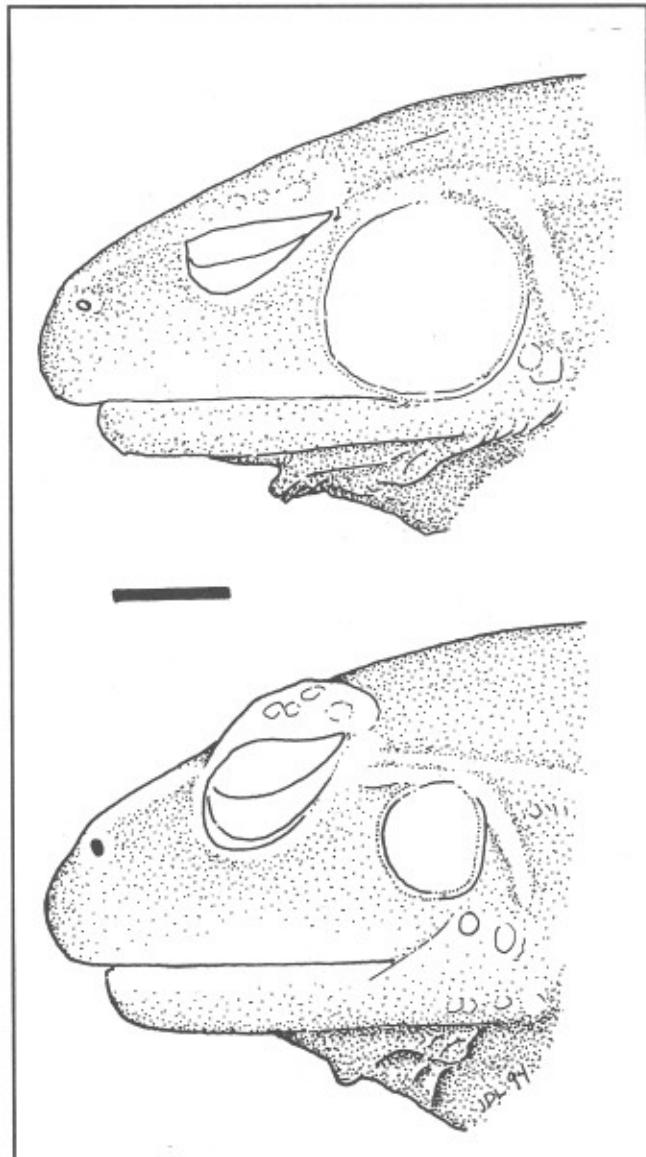


Figure 5. Sexual dimorphism in tympanum size in *Eleutherodactylus omiltemanus*. (Top) Male, USNM 304807. (Bottom) Female, CNHM 124684. Scale equals 2 mm.

rhodopis group contains eleven species (*E. bransfordii*, *E. hobartsmithi*, *E. jota*, *E. lauraster*, *E. loki*, *E. mexicanus*, *E. podiciferus*, *E. pygmaeus*, *E. rhodopis*, *E. sartori*, and *E. stejnegerianus*).

These three groups as well as the *fitzingeri* group were defined by **Ford & Savage** (1984) and **Savage** (1987) using twenty characteristics (one karyological, two myological, and seventeen features of external anatomy). Karyological data are available for few species, making the characteristic difficult to evaluate. One of the myological features is of no use within *Craugastor* because it is a synapomorphy of *Craugastor* (**Lynch**, 1986); I have argued that the other myological feature was overinterpreted by Savage and his coworkers (**Lynch**, 1993). The features of external anatomy include two of head shape (chunky vs slender, narrow vs broad), cranial crests, vomerine odontophores, vocal slits in males, nuptial pads in males, tympanum (prominent vs concealed), inguinal glands, disks of fingers and toes (expanded or not, some or all digits, sizes of outer disks relative to those of inner digits, emargination and shape), lengths of inner two fingers, subarticular tubercles (rounded vs projecting), supernumerary tubercles of foot, supernumerary tubercles of hand, tarsus (fold, tubercle, or no ornamentation), toe webbing (none vs basal vs extensive), and texture of venter (smooth vs granular). One characteristic involving the head (chunky vs slender) appears descriptive and too subjective to use. Another characteristic mentioned for the *gollmeri* group ("elegant") suffers from the same difficulty.

Errors in group assignments made on the basis of such a list of characteristics results from failure to distinguish between primitive and derived states and/or incorrect polarizing of characteristics. **Savage's** (1987) account does not contain an explicit explanation of polarization although he does refer to primitive and derived conditions and does identify one outgroup. I am not able to agree that Savage has correctly polarized the characteristics he used and am thus unable to agree that his assertions of monophyly for several groups are objective.

The Eleutherodactylus omiltemanus Group. This species group was crafted by **Ford & Savage** (1984) to accommodate two species from the highlands of Chiapas and Guatemala and one species from central Guerrero. Although *E. greggi* and *E. omiltemanus* were long considered species of the *mexicanus* group, **Lynch** (1976a) assigned them to his *unistrigatus* group based on finger lengths and the texture of the venter. This created a biogeographic enigma, as noted by **Ford & Savage** (1984) who pointed out that the *daryl-greggi-omiltemanus* group

was separated by 600 km from the nearest locality for any species of the *unistrigatus* group (but they neglected to point to the 800 km gap internal to their species group). Of greater significance, they pointed out that these three species share the "E" condition of the *m. adductor mandibulae* in contrast to the "S" condition seen in frogs of the *unistrigatus* group.

Lynch (1986) agreed and extended the argument by asserting that the "E" condition is a synapomorphy linking these three species with more than 70 others in the subgenus *Craugastor*. **Ford & Savage** (1984) used the "E" condition of the *m. adductor mandibulae*, the "DFSQAT" condition of the *m. depressor mandibulae*, and the observation that *E. greggi* has a karyotype of $2N = 22$ (and *N.F. = 40*) to argue "that the *daryl-greggi-omiltemanus* group forms a natural unit...."

However, taken individually or collectively, these three characters are either plesiomorphic within *Craugastor* or represent characters for which polarities remain to be established (**Lynch**, 1986, 1993). Therefore, they cannot serve as sufficient evidence to assert that the *omiltemanus* group is a natural unit.

The "evidence" that these three species form a natural unit must be the "trivial features of morphology that are subject to many convergences in the genus" (quoted from **Ford & Savage**, 1984:5) so roundly criticized by **Savage & DeWeese** (1979, 1981). **Ford & Savage** (1984:5) characterized the three frogs as having "narrow non-emarginate finger and toe disks, no tarsal fold or tubercle, no toe webbing, finger I shorter than finger II, a strongly granulate (areolate) venter, a distinct sub-integumentary inguinal gland, and no vocal slits in adult males."

If these seven characteristics are treated as a combination and that combination is viewed as a feature, then the *omiltemanus* group can be diagnosed. The grouping of *E. omiltemanus* with *E. daryl* and *E. greggi* is a consequence of confusing combinations with characters and evidence.

Savage (1987) contrasted frogs of the *gollmeri* group with those of the *rhodopis* Series, in part, on the grounds that the former were "long-legged" frogs and the latter have "short legs." But, as shown by **Savage** (1987), *E. laticeps* varies ontogenetically in leg length. Even ignoring that species, the shanks of *gollmeri*, *lineatus*, *mimus*, and *noblei* are 54.8-72.6% SVL. *Eleutherodactylus daryl* and *E. greggi* have comparably long hindlegs (shank 61-71% SVL) but *E. omiltemanus* has markedly shorter legs (shank 47-54% SVL) as noted by **Günther** (1900) and **Taylor** (1941a). *Eleutherodactylus mexicanus*, *E. loki*, and

E. rhodopis have hindlegs that are comparable in length (shank 49.1-72.8% SVL) to those of the "long-legged" members of the *gollmeri* group (when expressed as shank/SVL). The "shortness" of the legs of some of these frogs is evident when adpressing the hindlimb against the body and must reflect either differences in thigh length or the length of the trunk. *Eleutherodactylus sartori* has shorter legs than *E. mexicanus* but they are not so short as the hindlimbs of *E. omiltemanus*.

Eleutherodactylus daryi and *E. greggi* have a habitus more consistent with the stockier members of the *gollmeri* group (e.g., *E. chac* and *E. lineatus*) than with that of *E. omiltemanus* whose chunky body and head appear more like members of the *rhodopis* Series.

Savage (1987) distinguished the *gollmeri*, *omiltemanus*, and *rhodopis* groups using non-karyological characteristics as well (so that species lacking karyologic data could be assigned to groups and Series). Comparing the definitions he provides, the *gollmeri* group is distinguished because its members possess "one or more disc cover pointed" and "some disc pads swollen to cuspidate". His claim that these are synapomorphies of the *gollmeri* group is true only in a restricted and contingent sense where he uses the *fitzingeri* group as the ancestor for the *gollmeri* group and in so doing ignores the *rhodopis* group.

However, pointed digital disk covers occur in frogs of the *diastema* group (which also have swollen to cuspidate disc pads). Of greater concern is that such features are sometimes apparent in *E. loki* (Fig. 2C-D) and *E. rhodopis*, species long-associated (**Smith & Taylor**, 1948) with frogs now assigned to the *gollmeri* group. Even the projecting subarticular tubercles of the *gollmeri* group appear as well in *E. rhodopis* (**Taylor**, 1952). In general, the species assigned by **Savage** (1987) to the *gollmeri* group have larger disks (greater expansion of the digit tip) than do the frogs of the *rhodopis* Series but considerable variation is evident.

Cranial Morphology and Osteology

Eleutherodactylus sartori.—Each specimen dissected exhibits bilaterally the E condition of the adductor muscles (the mandibular ramus of the trigeminal nerve passes medial to the most external adductor). Each exhibits a condition of the *m. depressor mandibulae* in which the fibers originating on the squamosal do not extend medial to the crest of the otic ramus of the squamosal (lack the "flap" condition) and in which approximately 20% of the fibers originate on the dorsal fascia and 80% originate on

the squamosal (and possibly on the posterior wall of the tympanic annulus). Such a condition is termed DFSQAT. The trigeminal nerve character is what is to be expected for a species of the *rhodopis* series (**Lynch**, 1986; **Savage**, 1987). The depressor muscle character is what is expected for **Savage** (1987) but not for **Lynch** (1993) who found a dorsal flap in other species of this series.

The skull is broader than long and moderately acuminate. The maxillary arch is complete. The nasals are large, with rounded medial borders, and are separated medially (Fig. 6B). The nasals are separated widely from the frontoparietals, exposing the sphenethmoid. The anterior border of the frontoparietals is convex so that the most medial portions extend farther anteriorly than do the lateral portions. The frontoparietals closely approach one another and essentially cover the fontanelle. The frontoparietals do not bear crests and are not fused to the prootics or exoccipitals. The epiotic eminences are low, barely reaching above the surface of the relatively short crista parotica.

The palatal shelf of the premaxilla is dissected deeply. That of the maxilla is less broad. The vomers are widely separated and tri-radiate. The dentigerous process is not reduced in size and bears a low odontophore on its posterior extent (Fig. 7B). The odontophore bears a clump of teeth. The neopalatines are large bones that extend medially to lie just posterolateral to the most posterior portion of the vomer. The cultriform process of the parasphenoid is blunt anteriorly, does not reach to the vomers, and does not taper. The alary processes of the parasphenoid are long and slightly deflected posteriorly. The occipital condyles are widely separated and not stalked. The median rami of the pterygoids are long and extend medially to overlap the lateral extent of the parasphenoid. The anterior and posterior rami of the pterygoids are not angled relative to one another.

In lateral view, the alary processes of the premaxillae are oriented vertically. The nasals cover much of the nasal capsule laterally but do not reach the *pars facialis* of the maxilla. The quadratojugal is long and slender and broadly overlapped by the posterior end of the maxilla. The zygomatic ramus of the squamosal is deep and only about two-thirds the length of the otic ramus (Fig. 8B).

Eight procoelous vertebrae lie anterior to the sacrum. Each of the nine vertebrae is independent (no fusion).

Species of the Rhodopis Series.—I examined crania of seven species of the *rhodopis* group (*bransfordii*,

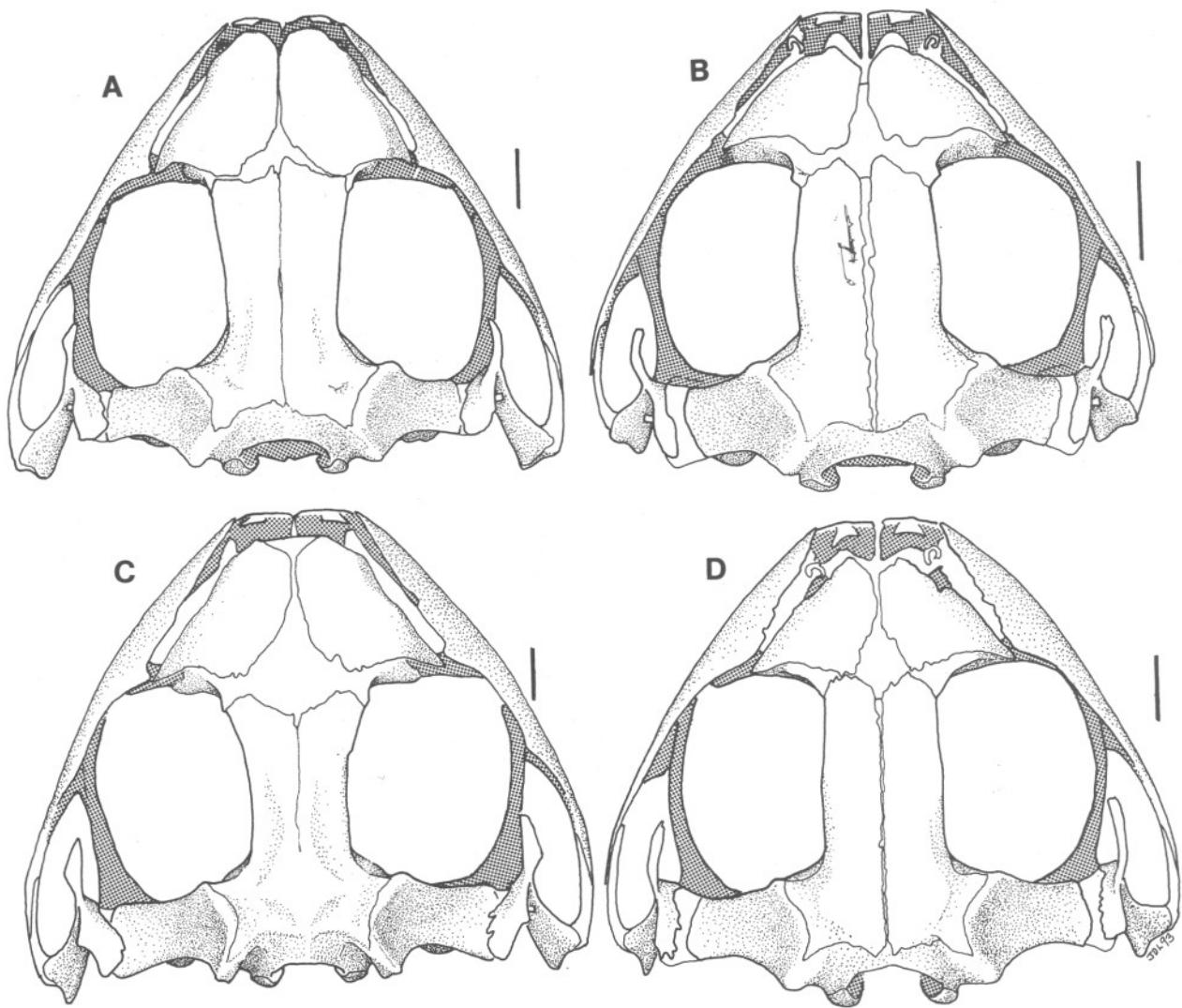


Figure 6. Dorsal views of crania of four species of the subgenus *Craugastor*. (A) *E. rhodopis*, KU 54072, (B) *E. sartori*, UMMZ 88366, (C) *E. rostralis*, KU 209112, (D) *E. greggi*, UMMZ 88007. Scales equal 2 mm.

mexicanus, *podiciferus*, *pygmaeus*, *rhodopis*, *sartori*, and *stejnegerianus*). In most of these, the nasals are large, broadly in contact medially, and cover most of the dorsal aspect of the nasal capsules and sphenethmoid as in *E. rhodopis* (Fig. 6A). *Eleutherodactylus mexicanus*, *E. pygmaeus*, and *E. sartori* have smaller nasals not extending so far posteriorly or medially and having a lesser median contact (if any). The anterior edges of the frontoparietals are transverse with a suggestion of a convex border medially (Fig. 6A) in all of these except *E.*

mexicanus although the slight separation of the frontoparietals obscures the prominence of the medial extension of the frontoparietal in *E. sartori*. In *E. mexicanus*, the anterior border of the frontoparietals is transverse without a convex border. The frontoparietals occlude the frontoparietal fontanelle, have nearly parallel lateral borders, lack cranial crests, and are not fused to the prootics. The otic shelf of the squamosal is narrow in *E. mexicanus*, *E. pygmaeus*, and *E. sartori* (Fig. 6B) but is broader in the other taxa (Fig. 6A).

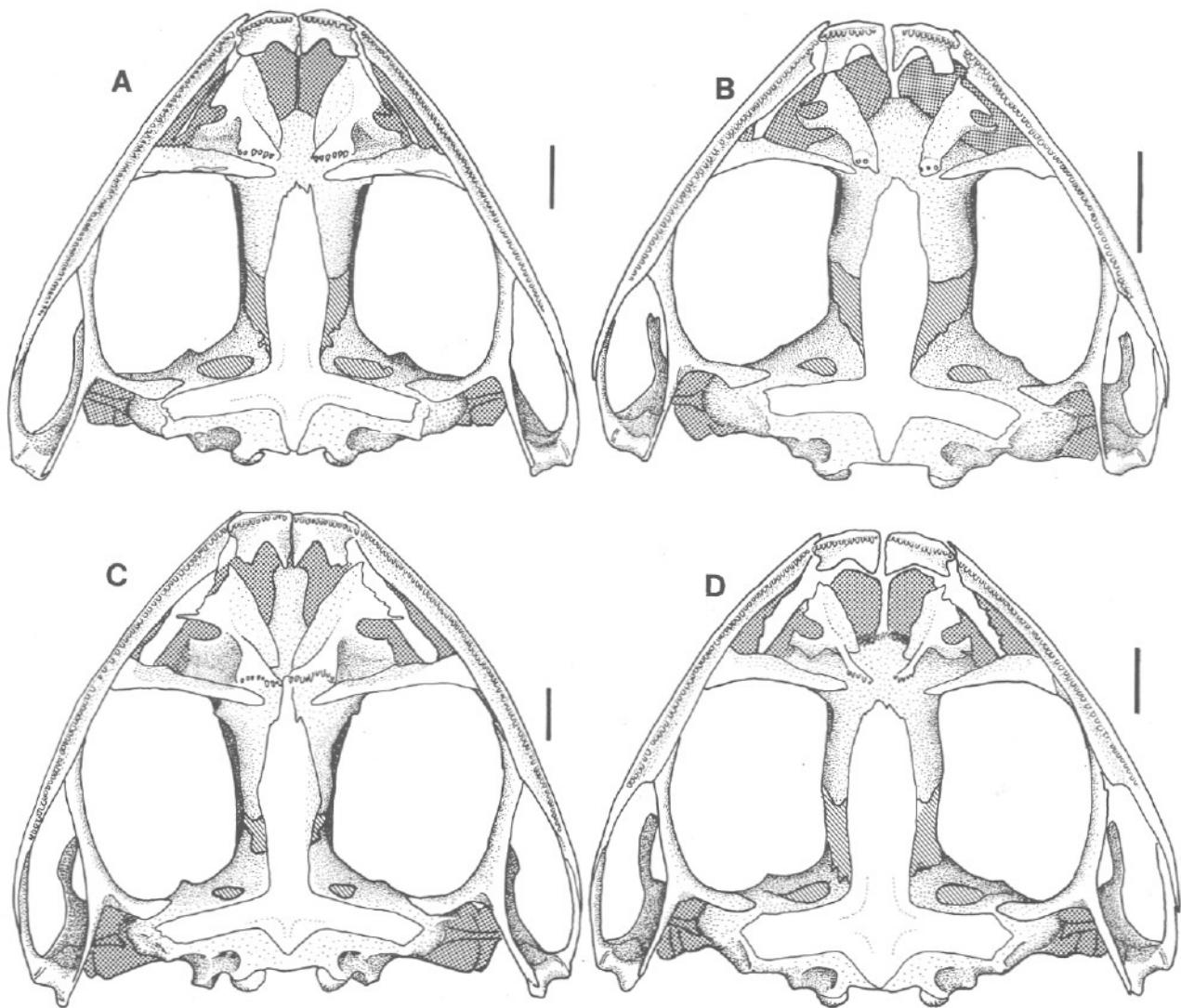


Figure 7. Ventral views of crania of four species of the subgenus *Craugastor*. (A) *E. rhodopis*, KU 54072, (B) *E. sartori*, UMMZ 88366, (C) *E. rostralis*, KU 209112, (D) *E. greggi*, UMMZ 88007. Scales equal 2 mm.

The alary processes of the premaxillae are vertical in all taxa and most have a deep *pars facialis* of the maxilla (like that of *E. sartori*, Fig. 8B). The zygomatic ramus of the squamosal is shorter than the otic ramus and is pointed in most taxa (*E. sartori* differs in having a blunt zygomatic ramus). The palatal shelf is dissected deeply (Fig. 7) in most taxa (less deeply in *E. transfordii* and *E. rhodopis*, Fig. 7A). The vomers are large and widely separated with relatively massive triangular odontophores in *E. transfordii*, *E. podiciferus*, *E. rhodopis* (Fig. 7A) but have

smaller odontophores and narrower dentigerous processes in *E. mexicanus* and *E. sartori* (Fig. 7B). *Eleutherodactylus pygmaeus* lacks odontophores and teeth and has a long thin bony projection (dentigerous process) extending posteromedially to a point just medial to the neopalatines. The cultriform process of the parasphenoid is pointed and extends to the level of the neopalatines in *E. transfordii*, is somewhat blunter and slightly shorter in *E. rhodopis* (Fig. 7A) and *E. sartori* (Fig. 7B), and more obviously blunt and shorter in the other taxa. The alary processes of

the parasphenoid are deflected slightly posteriorly and the posterior process of the parasphenoid extends nearly to the foramen magnum in all taxa. The pterygoids are well ossified and the anterior ramus extends halfway up the orbit in all taxa. The median ramus is shorter in *E. mexicanus* and *E. pygmaeus* (not reaching medially as far as the lateralmost level of the parasphenoid ala) whereas in the other taxa the median ramus reaches a level that overlaps the lateralmost level of the ala (the two elements do not meet). Each of the ten species examined has eight articulating procoelous presacral vertebrae.

A Synapomorphy for the Gollmeri Group.—In his account of West Indian *Eleutherodactylus*, **Joglar** (1986) included the first report of fusion of the sacrum and the adjacent presacral vertebra in two species of the *gollmeri* group (the record is buried in a lengthy table and easily overlooked). After verifying that Joglar's five specimens exhibited the fusion, I surveyed additional material of all seven species of the *gollmeri* group. Dissections of three to seven specimens of each species ($N = 29$) demonstrated that all exhibit fusion of the eighth and sacral vertebrae. In the case of *E. gollmeri*, I examined 14 specimens of

various sizes. Those less than 19 mm SVL ($N = 4$) do not exhibit the fusion but the ten specimens 20-50 mm SVL do exhibit the fusion. I assume that in all seven species, fusion occurs after hatching but before the animal is mature. Such a feature appears to be an unequivocal synapomorphy linking the seven species of the *gollmeri* group as recognized by **Savage** (1987).

When I surveyed the remaining species of *Craugastor*, I found only the condition of eight presacral vertebrae except for two species. Both *E. daryi* and *E. greggi* have the sacrum fused to the last presacral vertebrae whereas *E. omiltemanus* exhibits the plesiomorphic condition. The most parsimonious explanation of these data is that *E. daryi* and *E. greggi* are members of the *gollmeri* group whereas *E. omiltemanus* is not.

Assigning these two Guatemalan species to the *gollmeri* group challenges the characteristics advanced by **Ford & Savage** (1984) and by **Savage** (1987) as sufficient to define (in the sense of diagnose) the *gollmeri* and *omiltemanus* groups of *Eleutherodactylus*. **Savage** (1987:49) specifically identified four derived characteristics of the *gollmeri* group: swollen or cuspidate pads, projecting subarticular tubercles,

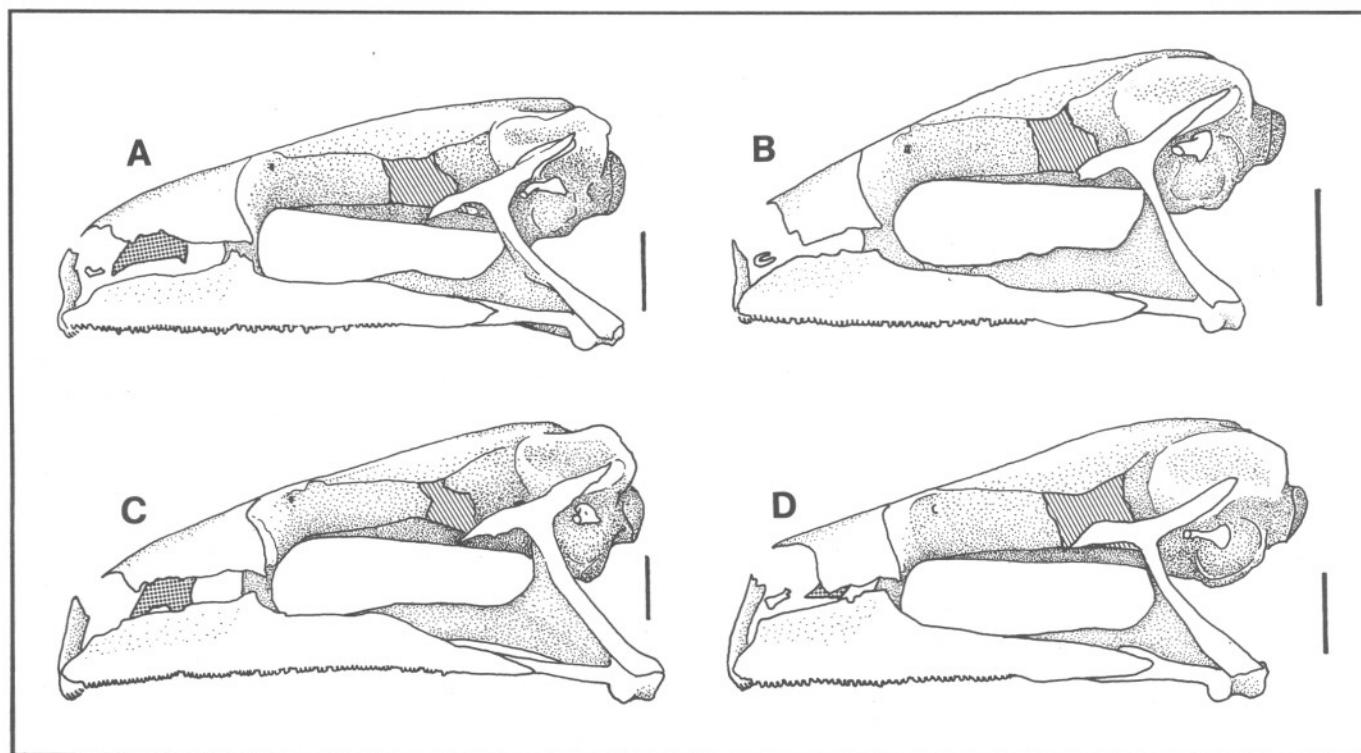


Figure 8. Lateral views of the crania of four species of the subgenus *Craugastor*. (A) *E. rhodopis*, KU 54072, (B) *E. sartori*, UMMZ 88366, (C) *E. rostralis*, KU 209112, (D) *E. greggi*, UMMZ 88007. Scales equal 2 mm.

no vocal slits, and no nuptial pads. These conditions are true for the seven species he included in the *gollmeri* group but are not unique, except as a combination, to those seven species. Neither *E. daryi* nor *E. greggi* has swollen digital pads or projecting subarticular tubercles but each lacks vocal slits and only *E. daryi* has nuptial pads. These two species are dissimilar to the remaining seven because neither has a tarsal fold and because each could be described as lacking toe webbing although there is some basal webbing in *E. greggi*.

Savage's decision as to what was derived for the *gollmeri* group depends primarily upon his assignment of the *fitzingeri* group as the sister group for the *gollmeri* group [Savage (1987:50) stated "only the *Eleutherodactylus fitzingeri* group, as reconstructed in the present paper, seems close to *E. gollmeri* and its allies."]. Taking the characteristics that he viewed as primitive for the *gollmeri* group, there is no argument presented as to why he selected the *fitzingeri* group as the sister group when many members of his *rugulosus* group have the same character-states (but a dissimilar physiognomy). Savage appears to have judged the *fitzingeri* group as the surrogate ancestor of other species groups of *Craugastor* as well (Savage, p. 49, viewed "unexpanded disks, no toe webs, and no tarsal fold" as derived states for the *rhodopis* Series). The absence of a tarsal fold in frogs of the *rhodopis* Series may be derived but the ontogenetic transformation documented in *E. lineatus* by Savage (1987:33) and my own experience with *E. raniformis* and *E. rugulosus* would suggest that the presence of the fold is a derived condition.

Using an objective out-group approach would result in most of the external characteristics being viewed as equivocal in terms of polarization. Even an in-group approach results in more ambiguity than Savage (1987) admits.

The skulls of *E. gollmeri*, *E. laticeps*, *E. noblei*, and *E. rostralis* are very similar in having large nasals in anteromedial contact and which approach (or touch) the anterolateral processes of the frontoparietals (Fig. 6C). The anterior border of the frontoparietals is concave and the frontoparietals are broader anteriorly than posteriorly. The otic shelf is broad and overlaps the lateral portion of the crista parotica. The zygomatic ramus of the squamosal is pointed and about the same length as the otic ramus. The vomers are large, well separated, and bear large triangular odontophores. The cultriform process of the parasphenoid is long and slender, extending between the neopalatines (Fig. 7C) and contacting (or approaching, *E. noblei*) the dentigerous process of the vomer.

In *E. lineatus*, the nasals are somewhat smaller and do not approach the frontoparietals. The cultriform process

is shorter (reaching the posterior level of the neopalatines). In *E. daryi* and *E. greggi*, the nasals are smaller still and in only tenuous median contact. The anterior edge of the frontoparietals is either transverse (*E. daryi*) or difficult to classify (*E. greggi*, Fig. 6D). The frontoparietals have parallel lateral edges. The otic shelf is narrow and the otic ramus is slightly longer than the zygomatic ramus. The vomers are smaller bones having more modest and narrower odontophores. The cultriform process is short (not reaching the level of the neopalatines).

The osteological heterogeneity of the *gollmeri* group (*lineatus* as contrasted with *gollmeri*, *laticeps*, *noblei*, and *rostralis*) contrasts with the external homogeneity emphasized by Savage (1987) and is extended by the inclusion of *E. daryi* and *E. greggi*. However, Savage (1987) argued that the *gollmeri* group included a northern and a southern subgroup (I agree with the geographical description but find the biogeographic narrative uninformative) even though such a division is not compatible with his cladogram. Most of the osteological features mentioned here are too poorly understood to argue polarities but the distribution of states appears to be consistent with a very different cladogram for the *gollmeri* group. As mentioned above, Savage's cladogram is contingent upon his correct identification of the *fitzingeri* group as the ancestor of the *gollmeri* group but that identification is independent of any evidence.

On the strength of my identification of a vertebral fusion as a synapomorphy, I here transfer *E. daryi* Ford & Savage and *E. greggi* Bumzahem to the *Eleutherodactylus gollmeri* group. Nothing is gained by preserving the *Eleutherodactylus omiltemanus* group for a single species when it is so similar to some frogs of the *rhodopis* Series (see Discussion). It is here assigned to the *rhodopis* Series even though there are no unequivocal synapomorphies for that group. Like other species of the *rhodopis* group, *E. omiltemanus* has narrow digits, lacks an inner tarsal fold, and lacks toe webbing (derived features, *fide* Savage, 1987:49) but these features are not sufficient to assert that the *rhodopis* Series, with or without *E. omiltemanus*, is monophyletic.

Discussion

With the elimination of the *omiltemanus* group, five species of broad-head animals (*biporcatus* and *bufoniformis* groups), 63 species of the *fitzingeri* series (*alfredi*, *anomalus*, *fitzingeri*, *gollmeri*, *milesi*, and *rugulosus* groups), three species of the *augusti* group, thirteen species of the *rhodopis* Series, and the enigmatic

E. uno are recognized in the subgenus *Craugastor* (not including the two Bolivian species identified by De La Riva & Lynch, 1997). Although Savage (1987) arranged these into three or four Series, the only evidence he offered for the proposal was that the *rhodopis* Series has a derived karyotype (assuming that the polarity is established).

Because I have been working on South American *Eleutherodactylus* for most of the past twenty years, when I returned to examine this particular problem, I was struck by an apparent character widely evident among species of *Craugastor*—the strong sexual dimorphism in tympanum size (Fig. 5). The dimorphism in *E. omiltemanus* is especially distinctive but most *Craugastor* exhibit a dimorphism where the tympanum of the male is about twice the size of that of the female. Although the tympanum is “concealed” (absent in the terminology of Lynch & Duellman, 1997) in some species (e.g., the *milesi* group), the strong dimorphism is evident upon dissection. Such strong dimorphism is unknown in the Antillean or South American *Eleutherodactylus* and is not uniform within *Craugastor*.

Outgroup comparison reveals that the strong sexual dimorphism in tympanum size is confined to *Craugastor* whereas the absence of dimorphism occurs in some *Craugastor* as well as in other subgroups of the genus *Eleutherodactylus* and is taken here as a synapomorphy. The systematic result is to cleave the *augusti* group (removing *occidentalis* from it), the *fitzingeri* group (removing *andi*, *bocourti*, *cuaquero*, and *emcelae* from it), and the *rugulosus* group (removing *anatipes*, *anomalus*, *cheiroplethus*, and *zygodactylus* from it). Strong dimorphism in tympanum size diagnoses a unit composed of 59 species including three from the *biporcatus* “Series”, 43 from the *fitzingeri* “Series”, 12 from the *rhodopis* “Series”, and *E. occidentalis*. *Eleutherodactylus uno* is known only from females but it is assigned here as well.

The resulting cladogram (Fig. 9) does not recommend recognition of Series at this juncture, certainly not the series mentioned by Savage (1987). Because only three (*alfredi*, *biporcatus*, and *gollmeri*) of the species groups is presently diagnosable on outgroup grounds, treating *biporcatus* and *rhodopis* as separate series from the remaining groups emerging from a common node in the cladogram and grouping the remaining lineages as a series overstates the database (Fig. 1D versus Fig. 9).

Based on the available evidence, it seems most appropriate to recognize eleven species groups for the nearly Middle American clade *Craugastor*. The contents are

changed for the *alfredi* (adding *E. bocourti*), *augusti* (removing *E. occidentalis*), *fitzingeri* (removing *E. bocourti* and the *E. andi* group), *gollmeri* (adding *E. daryi* and *E. greggi*), *rhodopis* (adding *E. occidentalis* and *E. omiltemanus*). A new species group is proposed for three species previously placed in the *fitzingeri* group but lacking the synapomorphy (pronounced sexual dimorphism in tympanum size) of most *Craugastor*. Lastly, the *E. omiltemanus* group disappears because all of its members are assigned elsewhere (*gollmeri* and *rhodopis* groups). The eleven species groups (and their contents) are: ALFREDI (*alfredi*, *bocourti*, *decoratus*, *glaucus*, *guerreroensis*, *megalotympanum*, *polymniae*, *silvicola*, *spatulatus*, *stuarti*, *taylori*, *xucanebi*, *yucatanensis*), ANDI (*andi*, *cuaquero*, *emcelae*), ANOMALUS (*anatipes*, *anomalus*, *cheiroplethus*, *zygodactylus*), AUGUSTI (*augusti*, *tarahumarensis*), BIPORCATUS (*aphanus*, *biporcatus*, *maussi*), BUFONIFORMIS (*bufoniformis*, *necerus*), FITZINGERI (*crassidigitus*, *fitzingeri*, *longirostris*, *melanostictus*, *monnichorum*, *raniformis*, *rayo*, *talamancae*), GOLLMERI (*chac*, *daryi*, *gollmeri*, *greggi*, *laticeps*, *lineatus*, *mimus*, *noblei*, *rostralis*), MILESI (*adamastus*, *chrysotetetes*, *cruzi*, *epochthidius*, *fecundus*, *matudai*, *milesi*, *omoaensis*, *saltuarius*, *stadelmani*, *trachydermus*), RHODOPIS (*bransfordii*, *hobartsmithi*, *jota*, *lauraster*, *loki*, *mexicanus*, *occidentalis*, *omiltemanus*, *podiciferus*, *pygmaeus*, *rhodopis*, *sartori*, *stejnegerianus*), RUGULOSUS (*anciano*, *angelicus*, *aurilegulus*, *azueroensis*, *berkenbuschii*, *brocchi*, *escoches*, *fleischmanni*, *merendonensis*, *pozo*, *psephosypharus*, *punctariolus*, *rugulosus*, *taurus*, *vocalis*), and NOT ASSIGNED (*uno*). I must add that these represent phenetic groups, lacking synapomorphies, except in the cases of the *alfredi*, *biporcatus*, and *gollmeri* groups.

Within the *rhodopis* group, six species have conical or projecting subarticular tubercles (*E. bransfordii*, *E. lauraster*, *E. loki*, *E. omiltemanus*, *E. rhodopis*, and *E. stejnegerianus*). The other species have rounded tubercles (Fig. 2). Within the *rhodopis* group, males of only three species have nuptial pads (*E. bransfordii*, *E. loki*, and *E. rhodopis*). Vocal slits are found in only *E. podiciferus* but *E. jota* probably has vocal slits as well (males are not known). Occasional males of *E. bransfordii* from Panama also have vocal slits. Phenetically, *E. loki* and *E. rhodopis* seem most closely allied to *E. bransfordii*, *E. lauraster*, and *E. stejnegerianus*. *Eleutherodactylus podiciferus* and *E. jota* are probably sister species (each has the first toe shortened) and these seven species may form a subgroup within the *rhodopis* group but this claim is not yet supported by evidence. The remaining species (Mexican) form a second phenetic subgroup. All have black mesorchia whereas all other species of the group

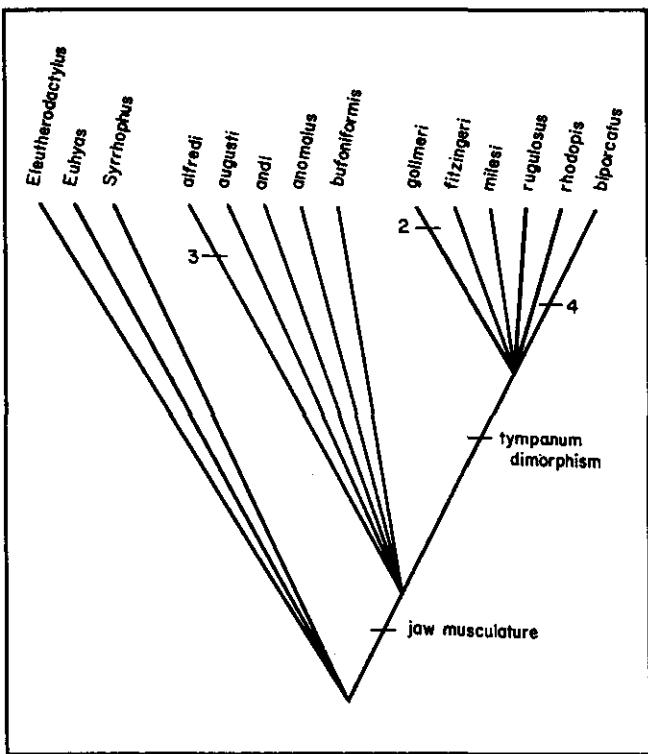


Figure 9. The hypothesis of relationships among Mesoamerican *Craugastor* most consistent with available evidence. Some synapomorphies are numbered: (2) sacral fusion, (3) fifth toe longer than third, (4) massive crests borne on lateral edges of frontoparietals.

have colorless ("white") mesorchia. The vomerine dentitions (absent in *E. hobartsmithi* and *E. pygmaeus*, small, reduced odontophores in *E. mexicanus* and *E. sartori*) may provide an additional synapomorphy linking these taxa.

All of this labor was directed towards resolving the relationships among a handful of Guatemalan and Mexican frogs. The relationships among the taxa of the particular ensemble that is the subject of this paper are only partially resolved (Fig. 10). To this ensemble, I also assign *E. occidentalis* in light of the cladistic cleaving of the *augusti* group. As mentioned above, no characters are available to support the hypothesis that the *rhodopis* Series (or group) is monophyletic and the six putative synapomorphies depicted on the cladogram are of various qualities. Conical subarticular tubercles link seven of the thirteen species but such tubercles occur as well in the *gollmeri* group and in the *augusti* group of *Craugastor*, suggesting some confusion about homologies. Four species are linked by the possession of a black mesorchium but some males of *E. omiltemanus* have pigmented (lightly) mesentaries over the testes. In addition, black mesorchia appear repeatedly

among *Eleutherodactylus* and are surely not uniquely evolved. Two species are linked by postulated losses (of the outer palmar tubercle and the vomerine teeth). Such loss characters are at best weak evidence of relationship and are paralleled repeatedly elsewhere in *Eleutherodactylus*. The short first toe of *E. jota* and *E. podiciferus* appears to be a secure synapomorphy but links only two of thirteen taxa. The inner tarsal tubercles of *E. loki* and *E. rhodopis* are distinctive within *Craugastor* but such tubercles are relatively common and sporadic features elsewhere in the genus.

The resulting polytomous cladogram is suggestive of two possibilities – (1) I lack sufficient competence to analyze the relationships among these frogs or (2) the *rhodopis* group is a non-monophyletic assemblage of taxa. It may well be that the *gollmeri* group (monophyletic) is more closely related to some or all of the seven species of the *rhodopis* group having conical subarticular tubercles than to any other subset of *Craugastor*. If so, Savage's (1987) cladogram would take on a very different form as nearly every character reversed its polarity.

Acknowledgments. The rudiments of this study emerged during my graduate-student days and I must acknowledge William E. Duellman, Hobart M. Smith, and Edward H. Taylor for providing encouragement (and helpful discouragement) during the earliest phases of this study (1964-67). Their cautions were not always followed, but led, in part, to the 30-year delay in publishing (but with sporadic tinkering, especially since 1984). This delay allowed the tempering and

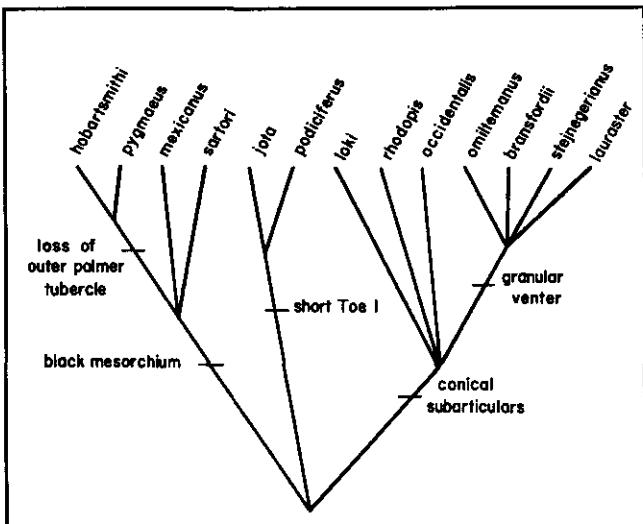


Figure 10. Hypothesis of relationships among the species of the *Eleutherodactylus rhodopis* group.

maturing of my views. In a much-modified way, this paper represents partial publication of my Masters' Thesis, completed under the direction of H. M. Smith (but about which, I have worried for a quarter-century). I must also acknowledge my colleague, Jay M. Savage, with whom I have differed for so many years – his criticisms, seldom accepted, but always appreciated, were fundamental in shaping my views – *jota, muchissimas gracias!*

For access to materials, sometimes including working space, I thank the then-curators of the collections at the British Museum of Natural History (BMNH, Alice Grandison), California Academy of Sciences (CAS, Robert Drewes), the Field Museum of Natural History (CNHM, Robert Inger, Hymen Marx, and Harold Voris), the collection of the Museum of Comparative Zoology (MCZ, Ernest E. Williams), the Museo de Zoología of the Universidad Autónoma de México (MZFC, Adrian Nieto), Museum of Vertebrate Zoology at the University of California (MVZ, David Wake), the collection at Texas A & M University (TCWC, James R. Dixon), the University of Illinois Museum of Natural History (UIMNH, Linda Maxson, Dorothy Smith, Hobart M. Smith), the University of Kansas Museum of Natural History (KU, W. E. Duellman), the University of Michigan's Museum of Zoology (UMMZ, Arnold G. Kluge, Ronn Nussbaum, Donald Tinkle, and Charles F. Walker), the United States National Museum (USNM, Doris M. Cochran, W. Ronald Heyer, James A. Peters, and George Zug), and the collection at the University of Texas at Arlington (UTA, Jonathan Campbell).

A special thanks to several curators (Jonathan Campbell, William E. Duellman, Arnold G. Kluge, and Hobart M. Smith) who permitted me to prepare often-rare animals as cleared and stained skeletons as well as to make liberal dissections of materials under their care and to several collection managers (José Rosado, Greg Schneider, especially John Simmons, and Jens Vindum) who always responded promptly to yet another inquiry.

Lastly, in large measure, the delays in bringing this manuscript to print can be attributed to my romance with the Colombian frog fauna. Every time I came close to finishing the manuscript, another Colombian collection could always distract me. I thank Bob Powell for his badgering, which finally succeeded.

Literature cited

- Barbour, T.** 1922. Three new neotropical Salientia. Proceedings of the Biological Society of Washington 35: 111-113.
- Boulenger, G. A.** 1903. Descriptions of new batrachians in the British Museum. Annals and Magazine of Natural History, ser. 7, vol. 12: 552-557.
- Brocchi, M. P.** 1877. Sur quelques batraciens Raniformes et Bufoniformes de l'Amérique Centrale. Bulletin Société Philomathique de Paris, ser. 7, vol. 1 (1876-1877): 175-197.
- Campbell, J. A. & D. M. Hillis.** 1989. A new species of diminutive *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) from Oaxaca, Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington 102: 491-499.
- Clarke, B. T.** 1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura, Ranidae). Monitore Zoologico Italiano, New series, Supplemento 15, (14): 285-331.
- Cope, E. D.** 1867. Fifth contribution to the herpetology of tropical America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences 18: 317-323.
- Davis, W. B. & J. R. Dixon.** 1957. Notes on Mexican amphibians, with description of a new *Microbatrachylus*. Herpetologica 11: 145-147.
- De La Riva, I. & J. D. Lynch.** 1997. A new Bolivian species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). Copeia 1997: 151-157.
- Dingerkus, G. & L. D. Uhler.** 1977. Enzyme clearing of Alcian Blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technology 52: 229-232.
- Duellman, W. E.** 1960. A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 13: 19-72.
- , 1961. The amphibians and reptiles of Michoacan, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 15: 1-148.
- Ford, L. & J. M. Savage.** 1984. A new frog of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) from Guatemala. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas (110): 1-9.
- Günther, A. C. L. G.** 1869 ["1868"]. First account of species of tailless batrachians added to the collections of the British Museum. Proceedings of the Zoological Society of London 1868: 478-490.
- , 1900 [1885-1902]. Reptilia and Batrachia. Biologia Centrali-Americanana. London, 326 pp.
- Hedges, S. B.** 1989. Evolution and biogeography of West Indian frogs of the genus *Eleutherodactylus*: slow-evolving loci and the major groups. pp. 305-370, In, C. A. Woods (ed.), Biogeography of the West Indies/Past, Present, & Future. Sandhill Crane Press, Gainesville, FL xvii + 878 p.
- Joglar, R. L.** 1986. Phylogenetic relationships of the West Indian frogs of the genus *Eleutherodactylus*. Unpublished doctoral dissertation, University of Kansas, Lawrence. 131 pp.
- Kellogg, A. R.** 1932. Mexican tailless amphibians in the United States National Museum. United States National Museum, Bulletin (160): 1-224.
- Lee, J. C.** 1980. An ecogeographical analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication (67): 1-75.

- Lynch, J. D. 1965a. A review of the eleutherodactylid frog genus *Microbatrachylus* (Leptodactylidae). *Natural History Miscellanea* (182):1-11.
- _____, 1965b. A review of the frogs of the *mexicanus* and *rhodopis* groups (genus *Eleutherodactylus*) and the evolution of the genus in northern Central America. Unpublished Master's thesis, University of Illinois, Urbana. 150 pp.
- _____, 1965c. Sacral fusions in some neotropical *Rana*. *Transactions of the Illinois Academy of Science* 58: 195-199.
- _____, 1966. Multiple morphotypy and parallel polymorphism in some neotropical frogs. *Systematic Zoology* 15: 18-23.
- _____, 1968. Genera of leptodactylid frogs in Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* 17: 503-515.
- _____, 1970. Taxonomic notes on some Mexican frogs (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae). *Herpetologica* 26: 172-179.
- _____, 1976a. The species groups of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas* (61): 1-24.
- _____, 1976b. A third Mexican species of *Hylactophryne* (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica* 32: 346-347.
- _____, 1986. Definition of the Middle American clade of *Eleutherodactylus* based on jaw musculature (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica* 42: 248-258.
- _____, 1993. The value of the *m. depressor mandibulae* in phylogenetic hypotheses for *Eleutherodactylus* and its allies (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica* 49: 32-41.
- _____, 1996. A new frog (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae) from the Andes of eastern Colombia, part of a remarkable pattern of distribution. *Copeia* 1996: 103-108.
- Lynch, J. D. & W. E. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. *Natural History Museum, University of Kansas, Special Publication* (23): 1-236.
- McCrannie, J. R. & L. D. Wilson. 1997. A review of the *Eleutherodactylus milesi*-like frogs (Anura, Leptodactylidae) from Honduras, with descriptions of four new species. *Alytes* 14: 147-174.
- Miyamoto, M. M. 1983. Biochemical variation in the frog *Eleutherodactylus bransfordii*: geographic patterns and cryptic species. *Systematic Zoology* 32: 43-51.
- Savage, J. M. 1975. Systematics and distributions of the Mexican and Central American stream frogs related to *Eleutherodactylus rugulosus*. *Copeia* 1975: 254-306.
- _____, 1987. Systematics and distribution of the Mexican and Central American rainfrogs of the *Eleutherodactylus gollmeri* group (Amphibia: Leptodactylidae). *Fieldiana Zoology* (new ser.) 33: 1-57.
- Savage, J. M. & J. E. DeWeese. 1979. A new species of leptodactylid frog, genus *Eleutherodactylus*, from the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 78: 107-115.
- _____, & 1981. The status of the Central American leptodactylid frogs *Eleutherodactylus melanostictus* (Cope) and *Eleutherodactylus platyrhynchus* (Günther). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 93: 928-942.
- Savage, J. M. & S. B. Emerson. 1970. Central American frogs allied to *Eleutherodactylus bransfordii* (Cope): a problem of polymorphism. *Copeia* 1970: 623-643.
- Savage, J. M., J. R. McCranie, & M. Espinal. 1996. A new species of *Eleutherodactylus* from Honduras related to *Eleutherodactylus bransfordii* (Anura: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109: 366-372.
- Shannon, F. A. & J. E. Werler. 1955. Notes on amphibians of the Los Tuxtlas range of Veracruz, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 58: 360-386.
- Smith, H. M. & E. H. Taylor. 1948. An annotated checklist and key to the Amphibia of Mexico. *United States National Museum, Bulletin* (194): 1-118.
- Stuart, L. C. 1963. A checklist of the herpetofauna of Guatemala. *Miscellaneous Publication, Museum of Zoology, University of Michigan* (122): 1-150.
- Taylor, E. H. 1940 ("1939"). *Herpetological miscellany*, No. 1. *University of Kansas Science Bulletin* 26: 489-571.
- _____, 1941a. Some Mexican frogs. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 54:87-94.
- _____, 1941b. New amphibians from the Hobart M. Smith Mexican collection. *University of Kansas Science Bulletin* 27: 141-167.
- _____, 1942. New tailless Amphibia from Mexico. *University of Kansas Science Bulletin* 28:67-89.
- _____, 1952. A review of the frogs and toads of Costa Rica. *University of Kansas Science Bulletin* 35:577-942.
- Zweifel, R. G. 1956. A survey of the frogs of the *augusti* group, genus *Eleutherodactylus*. *Amer. Mus. Novitates* (1813): 1-35.

APPENDIX I (Specimens examined)

This study has stretched across 35 years and I have taken data on many occasions during the interval. Given the long duration of data collection and the interruptions that occurred, I am sure that my lists of specimens examined are incomplete for many species. I made extensive use of the collection at UIMNH (1963-1965), KU (1965-1969, and as Visiting Curator in 1984 when many pertinent data were acquired), and UMMZ (as Visiting Curator in 1976 when many of my impressions about Mexican *Eleutherodactylus* were changed by seeing critical material for the first time).

In the following lists, the materials of *E. loki* and *E. rhodopis* are organized into the population systems identified in Figure 4 and table 1 with other localities appended. Only locality records (not museum numbers) are provided for *E. mexicanus*.

Eleutherodactylus chac. Dissections (KU 55921, 55924, 186245).

Eleutherodactylus daryi. Dissection (UTA), CS (UTA 6181).

Eleutherodactylus gollmeri. Dissections (KU 33129, 41035, 79962, 79964, 79968, 108595-99; subsequently, all the above less 33129 and 41035 were prepared as doubly stained skeletons). Cleared and stained skeletons (previous list plus KU 79961, 108582). Dry skeletons (KU 41036-37).

Eleutherodactylus greggi. Dissection (UMMZ 88007), CS (UMMZ 88007).

Eleutherodactylus laticeps. Dissections (KU 66024-26, 156334, 189846, 189862, 209039). CS head (KU 189846).

Eleutherodactylus lineatus. Dissections (KU 103132-33, 186176, 189651-52, 189656). CS (KU 189678).

Eleutherodactylus loki.

Population system 4B. Veracruz: 2 mi SW Huatusco, 4300', UMMZ 117045(2).

Population system 5. Veracruz: Las Tuxtlas, Coyame, 1500', UMMZ 11479(3); 0.5 mi N Coyame, Lago Catamaco, 1600', MZFC 4726, UMMZ 115483; 1 mi N Coyame, UMMZ 111482; 1 mi E Coyame, 1500-1900', UMMZ 111480-81; 1 mi NW Coyame, 1700', UMMZ 111483; San Andres Tuxtla, Ebitrolotu, MZFC 1195,

1198-99, 1229-34, 4686, Jicacal, MZFC 1492, Alrededores Hotel Playa Azul, MZFC 1494; 8 km N San Andres Tuxtla, UMMZ 128336; 4 mi S San Andres Tuxtla, at Rio Bravo, UMMZ 113832-33; Sontecompan, UMMZ 128335; S slope Volcán San Martín, 2800-3800', KU 58632-72, UMMZ 115479-82 (87), 118191-92, 1005-1500 m, UMMZ 128337-44, 4000', UMMZ 122088-89; 2.4 mi NNW Tapalapan, Rio Tecolapán, 900', UMMZ 115489.

Population system 6. Oaxaca: Mcpio. San José Tenango, MZFC (7). Mcpio. San Juan de la Lana, Jalahui, 200 m, MZFC 6641; 3 mi N Sarabia, Rio Sarabia, 250', UMMZ 115492; 0.5 mi S Tolosita, 250', UMMZ 115491; Tuxtepec, UMMZ 122091. Mpio. Valle Nacional: Km. 51, carr. Tuxtepec-Oaxaca, MZFC 4553(5); San Mateo Yetla, MZFC 4561; 5.2 mi S Valle Nacional, 1100', UMMZ 115490; 2 km W Valle Nacional, MZFC 4545.

Population system 7. Oaxaca: Mcpio. Santiago Comaltepec, La Esperanza, MZFC 4558(7), 4562, 4570, 4587, 7309(3); La Quebradora, Km. 71.7, MZFC 4567; Metates, Km 65, MZFC 4549; Vista Hermosa, 1500 m, UMMZ 119615(14), 1500-1600 m, KU 58673, 58680-82, 58684, 65987-88, 71086, 71088-89, 86795-96, 86802, 86804-09, 86811, 86813.

Population system 8. Oaxaca: Chalchijapa, 105 km W Matias Romero, MZFC (135).

Population system 9. Chiapas: Juárez, 7 km E Estación Juárez, MZFC 2102-05, 4400-02; 4.5 km S Pichucalco, KU 93996-97. Tabasco: Teapa, UMMZ 113834(5); 4.5 mi N Teapa, UMMZ 119242; 1 mi E Teapa, UMMZ 119907(8); 8.4 mi W Teapa, UMMZ 120275(5).

Population system 10. Chiapas: 12 km NW Berriozabal, MZFC 4137; Ocozocuautla: Km 21.5 de Ocozocuautla, MZFC 1239; Parque Reserva, Laguna Bélgica, MZFC 1122, 1150-53.

Population system 13. Chiapas: Acapetagua, La Concepción, MZFC 1158-60; Cruz da Piedra, 2 km W Acocoyagua, UMMZ 87962, 88263(10); 6 km NE Escuintla, UMMZ 87925-30, 87932-35, 87936(6), 87937-51, 87964, 88263, 88279(3), 88325; 30 km NE Escuintla, UMMZ 87952-61, 88224; Mt. Ovando, UMMZ 87967, 87984-89.

Population system 14. Chiapas: 1 mi SE Puerto Madero, KU 41962; 7 mi ENE Tapachula, KU 41926-61

Population system 15A. Chiapas: San Geronimo, 760 m, MVZ (101).

Population system 15B. Chiapas: Colonia Talquian, 1650 m, MVZ (1); Finca Monte Perla, 960 m, MVZ (3); Upper Unión Juárez, 1300 m, MVZ (1).

Population system 16. GUATEMALA, Depto. Retalhuen: Hac. Casa Blanca, UMMZ 107778-79. Depto. San Marcos: KU 58628-31. Finca La Paz, 1025-1660 m, UMMZ 98271(2), 98272, 98273(4), 98274(2), 98275, 107780(7), 107781(3), 107782, 107783(8), 107784(9), 107785(2), 107786(2), 109675.

Population system 17. GUATEMALA, Depto. Chimaltenango: 1-2 km SE Yepocapa, 1500 m, UMMZ 107775(3), 7 km S Yepocapa, 1350 m, UMMZ 107774. Depto. Solola: Finca Santo Thomas, 200-400 m, UMMZ 107762(2), 107763

Population system 18. GUATEMALA, Depto. Jutiapa: Finca La Trinidad, UMMZ 107776-77. Depto. Santa Rosa: Finca La Gloria, 450-1160 m, UMMZ 107764-69, 107770(2), 107771(2), 107772, 107773(3).

Population system 19. EL SALVADOR. San Salvador: 2.4 km SE Ilopango, KU 184415.

Other records: Chiapas: 6.5 km SW Palenque, MZFC 4185. Tonolá: Juárez, MZFC 1285, 1287. Oaxaca: Mpio. San Juan de Lalana: 2-4 km NW Jalahui, MZFC 5855(9), 5856(3), 5859, 1.5 km SW Jalahui, MZFC 5857. Puebla: Cuetzalán, Sima de Cruz Verde, KU 191896-97; 5 km SW Cuetzalán, Grutas de Atepolihuit, KU 173101. San Luis Potosí: Hoya de las Guaguas, KU 193270. Tabasco: La Venta, USNM 117556. Veracruz: Jesus Carranza, KU 24327-28; Sierra Santa Martha, Arroyo Chivo, Rancho La Ceiba, 530 m, MZFC 7387. Veracruz, 9 mi SW Fortín, UMMZ 95127; Jalapa, 3 km sobre la carretera a Naolinco, MZFC 1226-28. GUATEMALA, Piedras Negras, UIMNH 14585-653; Santa Cruz, 6 mi E Yaxha, UMMZ 75378. Dept. Santa Rosa, Finca Santa Isabel, 13 km SW Pueblo Nuevo Vinas, 3500', UMMZ 107082.

Eleutherodactylus mexicanus.—All MEXICO. Guerrero: Atoyac de Alvarez, El Iris; Chilpancingo, vic. Omiltemi; between Puerto Chico and Asoleadero, 2550-2600 m; Tlacuapa, al NE de Tlacuapa. Hidalgo: Cerro de Tutotepec, 1660 m; Metepec, Aserradero Apulco, carr. a Huayacocotla; Metzquititlan, Carpinteros, camino a La Mojoneria; Tenango de Doria, El Potrero, 1500-2100 m, 3.5 km N Palo Gacho, ca 2000 m, Temapa, 3 km SW Tenango de Doria, 4 km SW Tenango de Doria; 32 km E Tulancingo, 2250 m; Zacualtipan, La Mojoneria, 2000 m.

Oaxaca: Cerro Machin; Cerro Madrena Lachivia, 2100 m; Cerro de Oro (cerca Tuxtepec); Cerro Peña La Troje, ca. 10 km SW El Tejocote; Cerro San Felipe; 10 mi S Juchatengo, 5350'; Peña Verde (30 km W San Juan Bautista Cuicatlán); Puerto Soledad, 20 km W Teotitlan del Camino; Putla de Guerrero, Llano de Guadalupe, Reyez Llano Grande, Peñas Negras; San Agustin Loxicha, a Soledad Buenavista, carr. Oaxaca-Pochutla, El Soledad, Km 178 carr. Oaxaca-Pochutla, km 3 al Jalateco, Tierra Blanca; 30 and 33 km N San Gabriel Mixtepec, 1530-1675 m; San Juan Bautista Atlatlahuaca, 2015-2100 m; Santiago Comaltepec, Brecha, 8.1 and 11.4 km NE cima de Cerro Pelón, Metates, desviación a San Isidro, 2010 m, San Isidro Yolox, Km. 88 and Km 104 carretera Tuxtepec a Oaxaca, Vista Hermosa and 4.2 km S; Santo Tomas Teipam; Sierra de Juárez, Llano de las Flores. Puebla: Honey, 2000 m; Huachinango; 3 km W Huachinango, 1970 m; Lago Tejocotal, 11 km E Acaxochitlán, 2250 m; Veracruz: 6 km SSE Altotonga; Huayococotla, ejido El Lechales; 3 km E Las Vigas.

Eleutherodactylus mimus. Dissections (KU 37126-27, 157736).

Eleutherodactylus noblei. Dissections (KU 28172, 34115, 34118-19), CS (KU 30877, 36947, 108575).

Eleutherodactylus omiltemanus.—Guerrero: 8 km SW Chilpancingo, 1818 m, TCWC 10093; 6.4 km W Mazatlan, 2242-2485 m, TCWC 10092, 10095; Omiltemi, 2040 m, CNMH 104673, 124677-85, 173681, KU 129160, UIMNH 15836, 15838-41, USNM 116481; Omiltemi, camino al Cedral, MZFC 2982; Omiltemi, trail to La Joya, Omiltemi State Park, 2200-2500 m, MZFC 2988, 4422, USNM 304807; 2 km N Omiltemi, cañada de La Perra, MZFC 2984; 2.6 km N Omiltemi, camino a Trincherillas, MZFC 4427; 2.6 km NE Omiltemi, cañada de Potrerillos, MZFC 2980, 2986-87, 2989, 4428; 0.3 km E Omiltemi, MZFC 2981; 1 km S Omiltemi, camino a Agua Fria, MZFC 2979, 2983, 2985; 1.6 km W Omiltemi, 2424 m, TCWC 10091.

Eleutherodactylus rhodopis.

Population system 1. Hidalgo: Tenango de Doria, Colonia 5 de mayo, 1460-2100 m, MZFC 7662-63; near Tenango de Doria, 6000', UMMZ 95239; El Potrero, 3 km S Tenango de Doria, MZFC 6116-17, 7665, 7672, 7686; 10 km delante de Tlalchinol, MZFC 1510. Puebla: Huachinango, UMMZ 69518; 3 km W Huachinango, 1970 m, KU 54070, 54072-73, 54075-76, 54079, 54100-01; 5.7 mi SW Huachinango, UMMZ 121584(3).

Population system 2. Veracruz: Banderilla, 5300', UMMZ 115484(30); 15 mi N Jalapa, UMMZ 89410(6); 3

mi W Jalapa, Cerro de Los Estropajos, UMMZ 105386; 7 mi above (= W?) Jalapa, 5000', UMMZ 89399(2), 89400(3), 89401(8), 89402(3), 89403(3), 89404(9), 89405, 89406(7), 89407(7), 89458(4), 90316; 7.2 mi W Jalapa, 5000', UMMZ 99511-12.

Population system 3. Veracruz: above Acultzingo, UMMZ 89409(76), 90317(4), 90318(2), 90319.

Population system 4 A. Veracruz: Coscomatepec, 5000', KU 26805; Huatusco, 5000', KU 26081-82, 26093-95, 26792, 26795, 27077, 126079; 2 mi S Huatusco, 1330 m, UMMZ 119613(13); 2 mi SW Huatusco, 4300', UMMZ 118193(6); 3 km SW Huatusco, 1325 m, KU 54102-03; 2.2 mi SW Huatusco, 4300', UMMZ 119243; 4.7 mi SW Huatusco, UMMZ 119909; 10 mi S Jalapa, road to Xico, UMMZ 122090.

Population system 10. Chiapas: Tuxtla Gutierrez, 1800', UMMZ 115495(4), Cerro Hueco, El Zapotal, MZFC 1515.

Population system 12. Chiapas: 5.1 mi SW Cintalapa, 2200', UMMZ 115496; 20.8 km SW Las Cruces, KU 41963. Oaxaca: Sierra Madre, 16 km N Jicaro a colonia Rudolfo Figueroa, cerca Cerro Baul, 1577 m, MZFC 7249; Zanatepec, aprox. 7 km N Zanatepec, MZFC 6558(3)

Other records: Veracruz, 2 km N Paraje Nuevo, KU 24425, 26096-98.

Eleutherodactylus rostralis. Dissections (KU 209110-11, 209113), CS (KU 209112).

Eleutherodactylus sartori.— All from Chiapas, Mexico. Municipio La Concordia, Predio Bélgica and Reserva El Triunfo, 1680 m, MZFC 7897, 7899-7900, 7902. Municipio Villaflores, La Sepultura, Ejido Tres Picos, 1380 m, MZFC 7896, 7898, 7901. Depto. Libertad: San Bartolome, Monte Cristo, UMMZ 135348, 135479; Depto. Soconusco: vicinity Escuintla, UMMZ 117037, 133272; La Esperanza (vicinity of Escuintla), USNM 115701; Cerro Ovando, 1200 m, UMMZ 87968, 1200-1400 m, UMMZ 87992-93, 1600 m, UMMZ 87970-81, 88221 (5), 1700 m, UMMZ 88367, 1800 m, UMMZ 87996-06 (88000 cleared and doubly stained skeleton), 88368 (6), 1818 m, USNM 115507 (holotype), 1900 m, UMMZ 88366 (3, one cleared and doubly stained skeleton), Las Nubes (Cerro Ovando), USNM 115702. Cerro Tres Picos, 2182 m, CAS 170008-12, 170014-15, 170040, 170045, 170049-50, 170052-53, 170055-56, 170058, 170060, 170062-65, 170067.

HOMENAJE A UN ACADÉMICO

**PALABRAS PRONUNCIADAS EL 15 DE OCTUBRE DE 1999 POR EL DR. MARIO MUÑOZ COLLAZOS,
CON OCASIÓN DE LA DESIGNACIÓN DEL DR. GABRIEL TORO GONZÁLEZ COMO MIEMBRO
HONORARIO DE LA ASOCIACIÓN COLOMBIANA DE NEUROLOGÍA**

Una mañana tibia de un mes de febrero, en Fredonia en el Departamento de Antioquia en Colombia, un jovencito menudo y de voz atiplada que venía de los Liceos de Rionegro y de Andes, se acomodó en un pupitre del colegio Efe Gómez, entre testarudo y resuelto, dispuesto a cursar el 6º. año de bachillerato. Como todas las familias paisas, la de Gabriel Toro González era numerosa, uno entre diez hijos. Había nacido en 1932 en las hermosas tierras del municipio de Concordia en el suroeste antioqueño y gracias a la hospitalidad de su tía Felisa y a su resuelta idea de estudiar, pudo terminar en la escuela de ese municipio los estudios primarios que había iniciado en la escuela rural viviendo en la casa de su abuelo paterno.

Una beca ganada por concurso hizo posible todo su bachillerato siempre interno y lejos de la familia.

Pero fue más; su empeño lo llevó a la Universidad del Cauca para los primeros dos años de Medicina y a Bogotá, en busca de la madurez que le ofrecía la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Colombia. Su padre, un agricultor paisa responsable y generoso, características propias de su raza, redobló los esfuerzos de la tierra, cafetera, panelera y maicera, para obtener los pesos que hicieran posible el empeño de este Gabrielito que “como que le está gustando el estudio”.

En el frío tenebroso de la capital en los años de modorra que siguieron a la revuelta del 48, Gabriel sin el carriel pero con el acento, se convirtió en estudiante de medicina “de la provincia” como se decía entonces, disfrazando de desprecio, la admiración que producían esos quijotes que dejaban la tranquilidad del terruño campesino en busca del conocimiento. Sentado en los bancos de la recién inaugurada nueva sede hospitalaria de la Facultad en la

Hortúa, el paisa recordaba los cuatro kilómetros de ida y los cuatro de vuelta, que era necesario cubrir a pie todos los días para llegar a la escuela rural, en donde se deslumbró a sus 7 años por primera vez y para siempre con la magia de las letras.

La matrícula gratuita por buen rendimiento durante la carrera ayudó para concluir los estudios médicos en 1957 y tomar el grado de médico en marzo de 1958; al doctor Toro González ya lo llamaban patólogo por haber abrazado con pasión desde cuando cursaba su sexto año de carrera el microscopio escapando de los vientos freudianos que amenazaban con arrastar hacia sus huestes a este brillante antioqueño. Ya había superado al concluir el quinto año de estudios, la mala nueva de que el esfuerzo de su padre no alcanzaba para soportar sus modestos gastos en Bogotá, y solo su fama de hombre de disciplina, guardián de la biblioteca, permitió que siguiera en la Universidad nombrado como médico de las Residencias Universitarias que eran por supuesto, su hogar. Lo de la biblioteca es cierto; parte del sustento de aquellos días lo derivaba del cargo de responsable nocturno de la biblioteca de su facultad, que como él mismo dijo con socarronería, lo hizo dueño de todos esos libros sin tener que comprar ninguno.

Casi patólogo a fuerza de estudiar con disciplina, una lista de oferta de becas para Checoslovaquia lo llevó a Praga en 1959, en compañía de dos jóvenes bohemios que ganaron sus respectivas becas, en teatro y en cine. Ese par de locos fueron Santiago García y Pepe Sánchez. Al primero se lo llevó el teatro de Brecht que conquistaba juveniles corazones, antes de volver para sembrar la semilla del teatro de vanguardia en Colombia para beneficio de mi generación. Al segundo el amor lo regresó a su patria en mucho menos tiempo y lo demás para él y para

los colombianos fue buena parte de la televisión dramática de nuestro país en los años setenta y ochenta.

Mientras tanto, el doctor Gabriel completó su formación como patólogo, neuropatólogo y como doctor en Ciencias otorgado por la prestigiosa Universidad tras rechazar ofertas en Praga y en la Habana, convencido del hecho de que, hacia 1962 hubiera escasos 18 patólogos en Colombia, era justo motivo para regresar.

El regreso a casa lo concentró en sí mismo; lo invitó a fijar sus ojos en esa tan seria colega suya, patóloga con quien pronto casó y a quien convirtió, como los paisas de antes, en su esposa para toda la vida. Vinieron más de doscientas publicaciones; 50 por lo menos en revistas extranjeras; vinieron los libros que nos abrieron los ojos a los neurólogos de mi generación, hacia las infecciones del sistema nervioso, hacia las encefalitis virales que lo afectan, vinieron los trabajos sobre la unidad vaso-mielina, la Neurología Tropical e infinidad de legados cuyo listado Colombia neurológica conoce y será sin duda motivo de reseña en futuras ocasiones. Pero sobre todo, vinieron cientos de alumnos de todos los rincones del país, a enriquecerse con sus ideas concretas y reiterativas, expresadas con hablar pausado y siseante, llenas de un agudo sentido de la observación.

Pero hoy, al que queremos honrar y agradecer es al hombre y al maestro, al padre de Tatiana de encumbrados éxitos como matemática en Norteamérica y de Antonio

José un ingeniero talentoso, ambos los cuales recibieron de Gabriel y de Gladys, la guía para ser cultores del saber y buenos seres humanos.

Hoy, después de todas las distinciones y honores que la Universidad otorga a sus mejores hijos, el profesor Gabriel Toro González, dedica su tiempo a escribir con método y con rigor como siempre; continúa activo como Investigador Emérito en el Instituto Nacional de Salud y ha regresado con paso tímido pero decidido a la tierra de la cual salió, quizá no a la misma amada tierra de Antioquia, sino a otro pedazo de patria campesina que hace renacer en su recuerdo el olor del campo, el aroma del aguardiente y el sonido del tiple montañero, ha vuelto a gozar como lo hiciera su padre del placer de ver crecer la semilla por él mismo sembrada, en un pedacito no muy lejos de esa Bogotá que lo hizo uno más de los paisas queridos que se quedaron en el altiplano para siempre.

Profesor Gabriel, en nombre de este grupo de alumnos tuyos en particular y de la Asociación Colombiana de Neurología en general, reciba nuestro testimonio de admiración y agradecimiento por su dedicación a la educación de nuestros neurólogos y de nuestros médicos, somos todos en parte, su hechura y su arte.

No en vano vino Bertolt Brecht a la memoria, permítanme parodiarlo: Profesor Gabriel, usted es de los imprescindibles.