

REVISTA DE LA

ACADEMIA COLOMBIANA

de Ciencias Exactas, físicas y Naturales

LA ACADEMIA ES ORGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XVIII

MARZO DE 1993

NUMERO 71

PRESIDENTE DE LA ACADEMIA:
LUIS EDUARDO MORA-OSEJODIRECTOR DE LA REVISTA:
SANTIAGO DIAZ-PIEDRAHITA

SUMARIO

	Págs.		Pág.
Nota Editorial	463	Química	
Botánica		<i>Erythrina</i> lectins — A review. Structural and physicochemical properties.	
Notas sobre las relaciones genéricas de <i>Clibadium</i> L. (Compositae, Heliantheae).		by Gerardo Pérez-Gómez	545
por Jorge E. Arriagada	465	Zoología	
Estudios botánicos en la Guayana colombiana, III.		Una nueva especie de <i>Anthrerea</i> (Lepidoptera: Nymphalidae: Morphinae), de la Cordillera Occidental de Colombia.	
por José María Cardiel Sanz	469	por M. Gonzalo Andrade-C.	555
Miscelánea sobre Flora Neotrópica VI.		Una nueva especie de <i>Hyla</i> del Grupo <i>larinopygion</i> (Amphibia: Anura: Hylidae) del sur de la Cordillera Central de Colombia.	
por José Cuatrecasas	475	por María Cristina Ardila, Pedro M. Ruiz & Sonia Roa	559
Presencia del género <i>Otopappus</i> (Compositae, Heliantheae) en Suramérica.		A new Centroleneid frog from the Andes of Western Colombia.	
por Santiago Díaz-Piedrahita	479	by John D. Lynch.	567
Estudios botánicos en la Guayana colombiana, IV.		Relaciones filogenéticas del subgénero <i>Ectemnaspis</i> subgrupo <i>bicoloratum</i> (Simuliidae: Simulium).	
por Javier Estrada & Javier Fuertes	483	por Daniel R. Miranda & P. Muñoz de Hoyos ..	571
Posición sistemática de una nueva especie de Aristolochiaceae de Colombia y Venezuela.		Resolución No. 1 de 1992	578
por Favio González	499	Constitución de la Academia	579
Ciencias de la Tierra		Índice General del Volumen XVIII	581
Climatología y diversidad climática de Colombia.			
por Jesús A. Eslava R.	507		
Matemáticas			
Deducción del Filtro de Kalman en el caso de modelos de estados Gaussianos singulares.			
por Fabio H. Nieto	539		



SEDE DE LA ACADEMIA: CARRERA 3a.A No. 17-34 — Piso 3o.
 APARTADO AEREO 44763 — BOGOTÁ 1, D.E., COLOMBIA
 TELEFONO 3414805 — FAX No. (571) 2838552

NOTAS SOBRE LAS RELACIONES GENERICAS DE *Clibadium* L. (COMPOSITAE, HELIANTHEAE)

por

Jorge E. Arriagada*

Resumen

Arriagada, J.E.: Notas sobre las relaciones genéricas de *Clibadium* L. (Compositae, Heliantheae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 465-468. 1993. ISSN 0370-3908.

La información recolectada para la revisión del género *Clibadium* (Compositae, Heliantheae), actualmente en desarrollo, ha permitido establecer relaciones preliminares con los géneros afines *Desmanthodium* Benth., *Ichthyothere* Mart. y *Stachycephalum* Sch. Bip. con los que parece formar un grupo natural. Del mismo modo aunque de manera más distante, la información disponible insinúa relaciones de afinidades con los géneros *Galinsoga* R. & P. y *Calea* L.

Palabras clave: Compositae, Heliantheae, *Clibadium*, *Desmanthodium*, *Ichthyothere*, *Stachycephalum*.

Abstract

In the course of a revision of *Clibadium* L. (Compositae, Heliantheae) I obtained information that suggest that this genus forms a natural group with the related genera *Desmanthodium* Benth., *Ichthyothere* Mart. and *Stachycephalum* Sch. Bip. The genera *Galinsoga* R. & P. and *Calea* L. appear to be more distantly related.

El género *Clibadium* L. (Compositae, Heliantheae) comprende alrededor de 35 especies arbustivas distribuidas desde el sur de México hasta el norte de Perú con concentraciones principales en Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador (Díaz & Arriagada, 1992).

La primera insinuación de afinidades genéricas fue sugerida por Benthams (1873) cuando incluyó a *Clibadium* conjuntamente con *Desmanthodium* Benth. y *Riencourtia* Cass. en la subtribu Milleriinae. La inclusión de *Clibadium* en esa subtribu y por lo tanto su afinidad genérica no fue explicada por el autor. Recientemente *Clibadium* ha sido relacionado (Stuessy, 1977) con *Desmanthodium* Benth, un pequeño género con ocho especies distribuidas en México y Centroamérica (Arriagada & Stuessy, 1991), con *Ichthyothere* Mart., con alrededor de 25 especies (Robinson et al., 1981) distri-

* Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción, Chile. Dirección actual: Dept. of Botany, The Ohio State University, Columbus, Ohio 43210, U.S.A.

buidas en Centro y Sudamérica, y con *Stachycephalum* Sch. Bip, con sólo dos especies disyuntamente distribuidas en Argentina y México. En una revisión de la clasificación subtribal de las Heliantheae, Stuessy (1977) ubicó a *Clibadium* en un informal "Grupo 3" dentro de la subtribu Milleirinae conjuntamente con *Desmanthodium*, *Ichthyothere* y *Stachycephalum*. Robinson (1981), sin embargo, dividió la tribu Heliantheae intensivamente y colocó a *Clibadium* en la nueva subtribu Clibadiinae, a *Ichthyothere* en la subtribu Melampodinae y a *Desmanthodium* y *Stachycephalum* como únicos miembros de la nueva subtribu Desmanthodiinae. En el presente estudio *Clibadium* es retenido en la subtribu Milleriinae junto con *Desmanthodium*, *Ichthyothere* y *Stachycephalum* como géneros afines. La siguiente discusión se desarrolla en torno a esta perspectiva.

Las relaciones existentes entre estos géneros se basan en escasa y dispersa información obtenida a partir de estudios morfológicos, anatómicos, químicos y citológicos. Las relaciones morfológicas entre *Clibadium* e *Ichthyothere* se basan en las características de las corolas tubulosas de las flores marginales, en las anteras pequeñas y angostas con apéndices agudos (Blake, 1917) y en la relativa agregación de cabezuelas. *Stachycephalum* también presenta agregación de cabezuelas similar a la observada en algunas especies de *Clibadium*, pero el hábito y la morfología general son similares a las observadas en *Desmanthodium*, razón por la cual las afinidades entre *Desmanthodium* y *Stachycephalum* no han sido cuestionadas (Robinson, 1981). *Desmanthodium* tiene una peculiar bráctea que recubre totalmente al ovario, la cual lo distingue de los otros tres géneros; sin embargo, el ordenamiento y agregación de sus capítulos, lo asemejan con algunas especies de la sección "Glomerata" de *Clibadium* (Arriagada, en prep.).

Estudios comparativos de la anatomía de los frutos de *Clibadium*, *Desmanthodium* e *Ichthyothere* indican una gran similitud en la disposición de las capas de la epidermis, hipodermis, fitomelanina y fibras. (Stuessy & Liu, 1984). La similitud en la estructura celular de la superficie externa de la capa de fitomelanina en *Clibadium* e *Ichthyothere* sugiere una relación más próxima que con *Desmanthodium*. *Clibadium* e *Ichthyothere* comparten una superficie tuberculada mientras que *Desmanthodium* presenta una capa de fitomelanina totalmente lisa. La similitud en la estructura del pericarpo hace muy difícil determinar las exactas relaciones entre estos tres géneros. Debido a la carencia de estudios evolutivos detallados sobre estos géneros (sin embargo, estudios sobre *Clibadium* y *Desmanthodium* están actualmente en desarrollo), resulta muy difícil determinar la dirección evolutiva de estos caracteres. Solamente con base en la estructura más simple del pericarpo se puede especular que *Clibadium* e *Ichthyothere* parecen ser más primitivos al compararlos con *Desmanthodium*.

Los datos basados en flavonoides indican que *Clibadium* e *Ichthyothere* tienen un perfil bioquímico más primitivo que *Desmanthodium* debido a que éste último acumula más mono, di y tri-metil derivados (Bohm & Stuessy, 1981). *Desmanthodium* se relaciona con *Clibadium* de manera más distante que con *Ichthyothere* debido a las diferencias en los derivados de flavonoides (Bohm & Stuessy, 1982). Sin embargo, el aislamiento de ichthyothereol y de sus acetatos en algunas especies de *Clibadium*, en relación con los mismos compuestos obtenidos de *Ichthyothere*, sugiere una cercanía entre estos dos géneros e indica una mayor distancia con *Desmanthodium* el cual carece de estos compuestos (Czerson et al., 1979).

El recuento cromosómico apoya las afinidades entre *Desmanthodium*, *Clibadium* e *Ichthyothere*, pero la mayor relación de afinidad se presenta entre éstos dos últimos más que con *Desmanthodium*. *Clibadium* es conocido como $n = 16$ (Turner & King, 1964; Coleman, 1968, 1982; Powell & Cuatrecasas, 1970; Stuessy & Arriagada, submitido) e *Ichthyothere* como $n = 16$ (Turner et al., 1979) y ca. 33 (Coleman, 1970), éste último puede ser considerado como un tetraploide infragenérico de $x = 16$ y podría, por supuesto, ser también un octaploide de un número base ancestral de $x = 8$. *Desmanthodium* es conocido como $n = 18$ (Keil & Stuessy, 1977) y $n = 17$ (Ralston et al., 1989). Estos números cromosómicos probablemente sean el resultado de un aumento aneuploide del número básico $x = 16$ encontrado en *Clibadium*.

Estudios recientes de la tribu Heliantheae basados en los sitios de restricción del ADN cloroplastidial (Kim et al., 1989) sugieren una relación entre *Desmanthodium* y *Galinsoga*. Aunque la muestra genérica analizada es pequeña y los resultados son aún preliminares, esta relación coincide con la sugerida por Robinson (1981), basada en el color y arreglo de los conductos resiníferos. Debido a la cercana relación morfológica y posición taxonómica de *Desmanthodium* y *Clibadium*, es posible asumir la misma relación entre *Clibadium* y *Galinsoga*. El posible vínculo entre estos dos géneros se apoya en el número cromosómico. Todas las especies de *Clibadium* que han sido examinadas hasta la fecha tienen un número cromosómico de $n = 16$. Este número es también frecuente entre especies de *Galinsoga*, donde también han sido registrados $n = 8$, 24 y 32 (Canne, 1983; Robinson et al., 1981). Lo que parece debilitar esta relación es la condición del hábito. Mientras todos los miembros de *Clibadium* son típicamente arbustivos, la condición herbácea prevalece entre las especies de *Galinsoga* (Canne, 1977). Sin embargo, no existe en la fecha unanimidad con respecto a la condición herbácea como carácter primitivo o derivado. Posiblemente el prototipo ancestral para toda la tribu Heliantheae sea herbáceo (Stuessy, 1977).

También es importante considerar otros aspectos morfológicos que relacionan a *Clibadium*

con *Galinsoga* y que al mismo tiempo, permiten ubicar a éste último como un lejano ancestro para toda la subtribu Milleriinae. Las flores marginales ordenadas en 1-3 series relacionan a *Galinsoga* con la sección *Eggersia* (Arriagada en prep.) de *Clibadium*, pero así mismo la presencia de lígulas en *Galinsoga* puede ser interpretada como una condición primitiva. Las flores del disco hermafroditas y fértiles en *Galinsoga*, son funcionalmente masculinas por reducción (ovarios estériles) en todas las especies de *Clibadium*. La base sagitada de las anteras en *Galinsoga* parece representar una característica primitiva. La condición subsagitada de las anteras observada en *Clibadium* sugiere la direccionalidad de este carácter, el que cambia a íntegro y obtuso en *Ichthyothere* y *Desmanthodium*, respectivamente.

La presencia de pappus en todas las especies de *Galinsoga* representa una condición ancestral perdida en todos los miembros del informal "Grupo 3" de la subtribu Milleriinae. La condición paleacea de *Galinsoga* tiene su contraparte sólo en la sección *Eggersia* de *Clibadium* (las páleas en las otras secciones son reducidas y comúnmente presentes en las flores marginales). La misma condición paleacea se encuentra en todas las especies de *Ichthyothere* y, está ausente en el género *Desmanthodium* el cual ha sido colocado cerca de *Galinsoga* con base en estudios del ADN cloroplastidial (Kim et al., 1989).

Otro género que presenta afinidades y que merece ser considerado como posible ancestro de *Clibadium* y consecuentemente de los demás miembros del informal "Grupo 3" de la subtribu Milleriinae, es el género *Calea* L. (subtribu Galinsogiinae), subgénero *Eucalea* Benth. & Hook. Las especies en este subgénero se asemejan a las especies de *Clibadium* por tener cabezuelas pequeñas y numerosas organizadas en corimbos apretados. La mayoría de estas especies son arbustos y algunas pocas son hierbas perennes, y se distribuyen en México y en la zona tropical de Suramérica. (Canne, 1983; Robinson & Greenman, 1896; Wussow et al., 1985), coincidiendo en gran parte con la distribución de *Clibadium*.

El involucreo en *Calea* con varias series de filarias contrasta con la única serie observada en casi todas las especies de *Clibadium*, con la excepción de la sección *Eggersia* (Arriagada, en prep.). Las flores marginales liguladas y las flores fértiles del disco sugieren direccionalidad de estos caracteres hacia *Clibadium*, y también hacia *Desmanthodium* e *Ichthyothere*. Además, la presencia de papus o escamas y las anteras cortamente sagitadas en la base, son algunas de las condiciones que permiten considerar este género como posible ancestro de *Clibadium*. La idea de proximidad genérica se ve reforzada además por el número cromosómico, que en *Calea* ha sido registrado como $n = 16, 18, 19$ y 24 lo cual indica cierta afinidad con *Clibadium* cuyo número cromosómico es $n = 16$.

Las observaciones aquí presentadas revelan afinidades entre *Clibadium*, *Ichthyothere*, *Desmanthodium* y *Strachycephalum*, al tiempo que sugieren relaciones con los géneros *Galinsoga* y *Calea*. Sólo cuando los demás géneros de las Heliantheae sean estudiados, se podrá determinar cuán cercanas son estas afinidades.

Bibliografía

- Arriagada, J.E. & T.F. Stuessy. 1990. A new species and subgenus of *Desmanthodium* (Compositae, Heliantheae) from Southern Mexico. *Brittonia* 42: 283-285.
- Bentham, G. 1873. Notes on the Classification, History, and Geographical Distribution of Compositae. *J. Linn. Soc. Lon. Bot.* 13: 431-433.
- Blake, S.F. 1917. Notes on the systematic position of *Clibadium*, with descriptions of some new species. *Contr. Gray Herb.* 52: 1-8.
- Bohm, B.A. & T.F. Stuessy. 1981. Flavonol derivatives of the genus *Clibadium* (Compositae). *Phytochemistry* 20: 1053-1055.
- . & ———. 1981. Flavonol derivatives of *Desmanthodium* (Compositae). *Phytochemistry* 20: 1573-1575.
- . & ———. 1983. Flavonol derivatives of *Ichthyothere terminalis*. *Phytochemistry* 21: 2761-2763.
- Canne, J.M. 1977. A revision of the genus *Galinsoga* (Compositae Heliantheae). *Rhodora* 79: 319-389.
- . 1983. Cytological and morphological observations in *Galinsoga* and related genera (Asteraceae). *Rhodora* 85: 355-366.
- Coleman, J.R. 1968. Chromosome numbers in some Brazilian Compositae. *Rhodora* 70: 228-240.
- . 1970. Additional chromosome numbers in Brazilian Compositae. *Rhodora* 72: 94-99.
- . 1982. Chromosome numbers of Angiosperms collected in the state of São Paulo. *Rev. Brasil. Genet.* 3: 353-549.
- Czerson, H., F. Bohlmann, T.F. Stuessy & N.H. Fischer. 1979. Sesquiterpenoid and acetylenic constituents of seven *Clibadium* species. *Phytochemistry* 18: 257-260.
- Díaz-Piedrahita, S. & J.E. Arriagada. 1992. Una nueva especie de *Clibadium* (Compositae) para Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 18: 301-303.
- Keil, D.J. & T.F. Stuessy. 1977. Chromosome counts in Compositae from Mexico and the United States. *Amer. J. Bot.* 64: 795-798.

- Kim, K. J., R. Jansen, B.L. Turner, T. Mabry & G. Nesom. 1989. Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in the tribe Heliantheae (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 76: 252.
- Powell, A.M. & J. Cuatrecasas. 1970. Chromosome numbers in Compositae: Colombian and Venezuelan species. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 55: 374-379.
- Robinson, B.L. & J.M. Greenman. 1896. Revision of the Mexican and Central American species of the genus *Calea*. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 32: 20-30.
- Robinson, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 51.
- , A.M. Powell, R.M. King & J.F. Weedon. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contr. Bot.* 52.
- Struessy, T.F. 1977. Heliantheae - systematic review. In: Heywood, V.H., J.B. Harborne & B.L. Turner (eds.) *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press. London, pp: 621-671.
- & H. -Y. Liu. 1983. Anatomy of the pericarp of *Clibadium*, *Desmanthodium* and *Ichthyothere* (Compositae, Heliantheae) and systematics implications. *Rhodora* 85: 213-227.
- Turner, B.L. & R.M. King. 1964. Chromosome numbers in the Compositae. VIII. Mexican and Central American species. *Southwest. Nat.* 27-39.
- , J. Bacon, L. Urbatsch & B. Simpson. 1979. Chromosome numbers in South American Compositae. *Amer. J. Bot.* 66: 173-178.
- Wusson, J.R., L.E. Urbatsch, & G.A. Sullivan. 1985. *Calea* (Asteraceae) in Mexico, Central America, and Jamaica. *Syst. Bot.* 10: 241-267.

ESTUDIOS BOTANICOS EN LA GUAYANA COLOMBIANA, III. DOS NUEVAS EUPHORBIACEAE DE LA SIERRA DE CHIRIBIQUETE

por

José María Cardiel Sanz*

Resumen

Cardiel, J.M.: Estudios botánicos en la Guayana colombiana, III. Dos nuevas Euphorbiaceae, de la Sierra de Chiribiquete. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 469-474. 1993. ISSN 0370-3908.

Se describen dos nuevas especies de Euphorbiaceae, *Apodandra corniculata* y *Croton chiribiquetensis*, colectadas en los afloramientos de arenisca de la Sierra de Chiribiquete (Caquetá, Colombia). Se incluyen comentarios sistemáticos sobre las especies afines.

Palabras clave: Euphorbiaceae, *Apodandra*, *Croton*, Guayanas, Colombia, neotrópico, taxonomía.

Abstract

Two new species of Euphorbiaceae are described, *Apodandra corniculata* and *Croton chiribiquetensis*, collected on the sandstone outcrops in the Sierra de Chiribiquete (Caquetá, Colombia). Comments on the systematics of the related species are included.

Key words: Euphorbiaceae, *Apodandra*, *Croton*, Guayanas, Colombia, Neotropics, taxonomy.

Introducción

La Sierra de Chiribiquete está situada entre los departamentos de Caquetá y Guaviare, en la Amazonia colombiana. Se incluye en la subprovincia Trans Río Negro-Guayana Colombiana, dentro de la región de la Guayana, definida por Maguire (1979). Es una de las áreas más aisladas de la Amazonia por lo que, hasta el presente, apenas se habían realizado exploraciones botánicas (Schultes, 1944).

Continuamos en este artículo la publicación de resultados de la primera expedición botánica hispano-colombiana a la Sierra de Chiribiquete, iniciada por Fuertes (1992) y Estrada & Fuertes (1993), describiendo dos nuevas especies de Euphorbiaceae colectadas en la citada expedición.

Apodandra corniculata Cardiel, sp. nov. Fig. 1

Typus. COLOMBIA: Caquetá, Sierra de Chiribiquete. Campamento Norte. Recorrido por el cauce casi seco de un arroyo al NE del campamento. 1° 7'N, 72° 50'W, 350–500 m. En el borde del bosque a lo largo del cauce, 13–XII–1990. S. Cas-

* Real Jardín Botánico, C.S.I.C. Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid (España).

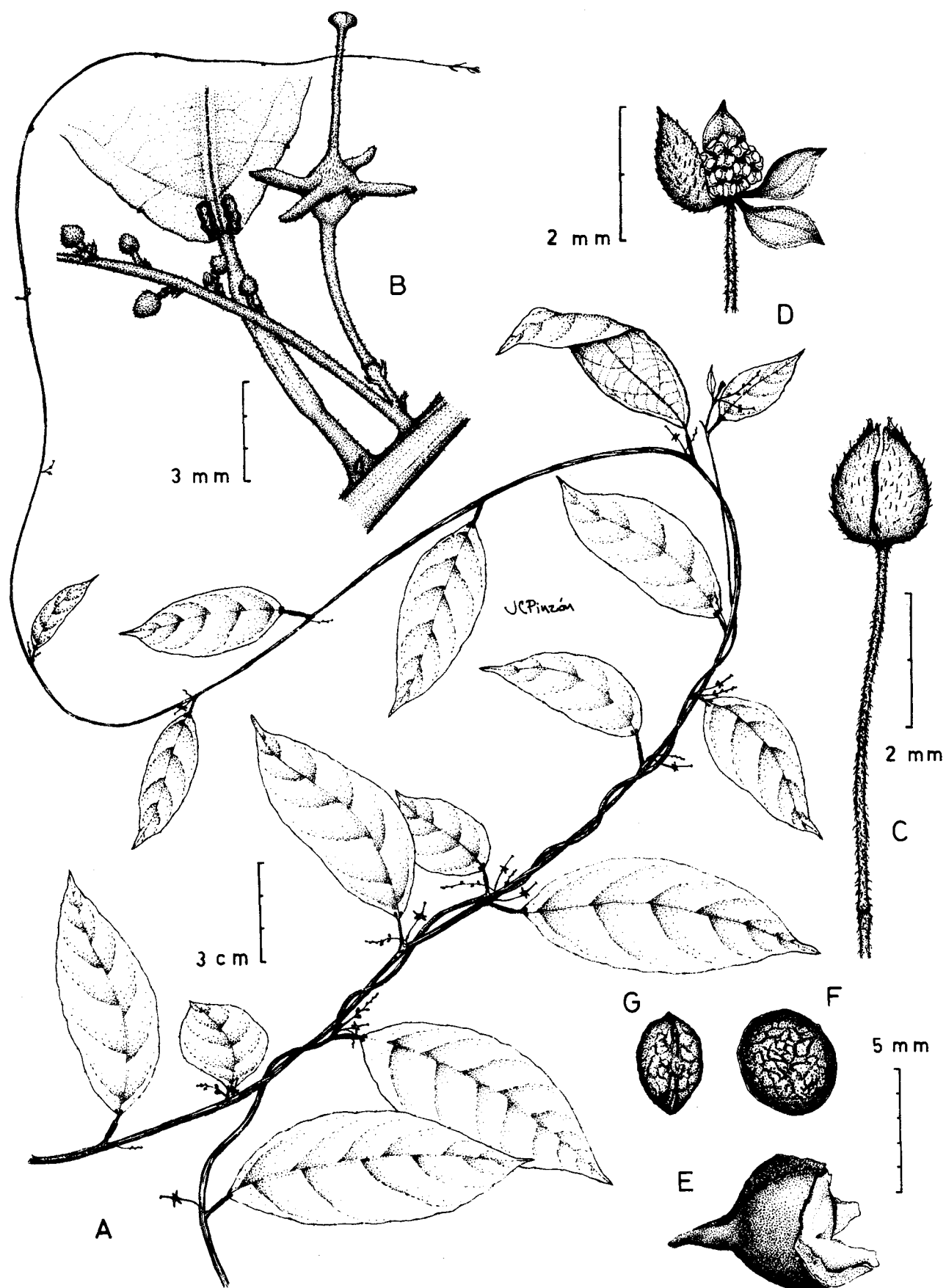


Figura 1. *Apodandra corniculata* Cardiel: A, hábito; B, base foliar —por el envés— y de la inflorescencia; C, flor masculina en botón; D: flor masculina en antesis; E, coco de la cápsula; F y G semilla. (Castroviejo & al, 12042).

troviejo, J.M. Cardiel, G. Galeano & F. González 12042 (holotypus: COL, isotypi: COL, MA).

Lignosa, scandens atque volubilis, Apodandrea lorentensi (Ule) Pax & Hoffm. similis, a qua praesertim differt laminis foliaribus 5–7 nerviis, inflorescentiis floribus masculis numerosis praeditis atque androceo ex 20–25 staminibus constanti.

Bejuco leñoso, voluble, monoico. Ramas jóvenes muy delgadas, levemente estriadas, pubérulas, glabrescentes, terminadas en zarzillos filiformes, no enroscados. Estípulas diminutas, triangular-lanceoladas, agudas. Pecíolos de 0,5–1 cm de largo, levemente estriados, pubérulos, generalmente con un segmento central engrosado. Láminas foliares de elíptico-lanceoladas a suboblongo-lanceoladas, de 4–7 (–9) cm de largo por 2–3,7 cm de ancho, de membranáceas a subcartáceas; base de redondeada a cuneada, generalmente estrechada, con 2 (–4) conspicuas glándulas pateniformes por el envés; ápice cortamente acuminado, acumen de agudo a mucronado; margen sinuado, con diminutos dientes subglandulares en cada seno, haz glabrada con algunos pelos dispersos en el nervio medio y cerca del margen; envés de disperso-pubérulo en los nervios a glabrado, a veces con pequeñas glándulas pateniformes cerca del margen; nerviación pinnada, con 5–7 pares de nervios secundarios, prominentes por el envés y muy poco marcados por la haz. Inflorescencias axilares o subaxilares, racemosas o paniculadas, de 2–3 cm de largo, sésiles o subsésiles, enteramente masculinas o, lo más frecuente, con una flor femenina basal y numerosas flores masculinas distales; raquis pubérulo; brácteas diminutas, triangular-lanceoladas, ciliado-pubérulas. Flores masculinas con pedicelo de hasta 11 mm de largo, articulado cerca de la base, adpreso-pubérulo; cáliz —en botón— de c. 1,5 mm de largo, adpreso-pubérulo, escindido en la antesis en cuatro sépalos libres, valvados, elíptico-lanceolados, de c. 2 mm de largo por 1,2 mm de ancho; estambres 20–25, sésiles, sobre un receptáculo globoso. Flores femeninas con pedicelo de hasta 10 mm de largo, retrorso-pubérulo, engrosándose hacia el ápice, articulado cerca de la base; cáliz de c. 1 mm de largo, con cuatro sépalos triangulares, adpreso-pubérulos; ovario de 1–2 mm de diámetro, tetralocular, con cuatro apéndices corniculados, alternisépalo y perpendiculares a la columna estilar, de hasta 2,5 mm de largo; columna estilar cilíndrica, de hasta 4 mm de largo y 0,5 mm de grosor, antrorso-pubérula; estigma capitado, achatado, de hasta 1,5 mm de ancho, ligeramente tetralobulado. Cápsula ligeramente tuberculada, glabra, con cuatro apéndices corniculados, agudos, cada uno de hasta 3 mm de largo; columela persistente. Semillas sublenticulares, de c. 4,5 mm de diámetro mayor, reticulado-rugosas, ecarunculadas.

Apodandra Pax & Hoffm. es un pequeño género, incluido en la tribu *Plukenetieae* (Benth.). Hutch. de la subfamilia *Acalyphoideae* Ascher. de las Euphorbiaceae (Webster, 1975). Incluye 3–4

especies de arbustos escandentes, exclusivos del trópico suramericano. Está estrechamente relacionado con un grupo de géneros muy poco estudiados entre los que figuran *Plukenetia*, *Anabarella*, *Angostylium*, *Fragariopsis* y *Pterococcus*. Todos ellos tienen escaso número de especies y, aunque admitidos en el *Pflanzenreich* de Engler (Pax & Hoffmann, 1919), su entidad ha sido discutida. Webster (1967) propone mantenerlos bajo el concepto genérico de *Plukenetia* de Benth (1880).

En este grupo, *Apodandra* se caracteriza por las láminas foliares pinnatinervias y las flores masculinas con 12–35 estambres sésiles, sobre un receptáculo globoso. *A. lorentensis* (Ule) Pax & Hoffm. parece la especie más afín a *A. corniculata*, sólo se conoce para la Amazonia peruana, y difiere por las láminas foliares con 4–5 pares de nervios secundarios, los racimos con 2–3 flores masculinas y el androceo de 15–16 estambres. *A. brachybotrya* (Müll. Arg.). Macbr., conocida también para Perú, tiene hojas anchamente elípticas, flores masculinas con 12–15 estambres y columna estilar obovoide. *A. buchtienii* Pax, conocida para Perú y Bolivia, se caracteriza por las hojas lanceoladas u oblongas, androceo de 27–33 estambres y columna estilar obovoide con los estigmas indiferenciados. La información sobre estas especies es muy escasa, por lo que es posible que su *status* sistemático y geográfico se modifique cuando se realice una revisión crítica del grupo.

Croton chiribiquetensis Cardiel, sp. nov. Fig. 2

Typus. COLOMBIA: Caquetá, Sierra de Chiribiquete, Campamento Norte. Ruta del campamento al límite SW de la meseta. 1° 7' N, 72° 50' O, 500–550 m. En borde de bosque. 8–XII–1990. S. Castroviejo, J.M. Cardiel, G. Galeano & F. González 12009 (holotypus: COL; isotypi: COL, MA).

Frutex, Crotoni brevipedis Pax similis, a quo praesertim differt foliis margine longe pilosis, lanceolatis, floribus masculis calyce trilobulato et 6 staminibus praeditis atque floribus foemineis item stylo in 12 ramos diviso praeditis.

Arbusto de c. 1 m de alto, monoico, con las ramas y hojas senescentes rojizas. Ramas jóvenes delgadas, lustrosas, glabras o con tricomas estrellados, éstos son de 1,5–3,5 mm de diámetro, con 7–9 ramas subiguales o con 1–2 marcadamente prominentes. Hojas alternas. Estípulas conspicuas, lineares o linear-lanceoladas, de 7–10 mm de largo por 0,8 mm de ancho, con largos pelos marginales, rígidos, de 2–3,5 mm de largo, a veces con algún tricoma estrellado. Pecíolos de 1,5–2 cm de largo, con indumento similar al de las ramas jóvenes. Láminas foliares lanceoladas, de 7–9 cm de largo por 2–2,8 cm de ancho, membranáceas; base aguda; ápice acuminado, acumen agudo; margen serrado o biserrado, con dientes profundos, triangulares, con largos cilios rígidos de c. 2 mm de largo; entre los dientes aparecen, a veces, pequeñas

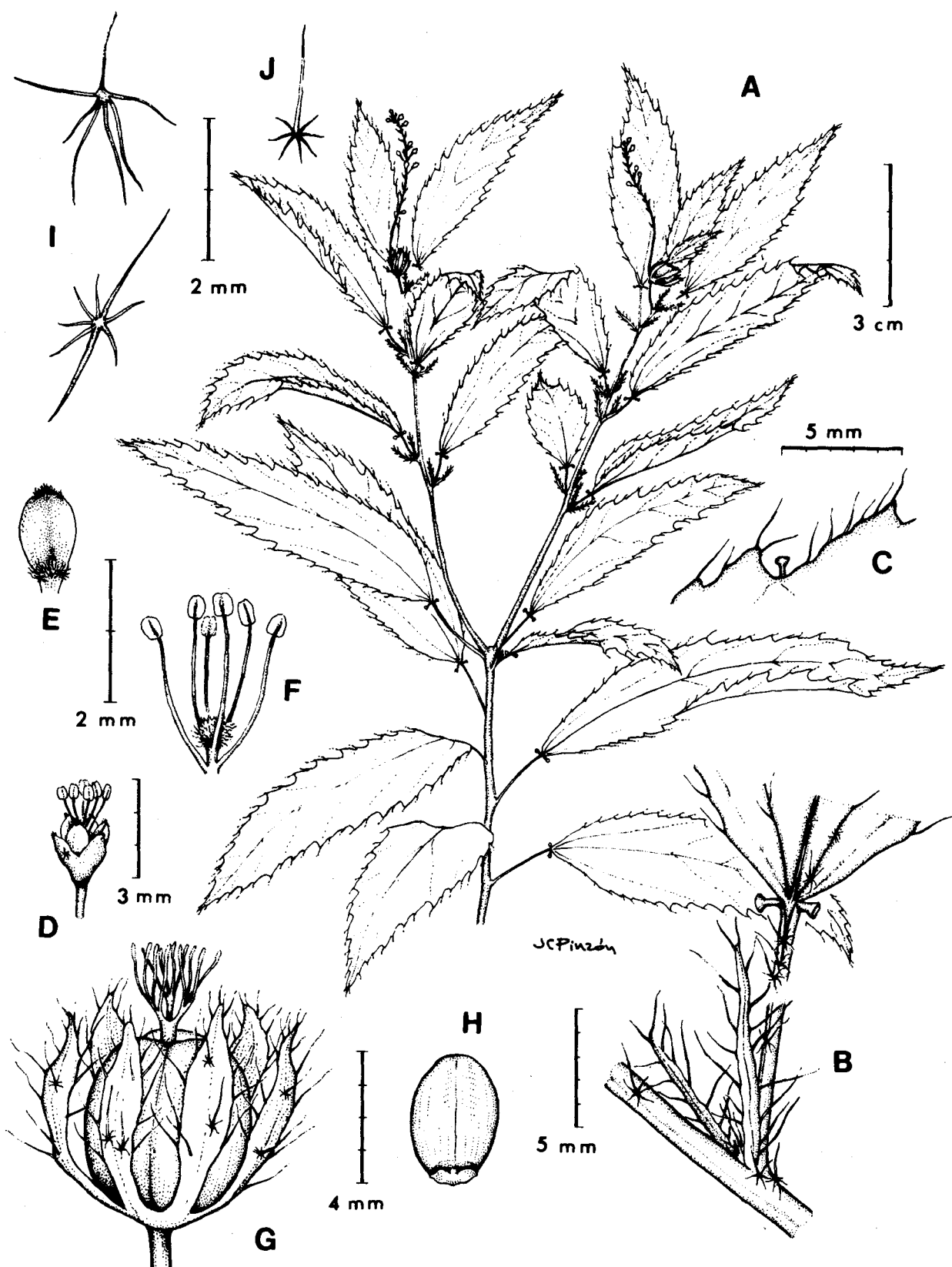


Figura 2. *Croton chiribiquetensis* Cardiel: A, hábito; B, base foliar; C, detalle del margen foliar; D, flor masculina; E, pétalo; F, androceo; G, fruto con cáliz y estilo persistente; H, semilla; I, pelos estrellados de ramas y hojas; J, pelo estrellado del cáliz femenino. (Castroviejo & al, 12009).

glándulas hipocrateriformes de c. 0,5 mm de largo; haz glabrada, sólo con algunos tricomas estrellados en los nervios; envés punteado con diminutas pústulas, con indumento similar al de la haz; base con tres nervios muy marcados y, generalmente, dos más finos adicionales; nervios secundarios 6–7 pares. Inflorescencias terminales, bisexuales, racemosas, de 3,5–5 cm de largo, con una flor femenina basal y numerosas flores masculinas, en nudos de 1–2 flores, en la mitad distal. Brácteas linear-lanceoladas, de 2–4 mm de largo, con cilios de 1–3 mm de largo. Flores masculinas con pedicelo de 1,2–1,5 mm de largo, glabro; cáliz de c. 1,5 mm de largo, con 3 lóbulos soldados en la base, glabro o con algún pelo estrellado, con diminutas papilas en la mitad basal; lóbulos valvados en botón, ovado-lanceolados de c. 0,7 mm de largo, barbados en el ápice; corola con 3 pétalos libres, obovado-espatulados, de c. 1,5 mm de largo por c. 0,7 mm de ancho, barbados en el ápice y en la mitad basal-abaxial; estambres 6, inflexos en botón, en dos verticilos de 3, el verticilo interno con los filamentos unidos en la base, con el seno que forma la trifurcación lanado, y el verticilo externo con los estambres libres; filamentos glabros, de hasta 2,5 mm de largo. Receptáculo glabro. Disco inconspicuo. Flores femeninas —fructificadas— con pedicelo de c. 1,5 mm de largo, glabro; cáliz con 6 sépalos iguales, linear-lanceolados, de c. 8 mm de largo por 1 mm de ancho, con tricomas estrellados con una rama ascendente de 2–3 mm de largo; estilos de c. 3 mm de largo, soldados en la base y escindidos en 12 ramas papilosas, glabras. Cápsula globosa, de c. 5,5 mm de diámetro, glabra. Semillas elipsoides, aplanadas, de c. 4 mm de largo por 3 mm de ancho, brillantes, lisas (muy tenuemente estriado-foveoladas); carúncula de c. 1,2 mm de ancho.

El género *Croton*, con unas 800–900 especies, es, posiblemente, el menos conocido sistemáticamente de las Euphorbiaceae. Desde el tratamiento de Müller Argoviensis en el *Prodromus* de De Candolle, en 1866, donde se recogen unas 450 especies, su estudio sólo se ha abordado para algunas floras locales, siendo la situación de muchas especies oscura e imprecisa. En Colombia los únicos estudios del género se deben a Croizat (1940, 1944a, 1944b, 1954), quien describe numerosas especies nuevas. Más recientemente *Croton* figura en el tratamiento de las Euphorbiaceae para la Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (Cardiel, 1993). Para las tierras altas de la Guayana, Jablonski (1965) recoge 40 especies, con numerosas novedades.

La especie descrita, comparte numerosos caracteres con *C. brevipes* Pax, propio de las selvas de Costa Rica y Panamá, y *C. hircinus* Venth., conocido para las Pequeñas Antillas, Panamá y costa norte de Sudamérica (Webster, 1967, 1988). *Croton chiribiquetensis* presenta, no obstante, caracteres singulares y sorprendentes para el género, como el cáliz de las flores masculinas trilobula-

do, —lo habitual son 4–6 lóbulos—, así como el número y disposición de los estambres.

También puede relacionarse con *C. lundianus* (F. Dietr.) Müll. Arg. (= *C. glandulosus* var. *lundianus* (F. Dietr.) Smith & Downs, de los “campos” del SE de Brasil, al igual que *C. chiribiquetensis*, de hábitos heliófilos, y fácilmente diferenciable por sus hojas rombiforme-ovadas y estilos bipartidos e hispidulosos (Smith & Downs, 1959).

Ecología y distribución

Las dos especies descritas fueron colectadas en una de las mesetas más extensas de la Sierra de Chiribiquete, con una altitud media de 400 m. Ambas son elementos de orla de los bosquetes abiertos y de escasa altura, dominados por *Bonnetia martiana*, *Clusia* spp., *Gongylolepis martiana* y *Senefeldropsis chiribiquetensis*, que crecen sobre suelos muy poco desarrollados, con un sustrato de arenas cuarcíticas, y en un ambiente soleado, sometido a notables fluctuaciones hídricas.

Agradecimientos

Agradezco a la Agencia Española de Cooperación Internacional que auspició la Expedición a la Sierra de Chiribiquete dentro de los proyectos de cooperación hispano-colombiana; a Manuel Laínz que tradujo al latín las diagnósticos; a Juan Carlos Pinzón, autor de las láminas que ilustran las dos especies, y a Santiago Castroviejo y Javier Fuertes por la revisión del manuscrito.

Bibliografía

- Bentham, G. & J.D. Hooker 1880. Euphorbiaceae. In: *Genera Plantarum* 3 (1): 239-340.
- Cardiel, J.M. 1993. Euphorbiaceae (excepto Phyllanthoideae p.p.). In: J.C. Mutis, Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada, vol. 23. Ed. Cultura Hispánica, Madrid.
- Estrada, J. & J. Fuertes 1993. Estudios Botánicos en la Guayana Colombiana. III. Notas sobre la vegetación y flora de la Sierra de Chiribiquete. *Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact.* 18 (71): 483-498.
- Fuertes, J. 1992. Estudios Botánicos en la Guayana Colombiana. I. Una nueva especie de *Hibiscus* sección *Furcaria*. (Malvaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 50 (1): 65-72.
- Croizat, L. 1940. Thirty five new species of American *Croton*. *J. Arnold Arbor.* 21 (1): 76-107.
- . 1943. Euphorbiaceae Cactaceaeque novae vel criticae colombianae I. *Caldasia* 2 (7): 122-135.
- . 1944. Euphorbiaceae novae vel criticae colombianae III. *Caldasia* 2 (10): 425-434.

- . 1944. Euphorbiaceae novae vel criticae colombianae IV. *Caldasia* 3 (11): 7-19.
- . 1954. Una nueva especie colombiana de *Croton*. *Mutisia* 21: 7.
- Jablonski, E. 1965. *Croton* in: Maguire, B. et al. The Botany of the Guayana Highland — Part VI. Mem. New York Bot. Gard. 12 (3): 150-169.
- Maguire, B. 1979. Guayana, region of the Roraima sandstone formation. In: K. Larsen & L.B. Holm-Nielsen (Eds.), *Tropical Botany*: 223-238. Academic Press.
- Pax, F.A. & O. Hoffmann. 1919. Euphorbiaceae-Acalyphaeae-Plukenetia. In: H.G.A. Engler, *Das Pflanzenreich*. 9 (68): 1-108.
- Schultes, R.E. 1944. *Plantae colombianae* IX. *Caldasia* 3 (12): 121-130.
- Smith, L.B. & R.J. Downs 1959. Resumo preliminar das Euforbiáceas de Santa Catarina. *Sellowia* 11: 155-231.
- Webster, G.L. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24 (5-6): 593-601.
- . & D. Burch 1967. Euphorbiaceae. In: R.E. Woodson & R.W. Schery (Eds.) *Flora of Panama*. Ann. Missouri Bot. Gard. 54 (3): 211-350.
- . & M.J. Huft 1988. Revised synopsis of Panamanian Euphorbiaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 75 (3): 1087-1144.

MISCELANEA SOBRE FLORA NEOTROPICA VI

Dos especies nuevas de *Diplostephium* del Perú

por

José Cuatrecasas*

Resumen

Cuatrecasas, J.: Miscelánea sobre Flora Neotrópica VI. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71) 475-478 1993. ISSN 0370-3908.

Dos especies nuevas de compuestas: *Diplostephium oxapampanum* y *D. yahuarcochense* se describen procedentes del Perú.

Palabras clave: Compositae, *Diplostephium*, Perú.

Abstrac

Two new species of *Diplostephium*, Compositae: *D. oxapampanum* and *D. yahuarcochense* are described from Peru.

Key words: Compositae, *Diplostephium*, Perú.

En continuación de mis estudios sobre el género andino *Diplostephium*, en preparación de una revisión general del género, y más concretamente, en el presente, para el tratamiento del mismo en la Flora del Perú, adelanto la publicación de dos especies indescritas, que me parecen del mayor interés para el conocimiento de tan interesante flora.

Diplostephium oxapampanum Cuatrec. sp. nov.

Frutex semimetralis. Rami terminales erecti robusti dense ochraceo-lanati, dense foliosi cum vaginis foliorum persistentibus argute congeste amplexantibus, dense crasseque lanatis tecti.

Folia alterna simplicia petiolata crasse coriacea; petiolus robustus lanatus 3–6 mm longus cum vagina protentus; lamina rotunda vel rotundato-elliptica vel ovato-rotundata, crasse coriacea margine argute revoluta integra, supra viridis nitida glabra costa plana vel prominenti cetera argute prominenteque venuloso reticulata, abaxialiter costa crassa valde elevata, 5–8 nervis secundariis utroque latere patulis prominentibus, nervis tertiis paucis elevatis reticulum laxum formantibus, alveolis latis profundis cum lana crispula ochracea crassissima densissimaque repletis, tecta. Vagina triangulata sursum gradatim angustata et in petiolum producta, 7 mm longa, ad basim 4–5 mm lata, crasse coriacea rigidaque amplexans, abaxialiter densissime lanato-villosa, adaxialiter glabra sed marginibus longe denseque barbata pilis patulis

* Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20560, U.S.A.

4 mm vel ultra longis cum eosque contiguis intertextis. Pedunculus florifer monocephalus, axillaris robustus rigidis dense crasseque ochraceo-lanatus 11-30 mm longo.

Capitula cupulari-campanulata, radiata 10-12 mm alta. Involucrum 9 mm altum, $\pm$ 12 mm diamitente, gossypino-villosum Phyllaria 5-6-seriata imbricataque, rigide straminea, linearia, acutissima, pallide ochracea, distale apiceque atrobrunnea ciliataque ad basim incrassata et arcuata, dorsaliter intricato-villosa, intima 9 x 1 mm cetera gradatim breviora, extima 5 mm longa. Receptaculum conicum alveolatum marginibus alveolorum crassiusculis laevis, glabrum.

Flores radii feminei longiligulati ca. 55 in capitulo, biseriati. Corolla 27-30 mm longa, tubo angustissimo 3.5 mm, sparse piloso pilis albis 0.1-0.2 mm et pilis sparsissimis longissimis teneris, distale densius breviteque pilosula; lamina anguste linearis 23-26 mm longa 1.5 mm lata, apice minute 3-denticulata, flexuosissima saepe revoluta vel circinata, glabra abaxialiter proximale parte pilosa excepta. Stylus 5-6 mm, ramis circa 1 mm longis sursum angustatis, lineis duobus marginalibus discretis signatis. Ovarium vel achenium ca. 3 mm longum oblongum, copiose villososericeum, longe pilosum et parvis glandulis interspersis. Pappus 6 mm longus setis leviter strigosis inaequaliter biseriatis, perpaucis exterioribus teneribus brevioribus.

Flores disci pseudohermaphroditi, 130 in capitulo. Corolla 5.5-5.8 mm longa, parte media sparsis pilis munita, tubo 1.8 mm longo, limbo infundibuliformi sursum glabro, lobis triangularibus 1 mm longis. Antherae 2 mm longae basi obtusae, filamentis ad collum non incrassatis. Stylus robustus, ramis 1.6 mm longis, valde exsertis lanceolatis acutis extus argute strigosis. Ovarium oblongum angustum 2.5 mm longum moderate villososericeum aliquando raris glandulis, vacuum, sterile. Pappus 6 mm setis biseriatis, externis ca 2 mm acutis, ceteris longioribus rigidis leviter strigosis, distaliter magis ampliatis.

Typus: PERU, Pasco; Oxapampa, Cordillera Yanotaga: Cerro Pajonal "chacos" 12 km SE of Oxapampa. Shrubland on white sandstone, spongy sphagnum humus up to 2 m deep except where burned, 2700-28 m. Shrub 0.5 m, leaves coriaceous, flowers blue purple, 7 oct. 1982, Robin B. Foster 9050, holotype, US.

Diplostephium oxapampae pertenece a la Serie *Lavandulifolia* Blake (1922, 1928) y a la Sect. *Bifida*, Cuatrec. (1943). Es especie afín a *D. gynoxyoides* Cuatrec. (1953), procedente de Pillao, Huánuco de la que se distingue por las ramas y pedúnculos más robustos, por los pecíolos persistentes más largos y con base abrazadora que permanecen pegados a las ramillas exfoliadas. También difiere por la estructura del limbo foliar, que es elíptico o redondeado, gruesamente coriáceo con

márgenes íntegros y revolutos; la cara adaxial es glabra y verde nítida con nerviación saliente marcando un retículo prominente. En *D. gynoxyoides* la nerviación es deprimida en la haz, resultando rugosa la superficie.

Diplostephium yahuarcochense Cuatrec. sp. nov.

Frutex ramis tortuosis primitus parce pubescentibus mox glabris viridi-brunneis viscidis, terminalibus dense foliosis. Folia breviter crasse coriacea petiolata; lamina elliptica plerumque basi angustata, apice obtuso vel paulo attenuato; marginibus satis crasseque revolutis, (5 x 2.5) 7 x 2.3 - 8 x 3 (9 x 3.2) mm, adaxialiter enervia glutinosa, abaxialiter costa prominente plus minusve visibili, dense ochraceo-lanata. Petiolus 1-1.5 mm longus, vagina triangulari 1.5 mm longa amplectenti.

Capitula radiata solitaria terminalia, folia paulo superantia; pedunculo lanugineo brevissimo bracteolato. Involucrum campanulatum 11-12 mm alt 10 mm diam; phyllariis 6-7 seriatis imbricatis. Phyllaria rigida straminea lineari-lanceolata acutissima marginibus sursum laceratis, straminea distale plus minusve atropurpurascens, maxima intima 8.5 - 9 x 1.2 mm, altera gradatim breviora, extima 5 x 1.2 mm, in sicco recurva. Calyculum pluribus bracteis phyllariis infimis similibus $\pm$ 5 mm long.

Flores marginales feminei ligulati 26 biseriati. Corola alba 12 - 14 mm longa, tubo 2 mm longo albo sparse minuteque glandulifero, lamina 10 - 12 x 2 mm, liguliformi apice minutissime 3-denticulata, 4-venosa. Stylus 4-4.2 mm sursum purpureus ramis 1.5 mm longis lineari-lanceolatis marginibus duobus lineis crassiusculis stigmaticis. Ovarium 1.2 mm longum ovato-oblongum dense subsericeum, pilis nitidis rigidis ucutis antrorsis. Pappus pallido-stramineus 6 mm altus, setis strigulos, exterioribus squamiformibus brevibus tantum 0.5 - 0.8 mm.

Flores disci hermaphroditi 27 in capitulo. Corolla purpurascens, tubulo 1.2 mm albedo, limbo tubuloso purpureo deorsum pubescens pilis minutis crassiusculis vermiformis obtusis copiosis, lobis brevibus triangularibus. Antherae luteolae basi sagittatae 2 mm longae. Stylus apice ramis linearibus acutis 1.5 - 1.7 mm longis dorsale strigosis atropurpureis ad basim tantum brevissime stigmatiferis. Ovarium 1.5 mm dense subsericeum ovuliferum. Pappus stramineus 6 mm setis exterioribus latiusculis squamiformibus 1 - 1.3 mm longis.

Typus - PERU, Cajamarca: Laguna Yahuarcocha, arriba de Incahuasi, prov. Chota; jalca 3600 m alt., 14 Oct. 1985, Sagastequi A., Skellman, Mostacero, and Ramirez 12912, US Holotypus.

D. yahuarcochense pertenece a la Sect. *Lavandulifolia* Blake y a la Sect. *Bifida* Cuatrec; puede formar parte de un grupo de especies con hojas $\pm$ elíp-

ticas, elíptico-oblongas $\pm$ lisas por la haz sin impresiones glandulares marcadas, con bordes muy revolutos, como ocurre con *D. pachyphyllum*, *D. subspathulatum*, *D. peruvianum*, *D. glutinosum*, *D. vacciniodes*, y *D. vermiculatum*. *D. yahuarcochense* se distingue además de los caracteres antes mencionados, por las hojas elípticas, obtusas, menores (5 — 8 x 2.5 — 3.2 mm) con un corto pecíolo y la vaina triangular engrosada, persistente sobre las ramitas, y por las ramas hojosas prácticamente lampiñas a con escasa pubescencia, careciendo de los pelos crasos, vermiformes, que presentan algunas de las especies arriba citadas.

Bibliografía

- Blake, S.F. 1922. Key to the genus *Diplostephium* with descriptions of new species. Contr. U.S. National Herbarium, Smithsonian Institution, 24 (3): 65-86. plus index and eight plates (21-28).
- . 1928. Review of the genus *Diplostephium*, Amer. Journal of Botany, 15: 43-64.
- Cuatrecasas, J. 1943. Estudios sobre plantas andinas V. Caldasia, 8: 209-240.
- . 1953. New taxa in the genus *Diplostephium*: Bull. Torrey Bot. Club, 80 (5): 401-408.

PRESENCIA DEL GENERO *Otopappus* (COMPOSITAE, HELIANTHEAE) EN SURAMERICA

por

Santiago Díaz-Piedrahita*

Resumen

Díaz-Piedrahita, S.: Presencia del género *Otopappus* Benth. (Compositae, Heliantheae) en Suramérica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 479-482. 1993. ISSN 0370-3908.

Para el género *Otopappus* se reconocen 15 especies circunscritas en su mayoría a México y Guatemala; una de ellas (*O. verbesinoides* Benth.) se extiende hasta Costa Rica, y otra (*O. hirsutus* (Sw.) Hartman & Stuessy) es endémica de Jamaica. La aparición de una nueva especie (*O. calarcanus* Díaz) en la Cordillera Central de Colombia en el departamento del Quindío plantea interrogantes en relación con sus afinidades y amplía en forma discontinua el ámbito geográfico del género hasta el norte de los Andes. La nueva especie se describe e ilustra y se hacen comentarios acerca de su ubicación sistemática en una nueva sección denominada *Australotopappus*.

Abstract

Otopappus Benth. is a genus with 15 species circumscribed to Mexico and Guatemala. One of them (*O. verbesinoides* Benth.) has extended down to Costa Rica, and another one, (*O. hirsutus* (Sw.) Hartman & Stuessy) is endemic from Jamaica. The appearance of a new species (*O. calarcanus* Díaz) in the Central Cordillera of Colombia, specifically in the Department of Quindío, brings up some questions related to its affinities. Furthermore, this appearance expands—in a discontinuous way—the geographical area of this genus up to the Northern part of the Andean Cordillera. The new species is illustrated and described under a new section called *Australotopappus*. Some comments regarding to the systematic location of this section are also made.

El género *Otopappus* fue propuesto por Benth. (1873) como una entidad afín a *Verbesina* L. Con base en dos especies, Urban (1901) propuso el género *Notoptera*, taxón bastante afín al descrito por Benth. Blake (1915) hizo una primera

revisión de *Notoptera* y de *Salmea* contribuyendo a definir las especies y a delimitar dichos géneros. Greenman (1907) transfirió algunas especies de *Salmea* a *Notoptera* respetando el concepto expuesto por Urban. El carácter que permite separar a *Notoptera* de *Otopappus* es la presencia o no de escumelas entre las aristas del papus. Mac Vaughn (1972) y Nash (1976) plantearon nuevas ideas en relación con las afinidades existentes entre *Notoptera* y *Otopappus* y sugirieron la posibilidad de reducción a una sola entidad genérica.

* Profesor Titular, Instituto de Ciencias Naturales — Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, D.C. Colombia.

Anderson, Hartman y Stuessy (1979) analizaron detenidamente las características y relaciones de *Otopappus australis* para concluir con razón, que esta especie, descrita por Blake en 1924 y primera de su género en Suramérica, al igual que *O. ferruginea* Badillo, correspondían a *Zexmenia mikanioides* (Britton) Blake. Al mismo género transfirieron la especie *Otopappus simplex* Badillo, originaria de Venezuela. Finalmente Strother (1989) propuso *Oblivia*, un nuevo género, al cual transfirió la especie denominada sucesivamente *Salmea mikanioides*, *Zexmenia columbiana*, *Otopappus australis* y *Otopappus ferrugineus*. Al producirse estos cambios, la distribución geográfica de *Otopappus* quedó continua y restringida al área comprendida entre México y Costa Rica. Finalmente Hartman y Stuessy (1983) al hacer la revisión de *Otopappus* redujeron a *Notoptera* a la sinonimia y fijaron el número de especies en quince; de ellas *O. verbesinoides* Benth. es la que muestra un más amplio rango de distribución por extenderse desde el centro de México a Guatemala, Belize, Nicaragua, Honduras y Costa Rica. Nueve especies son endémicas de México, tres están circunscritas a México, Guatemala y Nicaragua, una se conoce solo de este último país y *O. hirsutus* (Sw.) Hartman & Stuessy es endémica de Jamaica.

Aunque por sus caracteres vegetativos y por las características superficiales de la flor *Otopappus simplex* Badillo podría pertenecer a cualquier género de Verbesininae (sensu Stuessy 1977) o Ecliptinae (sensu Robinson 1981), la estructura del aquenio y del papus la enmarcan en *Zexmenia*, siendo acertada su transferencia a dicho género. No es éste el caso de *O. calarcanus* Díaz, especie que por su hábito herbáceo semi escandente, sus tallos lignificados y sulcados, las características del involucro y demás piezas del capítulo y la bien definida forma de los aquenios y del papus queda ubicada claramente en el género propuesto por Benthham y revisado por Hartman y Stuessy.

La aparición de la nueva especie que se describe a continuación y que proviene del centro de Colombia, y más concretamente del flanco occidental de la Cordillera Central de los Andes a una altitud de 1700 m, amplía el rango geográfico de *Otopappus* hasta Suramérica, produciéndose así una distribución discontinua en la cual *O. calarcanus* Díaz aparece aislada y ocupando un área intermedia entre las diferentes poblaciones de *Zexmenia mikanioides* (Britton) Blake; estos hechos plantean interesantes interrogantes en relación con su ubicación sistemática y con sus afinidades.

Por la suma de sus características y particularmente por la posesión de capítulos radiados, filarias pluriseriadas, flores amarillas y receptáculo convexo, *Otopappus calarcanus* Díaz podría ubicarse aunque en forma incierta en la sección *Otopappus*; sin embargo, la especie suramericana muestra características combinadas tanto de dicha sección como de la sección *Loxosiphon*, dado que sus

capítulos son claramente turbinados y con la totalidad de las filarias rígidas, en contraste con los capítulos cilíndricos o acampanados y con las filarias exteriores reflejas de la Sect. *Otopappus*; además, algunas de las flores periféricas presentan un lóbulo ventral adicional que las hace pseudobilabiadas, en tanto que las centrales son acampanadas y amarillas, contrastando con las flores más o menos cilíndricas de la Sect. *Otopappus* y con las blancas y angostamente infundibuliformes de la Sect. *Loxosiphon*. A lo anterior se suma el hecho de que los aquenios de las flores liguladas poseen tres aletas desiguales, con los bordes fimbriados y carentes de escumelas intermedias. Las características descritas, unidas al aislamiento geográfico, si bien no permiten diferenciar un nuevo género, ameritan proponer una nueva sección.

Otopappus Benth. sect. *Australotopappus* Díaz, sect. nov.

Capitula radiata turbinata; involucri 5-seriati; squamae induratae; receptaculum convexum; corollae radii flavae ligulatae aliquis bilabiatae, disci erectae flavae; achaenia floribus femineibus triquetra 3-alata; alae ad aristas inaequales. Typus: *Otopappus calarcanus* Díaz. Colombia.

Otopappus calarcanus Díaz sp. nov.

Fig. 1

Species unica a sectionis *Australotopappus* *Otopappi*, ante descriptam, pertinens, a speciebus generis acheniis floris femineis trialatis notis bene distincta.

Plantas, herbáceas semiapoyantes; tallos cilíndricos de ca. 5 mm diam., canaliculados longitudinalmente, laxamente villosos. Hojas opuestas; pecíolos villosos semicilíndricos, canaliculados hasta de 16 mm long, lámina cartácea, discolora, angosto ovada, penninervia braquidódroma y con cerca de 20 nervios en cada lado, hasta de 14 cm long x 4 cm lat, ápice agudo y brevemente rostrado, base truncada más o menos asimétrica y a veces subcordada (cuneada en las hojas juveniles), margen denticulada, haz foliar subbullado, escabro, envés subvelutino y con el retículo prominente.

Sinflorescencias terminales; tirsos hasta de 15 capítulos, receptáculo convexo de 2 mm diam, involucro turbinado de 9–10 mm alt x 4.5–5 mm diam, filarias pluriseriadas, imbricadas, ligeramente cóncavas, las exteriores ovadas y de 3.0–3.5 mm long x 2.0 mm lat, las intermedias angosto — ovadas y de 4.0 mm long x 1.6 mm lat, las interiores angosto — ovadas y de 4.5 mm long x 1.7 mm lat, páleas amplexantes, angosto — ovadas y con el ápice reflejo, ca. 6 mm long x 1.0–1.5 mm lat; cerca de 50 flores por capítulo, las femeninas ca. 15, liguladas, pseudobilabiadas o no, de color amarillo naranja en vivo, ca. 4.5 mm alt, porción tubular de ca. 1.7 mm long, lámina de 2.7 mm long, lóbulos de ca. 1.0 mm long x 0.4 mm lat, lóbulo ventral cuando presente de ca. 1.3 mm long x 0.4 mm lat, ramas estig-

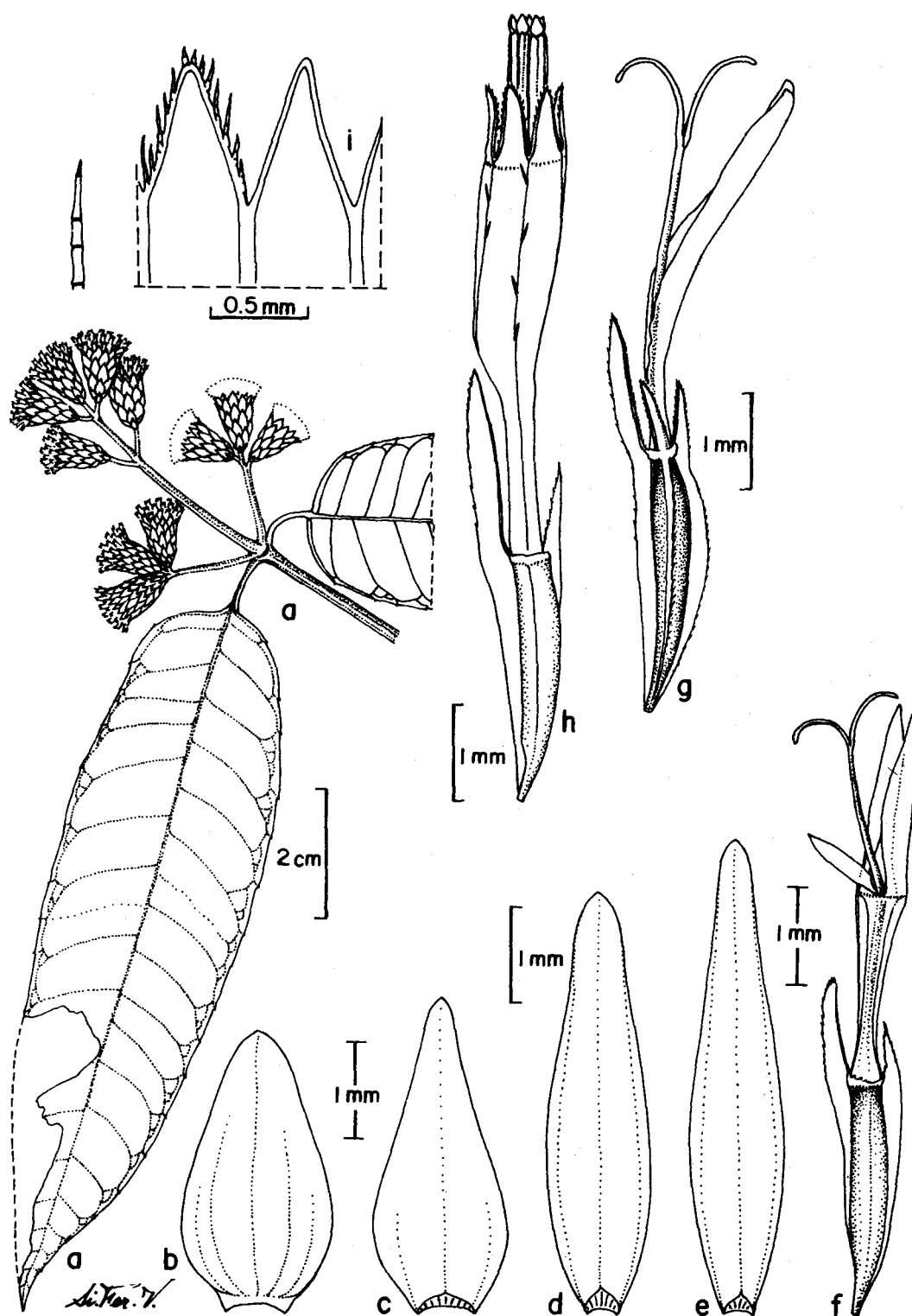


Figura 1. *Otopappus calarcanus* Díaz sp. nov. a.-Hábito, b.- filaria externa, c.- filaria intermedia, d.- filaria interna, e.- pálea, f.- flor femenina pseudobilabiada, g.- flor femenina ligulada, h.- flósculo, i.- detalle de los lóbulos de la corola de las flores hermafroditas.

máticas de 1.4 mm long, puntiagudas en el ápice y con un canal central en la cara ventral; flósculos hermafroditas ca. 35 por capítulo, corola de 5.3 mm long, porción tubular de 1.5 — 2.0 mm long, lóbulos de 0.8 mm long x 0.5 mm lat, provistos de pelos pluricelulares, anteras singenésicas negras y de 2 mm long, apéndice apical de 0.6 mm long, base cortamente caudada, filamentos aplanados de 0.2 mm lat, porción libre de los mismos de 2 mm long, estilo de ca. 6.5 mm long, ramas estigmáticas de 1.5 mm long; aquenios de las flores liguladas angosto obovados y de ca. 2.6 mm alt, trialados, aletas fimbriadas y desiguales de 1.3 — 1.8 mm long x 0.5 — 0.6 mm lat, aquenios de los flósculos hermafroditas angosto — obovados, de ca. 2.3 mm alt, bialados, aletas desiguales, fimbriadas, hasta de 2.0 mm long x 0.5 mm lat.

Typus. COLOMBIA. Departamento del Quindío, municipio de Calarcá, Corregimiento Quebrada Negra, finca El Recuerdo, márgenes de la quebrada La Floresta, 1650 — 1750 m. 3 Marzo 1991. Carlos Agudelo, L.F. Hoyos, A.L. López y V.M. Agudelo 1023. (Holotypus COL 331621, Isotypi HUQ 8828, US).

Bibliografía

- Anderson, L.C., R.L. Hartman, & T.F. Stuessy 1979. Morphology, anatomy and taxonomic relationships of *Otopappus australis* (Asteraceae). Syst. Bot. 4: 44-56.
- Bentham, G. 1873. Helianthoideae Pp. en Genera plantarum 2: 342-396. G. Bentham & J.D. Hooker, Reeve & Co., London.
- Blake, S.F. 1915. A revision of *Salmea* and some allied genera. Journ. of Bot. 53: 193-202/225-235.
- . 1924. New plants from Venezuela. Contr. U.S. Nat. Herb. 20: 519-541.
- Hartman, R.L. & T.F. Stuessy 1983. Revision of *Otopappus* (Compositae, Heliantheae). Syst. Bot. 8 (2): 185-210.
- Mac Vaughn, R. 1972. Compositarum Mexicanarum pugillus. Contr. Univ. Michigan Herb. 9: 359-484.
- Nash, D.L. 1976. *Otopappus* Pp. en Flora of Guatemala. Fieldiana Bot. 24 (12): 277-279.
- Robinson, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). Smithsonian Contr. Bot. 51: 1-102.
- Stuessy, T.F. 1977. Heliantheae, Systematic review en Biology and Chemistry of the Compositae 1: 621-671. Heywood, V.H., J.B. Harborne & B.L. Turner (Eds.) Academic Press, London.
- Strother, J.L. 1989. *Oblivia*, a new Genus for *Zexmenia mikanioides* (Compositae, Heliantheae). Systematic Botany 14 (4): 541-543.
- Urban, I. 1901. Nova genera et species en Symbolae Antillanae seu fundamenta florae Indiae Occidentalis 2: 452-468. Boertraeger, Leipzig.

ESTUDIOS BOTANICOS EN LA GUAYANA COLOMBIANA, IV. NOTAS SOBRE LA VEGETACION Y LA FLORA DE LA SIERRA DE CHIRIBIQUETE

por

Javier Estrada y Javier Fuertes*

Resumen

Estrada, J. & Fuertes, J: Estudios botánicos en la Guayana colombiana, IV. Notas sobre vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 483-498. ISSN 0370-3908.

Se hace una descripción general de la geología, fisiografía, clima y vegetación de la Sierra de Chiribiquete (Guaviare — Caquetá, Colombia). Se hace una clasificación preliminar de la vegetación, definiendo con mayor detalle la sabana casmófita que cubre la mayor parte de los afloramientos de arenisca. Basándose en inventarios y observaciones de campo se analiza la estructura y composición florística de estas formaciones vegetales. Se realizan comentarios fitogeográficos sobre algunas familias coleccionadas en Chiribiquete y su relación con la flora de la región biogeográfica de las Guayanas.

Palabras Clave: Sierra de Chiribiquete, Guayana, Amazonia, Neotrópico, Colombia, Vegetación, Fitogeografía.

Abstract

An introduction to general aspects of the geology, physiography, climatology and vegetation from the Sierra de Chiribiquete (Guaviare — Caquetá, Colombia) is made. A preliminary classification of the vegetation is proposed. A more detailed study of the non-forest vegetation (chasmophytic savanna), based in releves and "in situ" observations, is presented, being analyzed the structure and floristic composition of these communities. A primer to the phytogeographical relationships of the flora of Chiribiquete with the Guayana region floras is finally intended.

Key-Words: Sierra de Chiribiquete, Guayana, Amazonia, Neotropics, Colombia, Vegetation, Phytogeography.

Introducción

La Sierra de Chiribiquete se encuentra ubicada por su composición geológica, origen y situación

geográfica en la Región de la Guayana. Esta región, tal y como está definida por Maguire (1979), agrupa los territorios asentados sobre el escudo de Guayana y los sedimentos asociados de la formación Roraima.

* Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Plaza de Murillo, 2. 28014 Madrid. España.

Dentro de la región biogeográfica de Guayana, y más concretamente en la subprovincia de la Gua-

yana colombiana (Maguire, 1979), se consideran dos complejos: el complejo Macarena y el complejo Chiribiquete. Aunque Maguire incluye en el primero la Mesa de la Lindosa, geológica y florísticamente esta elevación está más próxima de Chiribiquete que de la Macarena (Lozano & al., 1993).

El primer botánico que se asomó al desconocido mundo de la Guayana colombiana fue Karl von Martius en 1820, quien visitando los entonces confines del Imperio Brasileño, herborizó en los cerros de Aracuara, describiendo táxones como *Navia* y *Brocchinia*, tan característicos de la flora guayanesa.

Ya en nuestro siglo, José Cuatrecasas en 1939 visitó la Mesa de la Lindosa (Cuatrecasas, 1958) localidad al sur de San José del Guaviare y al nordeste de la Sierra de Chiribiquete. La flora y vegetación encontrada en aquellas "sabanas casmófitas" con los años se han revelado compuestas por parecidos elementos a los de la Sierra de Chiribiquete.

El estudio de la flora y de la vegetación de la Sierra de Chiribiquete, propiamente dicha, fue iniciado por R.E. Schultes (1945), trabajando para la "Rubber Development Corporation", quien acompañado por G. Gutiérrez y por C.O. Grassl visitó las estribaciones nortenas de la sierra entre 1943 y 1944. Aquel viaje, que inició una serie de exploraciones sucesivas en la Amazonia colombiana, abrió la Sierra al conocimiento botánico, incorporando una gran cantidad de táxones nuevos para la ciencia.

Hubieron de pasar más de 40 años para que esta interesante región atrajera de nuevo la atención de los científicos. En septiembre de 1989, gracias a los esfuerzos de INDERENA, se declara la creación del Parque Nacional Natural de Chiribiquete que, con una extensión de 1.280.000 Ha., es la unidad de conservación más grande del sistema de parques nacionales colombianos (Sánchez Páez & al., 1990).

En 1990 bajo el patrocinio de la Agencia Española de Cooperación Internacional (A.E.C.I. — I.C.I.) se organizó la primera expedición botánica hispano-colombiana a la Sierra de Chiribiquete en la que participaron botánicos del Real Jardín Botánico de Madrid, C.S.I.C. y del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. En esta ocasión se accedió a dos lugares del interior del Macizo Central (llamados "Campamento Norte" en 1° 7' N, 72° 50' W y "Campamento Sur" en 0° 55' N, 72° 45' W, situados respectivamente en el "Cerro Macuje" y el "Valle de las Abejas", ver Mapa 1).

Aun cuando el interés principal era llevar a cabo la herborización de las zonas visitadas para la elaboración de un catálogo florístico de esta región, fue igualmente posible iniciar los estudios sobre la vegetación, centrándonos principalmente en las formaciones no boscosas. Ambas tareas han sido con-

tinuadas en sendas expediciones realizadas en agosto y diciembre de 1992.

GEOLOGIA

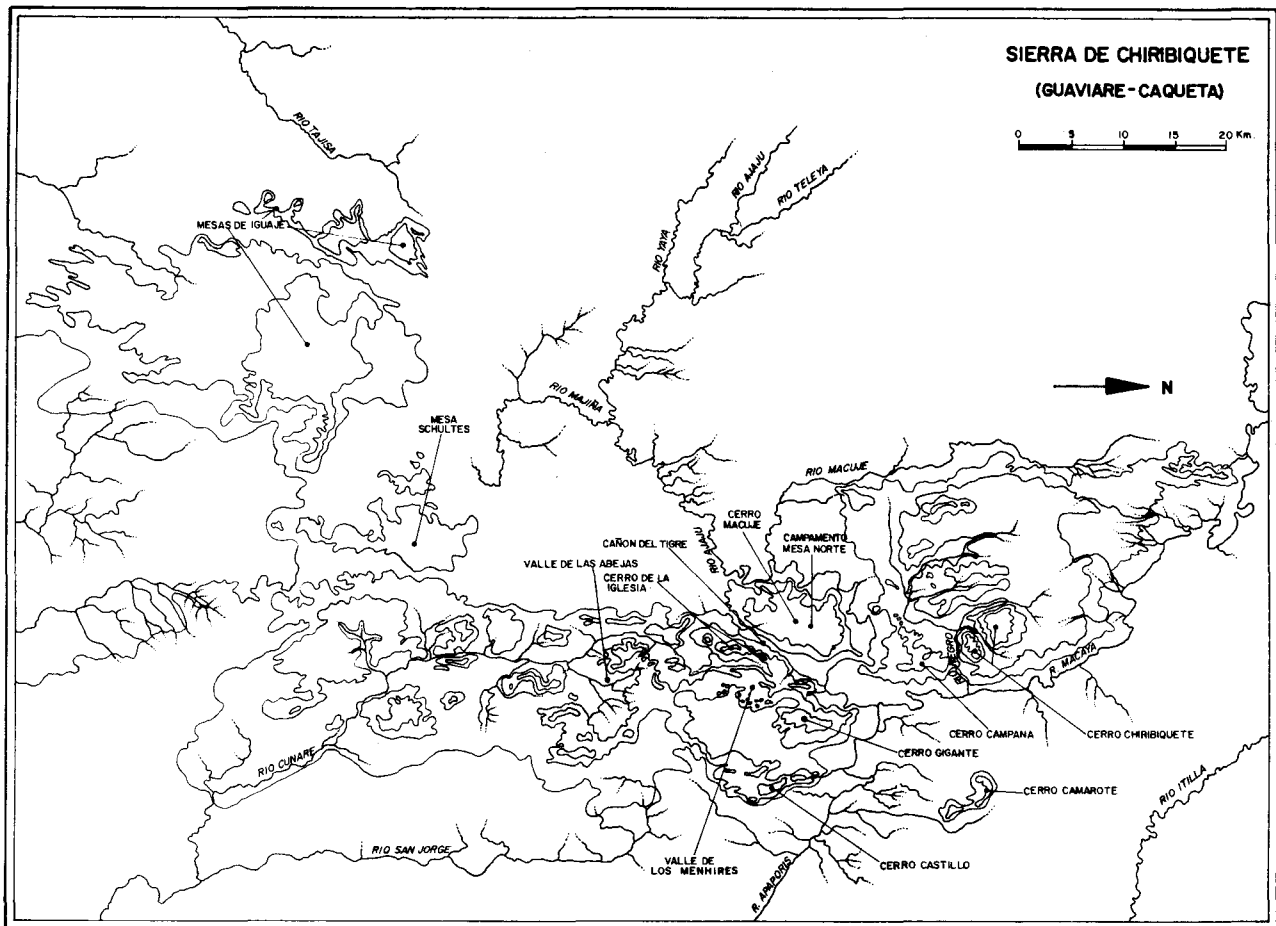
por Jaime Galvis

La región de Chiribiquete presenta unidades litológicas correspondientes a un amplio lapso comprendido entre el Precámbrico tardío o Proterozoico y el Cuaternario.

Las rocas más antiguas se observan al sur del río Caquetá, del raudal de Aracuara hacia el Oriente. Son granitoides migmatíticos, compuestos de cuarzo, plagioclasa, feldespato de potasio en grandes cristales nacarados y biotita. Posteriores a éstos se depositaron rocas volcánicas de composición riolítica que se observan en el Raudal de Huitoto del río Yari. Se trata de rocas fino granulares color rosado con algunos fenocristales de feldespato. Posteriormente tuvo lugar la sedimentación de areniscas arcósicas y conglomerados rojos en muy amplias extensiones. Estas rocas se pueden observar a lo largo del río Macayá, en los raudales del Apaporis, aguas abajo de Dos Ríos y en el lecho del río Mesay. Las unidades geológicas antes mencionadas son todas del Precámbrico.

Ya en el Paleozoico, luego de un amplio hiato, se depositaron extensos niveles de areniscas de origen marino y edad ordovícica, que constituyen una extensa cubierta en gran parte de la Amazonia colombiana y se observan formando una gran mesa de poca altura al sureste de Dos Ríos y de allí hasta Aracuara. Son areniscas cuarcíticas muy consolidadas y con poca permeabilidad que constituyen la denominada "formación Aracuara". Sobre los sedimentos mencionados se presentan areniscas muy porosas, que forman mesas altas de paredes verticales. Presentan características sedimentológicas de origen eólico, tales como ausencia de cambios de facies, estratificación cruzada recta a gran escala, ausencia de matriz y presencia de ventifactos. La edad de estas areniscas no está determinada, pero la presencia de grandes extensiones de sedimentos de origen desértico del Pérmico en la Amazonia del Brasil permite creer que los de Chiribiquete se depositaron durante ese período.

Luego de este período, en la región se observa un amplio hiato en el que su evolución geológica no se refleja en tipo alguno de roca. Solamente al final del Terciario vuelve a haber un registro geológico en forma de sedimentos arcillosos de origen fluvio-lacustre, con notable desarrollo de paleosuelos con caliche, lo cual parece indicar un paleoclima semi-árido; estos acontecimientos parecieron tener lugar en el Mioceno. A partir de dicho período, la aridez se acentuó, presentándose la deposición de arenas y loess, que cubren amplios espacios en la región de Chiribiquete y dando lugar a las geoformas típicas de erosión eólica que caracterizan esa zona. Finalmente el clima, durante el Cuaternario, y después de alternativas entre climas más secos y húmedos,



Mapa-I.

Mapa orográfico de la Sierra de Chiribiquete. (curvas de nivel aproximadas: 300, 500 y 600 m, basadas en PRORADAM).

se tornó gradualmente pluvial hasta llegar a la situación actual.

Fisiografía y Geografía

Esta información se encuentra resumida en el Mapa 1, obtenido por fotointerpretación basada de los pares estereoscópicos de las bandas de radar lateral del proyecto PRORADAM (1979) así como en los resultados de los vuelos de reconocimiento realizados en 1990, 1992 y las expediciones realizadas en diciembre de ambos años. La toponimia se basa en la publicada con anterioridad (AMERICAN GEOGRAPHICAL SOCIETY, s.d.: Maguire & AL, 1953; PRORADAM, 1979; Schultes & Raffauf, 1944, 1945, 1952; 1990) y en caso de contradicción se ha dado prioridad a la fuente con información más directa. Además se han incorporado términos toponímicos adoptados durante las sucesivas expediciones que han visitado la Sierra (e.g. "Valle de las Abejas", "Valle de los Menhires", "Cañón del Tigre"). El único término aportado por los autores de este trabajo es el de mesa Schultes, para nombrar en honor del primer explorador científico que visitó la zona una conspicua meseta que se eleva en el Macizo Central de la Sierra. Por lo demás, no es el principal fin de este artículo un estudio geográfico exhaustivo de la zona, sino únicamente recopilar y ofrecer la información general que pueda ser de utilidad para futuras exploraciones.

En la región se observan dos paisajes muy definidos, una llanura suavemente ondulada y unas mesetas de bordes recortados, con alturas que sobrepasan los 500 m.s.n.m. La llanura presenta, a su vez, dos morfologías fácilmente diferenciables. Una de suaves colinas facetadas con drenaje denso de patrón dentrítico, observable en la zona del occidente de la Sierra y otra completamente plana con escaso drenaje superficial, que eventualmente aparece disectada por algunas grietas de gran longitud. Estas últimas llanuras parecen corresponder con superficies de erosión de estratos de areniscas de la formación Araracuara.

Las mesetas, denominadas en la toponimia como "cerros" o "mesas", son grandes formaciones estratificadas de arenisca con cimas más o menos plano-convexas y paredes verticales. En muchos casos los diferentes estratos rocosos forman terrazas estructurales a distintos niveles. Se pueden distinguir dos tipos de mesas. Unas bajas con bordes continuos y cuya superficie presenta prominencias en forma de mogotes. Se presentan por ejemplo al sur de Dos Ríos y en la zona de Araracuara y otras mesas de mayor altura con borde de formas lobuladas y profundas incisiones rectas, debidas al ensanchamiento de diaclasas por erosión. También se presentan pilares de erosión de gran altura, aislados, con aspecto de torres, arcos, extraplomos, etc., en geoformas de posible origen eólico. A

veces, se observan morfologías pseudokársticas generadas por la porosidad de la arenisca, esto es especialmente claro en las hoquedades y cuevas que se encuentran por toda la sierra. Las paredes de las mesetas de gran extensión, a veces se encuentran bordeadas de "minimesetas", claramente separadas de las primeras debido a los procesos de erosión de las diaclasas formada por la escorrentía de las aguas. Frecuentemente al pie de las mesetas se aprecian acumulaciones de piedras, fruto de derrumbes de las paredes muy erosionadas. El paisaje circunstancialmente parece presentar un modelado eólico no relacionado con el actual ambiente pluvial de la zona.

Desde un punto de vista geográfico la Sierra de Chiribiquete puede dividirse en 3 regiones:

1. Macizo Norte

Se encuentra enclavado en el departamento de Guaviare. Está constituido por los cerros al norte de los Ríos Ajajú y Apaporis. En él se encuentran las mayores elevaciones de la sierra, la altitud máxima es de 820 — 840 m.s.n.m. según datos obtenidos en la expedición hispano-colombiana de diciembre de 1992, (Cardiel, com. pers.). Dentro de este macizo hay dos zonas claramente diferenciadas. Una gran masa rocosa comprendida entre los ríos Macayá y Ajajú, que recibe la denominación genérica de Cerro Chiribiquete, aunque de manera más precisa se asigna este topónimo a las elevaciones septentrionales del macizo, separadas, por un río de nombre desconocido, de otra elevación llamada el cerro Campana, que se encuentra inmediatamente al Norte de la confluencia de los ríos Macayá y Ajajú (Schultes y Raffauf 1944; 1990). Al este del cerro Chiribiquete y del río Macaya, entre éste y el Itilla se encuentra un cerro aislado que surge de la llanura. Se trata del cerro Azul o cerro Camarote, aunque en cierta cartografía aparece con el nombre de cerro Campana PRORADAM, 1979).

2. Macizo Central

Situado en el departamento de Caquetá, es la región más extensa y compleja de la Sierra. Está constituida por los cerros y mesas más orientales de ésta, al sur de los ríos Ajajú y Apaporis y limitada por los ríos Mesay, Yarí y San Jorge. Forman una masa rocosa más o menos continua orientada en sentido NNE—SSW y atravesada en esa misma dirección por largos cañones (e.g. cañón del Tigre). Su altura oscila entre los 350 y los 600 m.s.n.m., disminuyendo en elevación progresivamente hacia el sur. Entre los cerros aparecen valles amplios y elevados, como el valle de las Abejas y el valle de los Menhires. La ausencia de asentamientos humanos y ríos navegables dentro del macizo restringe la toponimia conocida a los cerros que se observan desde los ríos Ajajú y Apaporis. Los cerros nombrados, desde el Ajajú hasta el Apaporis reciben los nombres de Macuje (también llamado cerro Quemado en alguna cartografía), de la Iglesia y Gigante. Ya

sobre el Apaporis, a unos 8 km de aguas abajo de la confluencia Macayá—Ajajú, hacia el Oeste se encuentra el cerro Castillo, visitado por Schultes en 1944. Al Suroeste del Macizo Central se encuentra una mesa de gran extensión separada del resto del Macizo Central por el río Cunaré. Esta mesa, a la que aquí denominamos mesa Schultes, es quizás la de mayor extensión de toda la Sierra y tiene un relieve casi plano bordeada por paredes abruptas en todo su contorno.

3. Mesas de Iguaje

Son una serie de mesetas que se agrupan en el Suroeste de la Sierra orientadas en lineamientos de N—S y NNE—SSW. Se trata en general de formaciones pequeñas en extensión y en gran parte de ellas se observa un buzamiento en dirección E—W que hace que sus zonas más altas tengan declives con pendientes más o menos suaves. Una exploración aérea de la zona indicó que las alturas de tales mesas no sobrepasan los 400 m.s.n.m., y en ellas aparecen signos de reciente intervención humana (Cardiel & Fuertes, datos no publicados).

Red Hidrológica

Aunque los mapas de PRORADAM (1979) en general son fieles cuando reflejan los cursos y toponimia de los ríos, los distintos vuelos de reconocimiento efectuados han contribuido a esclarecer algunos datos no reflejados en dicho trabajo, especialmente en lo que se refiere al nacimiento de varios ríos. Debido a ello, y para ofrecer una visión global, damos a continuación una descripción general de los principales elementos de la red hidrológica de la Sierra de Chiribiquete, complementada con el Mapa 1.

Todos los ríos que drenan la Sierra pertenecen a la gran cuenca amazónica, pero dentro de ella podemos establecer dos sistemas de drenaje diferenciados. El sistema Macayá—Ajajú—Apaporis y el San Jorge—Mesay—Yarí. El primero de ellos recoge las aguas de todo el Macizo Norte de las vertientes occidental y nororiental del Macizo Central, mientras que el sistema San Jorge—Mesay—Yarí drena las aguas de las vertientes occidental, sur y oriental de las Mesas de Iguaje y de las vertientes occidental, sur y oriental del Macizo Central. Ambos sistemas son de aguas negras, provenientes de los terrenos de areniscas por donde fluyen, y vierten sus aguas al río Caquetá: el Yarí a la altura de Aracua y el Apaporis en la frontera colombo-brasileña.

El río Macayá o Tunia nace en las cercanías de San Vicente de Caguán, atraviesa las Sabanas del Yarí, siempre discurriendo en dirección W—E hasta llegar al extremo norte de la Sierra de Chiribiquete donde cambia su sentido y toma una dirección NNW—SSE, bordeando la vertiente oriental del Macizo Norte. El curso más o menos tranquilo del río se ve interrumpido en esta zona por el "Raudal de

TABLA 1

INVENTARIO 1					INVENTARIO 2					INVENTARIO 3				
Altitud	300				280					280				
Superficie en m²	100				100					100				
Pendiente en %	5				8					2				
Exposición	WSW				SSW					SSW				
Area con vegetación en %	50				53					40				
Area con hojarasca en %	40				5					20				
Area con arena en %	0				2					10				
Area de roca desnuda en %	10				40					30				
ESTRATO ARBUSTIVO														
	Altura (m)	Ø (cm)	Cobertura (m²)	Frec.	Altura (m)	Ø (cm)	Cobertura (m²)	Frec.	Altura (m)	Ø (cm)	Cobertura (m²)	Frec.		
Croton sp.	1.50	5.63	18.43	52	0.93	7.27	11.38	40	1.38	5.42	18.98	85		
Gongylolepis martiana	1.74	4.80	9.80	40	2.20	9.00	0.95	2	1.72	3.25	3.40	18		
Graffenrieda fantastica	2.58	9.13	2.89	8	1.88	13.00	2.39	8	1.98	13.13	5.99	15		
Clusia chiribiquetensis	1.15	2.50	0.90	2	0.55	4.00	<1.0	1	1.47	8.00	2.40	7		
Eucerasa nitida	2.17	5.89	13.10	18	1.20	4.50	0.60	2	-	-	-	-		
Ilex divaricata	1.28	4.33	4.79	8	1.04	9.29	3.35	7	-	-	-	-		
Tepuianthus savanensis	1.15	4.50	0.80	2	0.93	8.87	2.25	3	-	-	-	-		
Oedematopus duidae	2.30	7.50	1.40	2	1.30	12.00	1.45	2	-	-	-	-		
Pochota coriacea	5.00	18.00	2.00	1	0.65	3.50	0.29	2	-	-	-	-		
Clusia sessilis	2.02	6.40	5.70	5	1.70	10.00	0.70	1	-	-	-	-		
Melastomataceae indet.	1.25	1.00	0.27	4	-	-	-	-	1.47	0.84	1.00	11		
Mandevilla neroides	-	-	-	-	0.80	3.00	0.18	2	1.00	2.00	0.54	8		
Senefelderopsis chiribiquetensis	1.85	5.01	29.44	78	-	-	-	-	-	-	-	-		
Bonnetia martiana	2.82	10.63	57.89	57	-	-	-	-	-	-	-	-		
Diacidia parvifolia	1.32	4.82	5.40	14	-	-	-	-	-	-	-	-		
Calliandra vaupesiana	1.44	3.20	2.90	10	-	-	-	-	-	-	-	-		
Pagamea sp.	0.60	3.00	0.40	2	-	-	-	-	-	-	-	-		
Parahancornia surrogata	2.70	8.00	0.80	1	-	-	-	-	-	-	-	-		
Licania sp.	2.00	7.00	0.70	1	-	-	-	-	-	-	-	-		
Decagonocarpus cornutus	-	-	-	-	-	-	-	-	0.84	4.40	11.43	43		
Clusia columnaris	-	-	-	-	2.78	7.80	11.40	10	-	-	-	-		
ESTRATO HERBACEO														
	Altura (cm)		Cobertura (m²)		Altura (cm)		Cobertura (m²)		Altura (cm)		Cobertura (m²)			
Lagenocarpus pendulus	50.00		5.00		50.00		7.00		60.00		8.00			
Burmannia bicolor	7.00		<1.0		10.00		<1.0		10.00		<1.0			
Utricularia tenuissima	7.00		<1.0		7.00		1.00		10.00		<1.0			
Xyris sp.	10.00		<1.0		7.00		1.00		10.00		2.00			
Navia garcia-barrigae	50.00		1.00		50.00		10.00		-		-			
Calliandra vaupesiana ¹	100.00		3.00		10.00		1.00		-		-			
Perama gallioides	10.00		<1.0		30.00		<1.0		-		-			
Diacidia parvifolia	-		-		20.00		1.00		40.00		2.00			
Abolboda macrostachya	20.00		1.00		-		-		-		-			
Paepalanthus sp. 1	20.00		<1.0		-		-		-		-			
Iribachia alata	10.00		<1.0		-		-		-		-			
Epidendrum caespitosum *	180.00		<1.0		-		-		-		-			
Byrsonima amoena	30.00		<1.0		-		-		-		-			
Axonopus kaietukensis	-		-		30.00		2.00		-		-			
Myrcia salicifolia	-		-		30.00		1.00		-		-			
Siphanthera cordifolia	-		-		15.00		1.00		-		-			
Paepalanthus fasciculatus	-		-		10.00		<1.0		-		-			
Rubiaceae indet.	-		-		10.00		<1.0		-		-			
Vellozia phantasmagoria *	-		-		-		-		60-100		10.00			
Cuphea kubeorum	-		-		-		-		30.00		1.00			
Paepalanthus sp. 2	-		-		-		-		30.00		<1.0			
Acanthella conferta	-		-		-		-		20.00		<1.0			
Utricularia chiribiquetensis	-		-		-		-		10.00		<1.0			
Aechmea chantinii	-		-		-		-		50.00		<1.0			
PLANTULAS														
	Altura (cm)		Cobertura (m²)		Altura (cm)		Cobertura (m²)		Altura (cm)		Cobertura (m²)			
Croton sp.	40.00		2.00		25.00		1.00		-		-			
Graffenrieda fantastica	-		-		25.00		<1.0		40.00		<1.0			
Bonnetia martiana	40.00		3.00		-		-		-		-			
Senefelderopsis chiribiquetensis	40.00		2.00		-		-		-		-			
Gongylolepis martiana	40.00		1.00		-		-		-		-			
Protium heptaphyllum	40.00		<1.0		-		-		-		-			
EPIFITAS														
			Presencia				Presencia				Presencia			
Caseytha filiformis			+				+				-			
Uanea sp.			+				-				-			

Chiribiquete" o "Cachivera del Diablo" (Schultes, 1944). Ya cerca de la confluencia con el río Ajajú su curso se remansa al atravesar una zona menos abrupta y por donde el lecho se desplaza sobre sedimentos fluviales recientes, únicamente interrumpidos por la "Cachivera El Rastrojo" antes de su confluencia con el Ajajú en el sitio llamado "Dos Ríos". Recibe las aguas de la vertiente oriental y sur del Macizo Norte.

El río Ajajú nace al oriente de las sabanas del Yará y se dirige en dirección SE hasta llegar a las proximidades del seno que forman en sus vertientes orientales los 3 macizos de la Sierra de Chiribiquete. Allí se suman el Caño Majiña que recoge las aguas provenientes del Norte de las Mesas de Iguaje y forma una curva para dirigirse al Noreste. Dejando a la derecha el cerro Macuje, recoge el río Macuje que trae las aguas de la vertiente occidental del Macizo Norte y formando una amplia curva, donde se encuentra el sitio "Las Brisas", antiguo campamento cauchero, hoy abandonado, confluye con el Macayá para formar el río Apaporis en "Dos Ríos". Este río se aleja paulatinamente de la Sierra en dirección SE.

El río Yará nace en las sabanas del Yará, que atraviesa de norte a sur y se desplaza hacia el sureste hasta llegar al flanco sur de las Mesas de Iguaje. Allí recoge dos afluentes provenientes de estas: el río Tajisa y el Caño de los Huitotos. Continúa en la misma dirección hasta captar al Río Mesay, y entonces se dirige hacia el sur hasta verter sus aguas al Caquetá.

Al igual que los ríos que nacen fuera de la Sierra, los que tienen sus fuentes en el interior de macizo rocoso son de aguas negras, sus caudales son fuertemente dependientes de las lluvias y sus cauces son poco profundos ya que discurren directamente sobre las areniscas. Entre ellos hay que destacar los siguientes:

El río San Jorge que nace en el corazón del Macizo Central y recoge las aguas de la vertiente oriental del Macizo Central, se une al caño Cunaré que en este punto pasa del rango de caño al del río. Este último recorre el Macizo por largos y estrechos cañones flanqueados de cerros y mesetas y une finalmente sus aguas al río Mesay.

El río Cunaré que nace en el Valle Central del Macizo Central de la Sierra y se dirige al Sur por este valle recogiendo las corrientes de agua que caen de las mesetas y valles (entre ellos el "Valle de las Abejas") que limitan dicho valle. Una vez que el río sale de este valle y entra en una zona de relieve menos elevado rodea por el Sur de el Macizo y recoge varios ríos que vienen de él, entre ellos el más importante el San Jorge y se dirige de nuevo hacia el Sur hasta verter sus aguas al Mesay.

El río Mesay que nace en la zona menos elevada que separa las Mesas de Iguaje y el Macizo Cen-

tral. Se nutre de corrientes de ambos macizos, la más importante de las cuales es el río Tauraré que nace en las vertientes occidentales de la mesa Schultes, se dirige hacia el sur y recibe las aguas del río Saramano que proviene de las mesas de Iguaje. Aproximadamente al llegar a la latitud 0°, el curso del río cambia de dirección y se dirige al este bordeando el lado sur del Macizo Central. Durante este trayecto recoge su principal afluente que viene de Chiribiquete que es el río Cunaré, y poco después se dirige hacia el sur hasta desembocar en el Yará.

Clima

El conocimiento del clima de la Sierra de Chiribiquete es casi nulo. No existen estaciones meteorológicas en toda la zona y las dos más próximas son las situadas en San José del Guaviare y en Aracua. Haciendo una interpolación en los valores medios de precipitación y temperatura, se pueden, no obstante, establecer de forma tentativa algunas generalidades sobre el clima.

La Sierra de Chiribiquete se encuentra entre las regiones climáticas de la Orinoquia y la Amazonia, sin embargo el régimen de lluvias se aproxima al de la Orinoquia, ya que la época de menor precipitación es la de diciembre-febrero. El régimen climático de esta región está marcado, pues, por los vientos alisos del NE, cuya área de impacto penetra en la Amazonia en forma de lengua, casi paralela a la Cordillera de los Andes y la permanencia durante tales meses de la zona de confluencia intertropical por debajo del Ecuador climático. Por ello las fluctuaciones en la precipitación se asemejan más a los patrones de la Orinoquia que a los amazónicos aunque con valores superiores. Por interpolación, se obtiene que existe además una segunda época más breve, entre los meses de agosto y septiembre, durante los cuales la cantidad de precipitación disminuye considerablemente en términos de cantidad de lluvia. Sin embargo, aunque debido probablemente al carácter tormentoso de las precipitaciones, el número de días con lluvia sobrepasa los 20.

Sin embargo, debido al relieve, la influencia del clima sobre la vegetación, además de por los cambios macroclimáticos, está determinada por otros factores. Entre ellos, los derivados de los ciclos diarios de evaporación-condensación y los microclimáticos provocados por un relieve tan accidentado como el de Chiribiquete. Es debido a estos factores microclimáticos que por ejemplo, durante las épocas lluviosas son frecuentes las nieblas vespertinas (Schultes, 1944). Durante los períodos secos la iluminación es muy intensa y las oscilaciones diarias de la temperatura y la humedad sobre las superficies rocosas son grandes, debido principalmente al gran albedo. De esta forma se alcanzan temperaturas de hasta 32°C y humedades relativas del 40% en las horas del medio día, mientras que en las noches la humedad asciende hasta el 100% y la temperatura disminuye alcanzando valores que rondan los 20°C.

Vegetación

El estudio de las comunidades vegetales apenas acaba de empezar. La complejidad de los bosques amazónicos todavía no permite dar una visión pormenorizada, pero se puede, sin embargo, hacer una cierta diferenciación muy preliminar entre los distintos tipos de vegetación que aparecen en Chiribiquete.

A. BOSQUES

- 1a. Bosques de inundación
- 1b. Bosques basales no inundables
2. Bosques de los coluviones
3. Bosques de galería
4. Bosques de *Bonnetia*

B. SABANA CASMOFITA

5. Sabana de *Croton* y *Bonnetia*
6. Sabana con comunidades de *Vellozia*
7. Sabana con comunidades de *Navia garcia-barrigae*

C. OTRAS COMUNIDADES

8. Comunidades de corrientes
9. Comunidades de charcos temporales
10. Vegetación rupícola

A. BOSQUES

Enclavada en la Amazonia colombiana la Sierra de Chiribiquete se encuentra rodeada por bosques amazónicos, que cambian en estructura y composición florística al acercarse a los afloramientos cuarcíticos que la forman. Las comunidades boscosas pueden dividirse dependiendo del sustrato en el que se erigen y se estructura en cinco clases.

1. Bosques de tierras bajas (basales)

Se encuentran en las tierras bajas de la Sierra en las proximidades de los ríos que circulan por ella. Aunque no fueron visitados, según observaciones aéreas se pueden distinguir dos tipos:

1a. Bosques de inundación

Son formaciones que se desarrollan a la orilla de los cursos de agua que atraviesan o drenan la Sierra. Están sujetos al régimen de inundación de los ríos. En su composición florística es elemento dominante *Mauritiella aculeata* (H.B.K.) Burret. Estos bosques se asientan sobre materiales cuaternarios aportados por los ríos en la base de la Sierra.

1b. Bosques no inundables

Son más densos y ricos florísticamente. Se asientan en las zonas basales de la sierra, en lugares no sujetos a inundación periódica. Los árboles alcanzan una gran altura. En ellos predominan especies de Vochysiaceae, Leguminosae, Rubiaceae y Lauraceae.

2. Bosques de los coluviones

Se asientan sobre los materiales fruto de la meteorización de la arenisca y en pendientes acusadas, junto a las paredes más o menos verticales de las mesas y mesetas. Suponen la transición entre los bosques de los valles fluviales y la vegetación arbustiva. Son las formaciones boscosas más ricas de la sierra propiamente dicha. Se desarrollan sobre suelos profundos en los que la acumulación de agua es mayor y por tanto los rigores de los períodos secos se manifiestan con menor intensidad. Dos tipos de bosques se desarrollan en estos medios. Uno dominado por *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. creciendo sobre suelos profundos de arenas blancas. Son bosques con una gran densidad de individuos de troncos delgados y copas pequeñas que alcanzan alturas entre 12 y 15 m. Formando parte del estrato arbóreo están *Parahancornia surrogata* Zarucchi, *Pleonostoma clematis* (H.B.K.) Miers, *Roupala montana* Aubl., *Matayba macrolepis* Radlk., *Rionera guianensis* Aubl.; palmas como *Oenocarpus bataua* Mart. y en el sotobosque arbusto como *Macairea schultesii* Wurdack, *Mirmedone macrosperma* Mart., *Euceraea nitida* Mart., *Molongum nitidum* (H.B.K.) Zarucchi, entre otros. Destaca la pobreza en epífitas y bejucos, entre las primeras algunas orquídeas (*Maxillaria* sp.), helechos (*Polypodium bombycinum* Maxon) y parásitas como *Struthanthus orbicularis* (H.B.K.) Blume creciendo sobre una especie de *Parkia*. En lo que se refiere a los bejucos únicamente *Distictella magnoliifolia* (H.B.K.) Sandw. fue colectada en estos medios. También hay que destacar la presencia de la gencianácea saprófita de flores amarillas *Voyria aphylla* (Jacq.) Pers. En general se puede afirmar que las especies y estructuras de estas formaciones parecen relacionarla con los bosques de "caatinga", que crecen sobre arenas blancas en la región noroeste de la Amazonia.

Cuando los coluviones son atrevesados por corrientes de agua permanente o al pie de las cascadas donde la sequía no es muy acusada, la fisonomía y composición de los bosques se altera. La altura de los árboles se incrementa notablemente y la dominancia de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. se sustituye por la de *Ocotea* sp., *Remijia* sp., *Micrandra* sp., *Schefflera* aff. *roraimae* y aumenta generalmente la diversidad. En el sotobosque hay que descartar la presencia de numerosos helechos como *Schizaea elegans* (Vahl.) Sw. *Trichomanes* aff. *vanderboschii* Wind. y *Lindsaea lancea* (L.) Weed.

3. Bosques de galería

En los márgenes de las corrientes permanentes de agua que atraviesan los bosques de *Bonnetia* y las formaciones arbustivas se desarrollan bosques de mayor porte y densidad que la vegetación circundante. En los márgenes de estos cursos de agua es común encontrar formando parte del estrato arbóreo *Ormosia macrophylla* Benth., *Dimorphandra pennigera* Tul. *Pagamea coriacea* Spruce, (*Po-*

chota aff. *nitida*), *Licania* sp., *Cyrilla racemiflora* L., *Clusia columnaris* Engler *Cybianthus fulvopuervulentus* (Mez). Agost. ssp. *fulvopuervulentus*, *Protium heptaphyllum* (Aubl) March., *Hevea nitida* var. *toxicodendroides* y en el sotobosque *Justicia cuatrecasasii* Wass., *Sauvagesia fruticosa* Mart., & Zucc. y *S. guianensis* (Eichl.) Sastre var. *aracuarensis* Sastre, *Vriesea chrysostachys* var. *stenophylla* y helechos (*Schizaea pennula* Sw. En las orillas, cuando la acumulación de suelo lo permite se desarrollan céspedes de *Sphagnum* donde crece *Drosera* cf. *capillaris* Poir. acompañada de varias Burmaniáceas, Eriocauláceas, Lentibulariáceas y Xyridáceas.

4. Bosques de *Bonnetia*

Florísticamente están dominadas por *Bonnetia martiana* Maguire y *Senefelderopsis chiribiquetensis* (Schult. & Croiz.) Steyer. Crecen sobre los afloramientos rocosos, en lugares donde el suelo es escaso aunque formando una capa más o menos continua. En su estado de mayor desarrollo son bosquecillos de árboles con troncos delgados (varillales), pobres en follaje, que permiten una abundante iluminación del suelo. *Gongylolepis martiana* (Baker) Steyer. & Cuatrec. es otro taxon muy bien representado en estas comunidades, que localmente pueden dar lugar a formaciones casi mono-específicas (Cardiel, com. pers.). Otras especies frecuentes son: *Archytaea multiflora* Mag., *Graffenrieda fantastica* R.E. Schult. & L.B. Smith y *Clusia sessilis* Kl. ex Engler. Estos "bosquetes" cubren grandes extensiones en zonas más o menos planas, aunque en los lugares donde la roca aflora o hay acumulaciones muy superficiales de arena se desarrollan otras comunidades, que aunque florísticamente son afines, estructuralmente no pueden considerarse bosques. Estas comunidades se describen en el apartado siguiente dedicado a las sabanas casmófitas.

B. SABANA CASMOFITA

Aprovechando que el campamento Sur se encontraba en el Valle de las Abejas, un valle interior del Macizo Central (Mapa 1) en el que predominaba el sustrato rocoso cubierto de una sabana cosmófitas, que es la vegetación dominante en muchas partes elevadas de la Sierra, se realizaron 3 inventarios florísticos a diferentes alturas en dirección hacia uno de los cerros que limita el valle, tratando de abarcar las principales comunidades vegetales a excepción de las formaciones boscosas.

Metodología

Se tomaron datos sobre la estructura y composición florística de los diversos tipos de vegetación. Así, para cada una de las parcelas, anotamos la pendiente y exposición de la superficie, el área cubierta por la vegetación, suelo descubierto, arena y hojarasca. Se censaron todas las especies vegetales presentes en el área, anotando por individuo su altura, área de la copa y diámetro a la altura del

pecho para los árboles y cintura a la altura de la primera ramificación para los arbustos. En las herbáceas y plántulas se realizaron mediciones de altura (cm) y estimación de cobertura (m^2) y para las epífitas se registró su presencia.

En las cumbres bien drenadas de mesas, mesetas y principalmente en los valles interiores de la sierra, donde la roca desnuda constituye la mayor parte del sustrato, la formación de suelo se produce por la acumulación en las grietas y depresiones de arenas de meteorización de la arenisca. Los suelos así formados son delgados y poco desarrollados. El horizonte A es muy delgado y con escasos restos vegetales. El horizonte B está formado por una capa más o menos gruesa de arena blanca con escasa capacidad de retención de agua.

La vegetación que cubre estas superficies rocosas es un matorral poco denso dominado por elementos arbóreos de pequeña talla, arbustos y hierbas.

5. Sabana casmófitas de *Bonnetia* y *Croton*

Como se deduce de los inventarios (Tabla 1, inventario 1) estas formaciones se caracterizan florísticamente por la presencia constante de tres especies de arbustos *Croton* sp, *Gongylolepis martiana* (Baker & Cuatrec.) Steyer. & Cuatrec. y *Clusia chiribiquetensis* Maguire, las cuales aparecen acompañadas por *Euceraea nitida* Mart., *Pochota coriacea* (Martius & Zucc.) Steyer. & Stevens, *Oedematopus duidae* Gleason, *Tepuianthus savannensis* Maguire & Steyer., *Decagonocarpus cornutus* Cowan y *Ilex divaricata*. Martius ex Reiss.

La diferencia en la naturaleza de los suelos favorece la aparición de otras especies, que modifican florística y fisionómicamente las comunidades. Así, sobre los suelos más profundos los matorrales elevan su talla hasta convertirse en pequeños bosquecillos dominados por *Bonnetia martiana* Maguire y *Gongylolepis martiana* (Baker) Steyer. & Cuatrec., que localmente pueden dar lugar a formaciones mono-específicas (Cardiel, com. pers.). Por otra parte, en los lugares con suelo escaso, *Graffenrieda fantastica* R.E. Schult., & L.B. Smith junto con distintas especies de *Clusia*, que aprovechando pequeñas grietas donde enraizar, acompañan como elemento arbustivo a las comunidades de *Navia garcia-barrigae* L. B. Smith que crecen sobre roca desnuda, y a las dominadas por *Vellozia phantasmagoria* R.E. Schult., que se desarrollan sobre acumulaciones de arenas.

Para ilustrar la transición entre los bosquecillos de *Bonnetia* y la vegetación abierta escogimos una parcela de 100 m^2 (Figura 2) con una cobertura vegetal promedio del 50% ubicada en la transición entre estos dos medios.

En la zona de la parcela donde el suelo está más desarrollado *B. martiana* Maguire y *S. chiri-*

PERFIL DE VEGETACION DE LA
SIERRA DE CHIRIBIQUETE

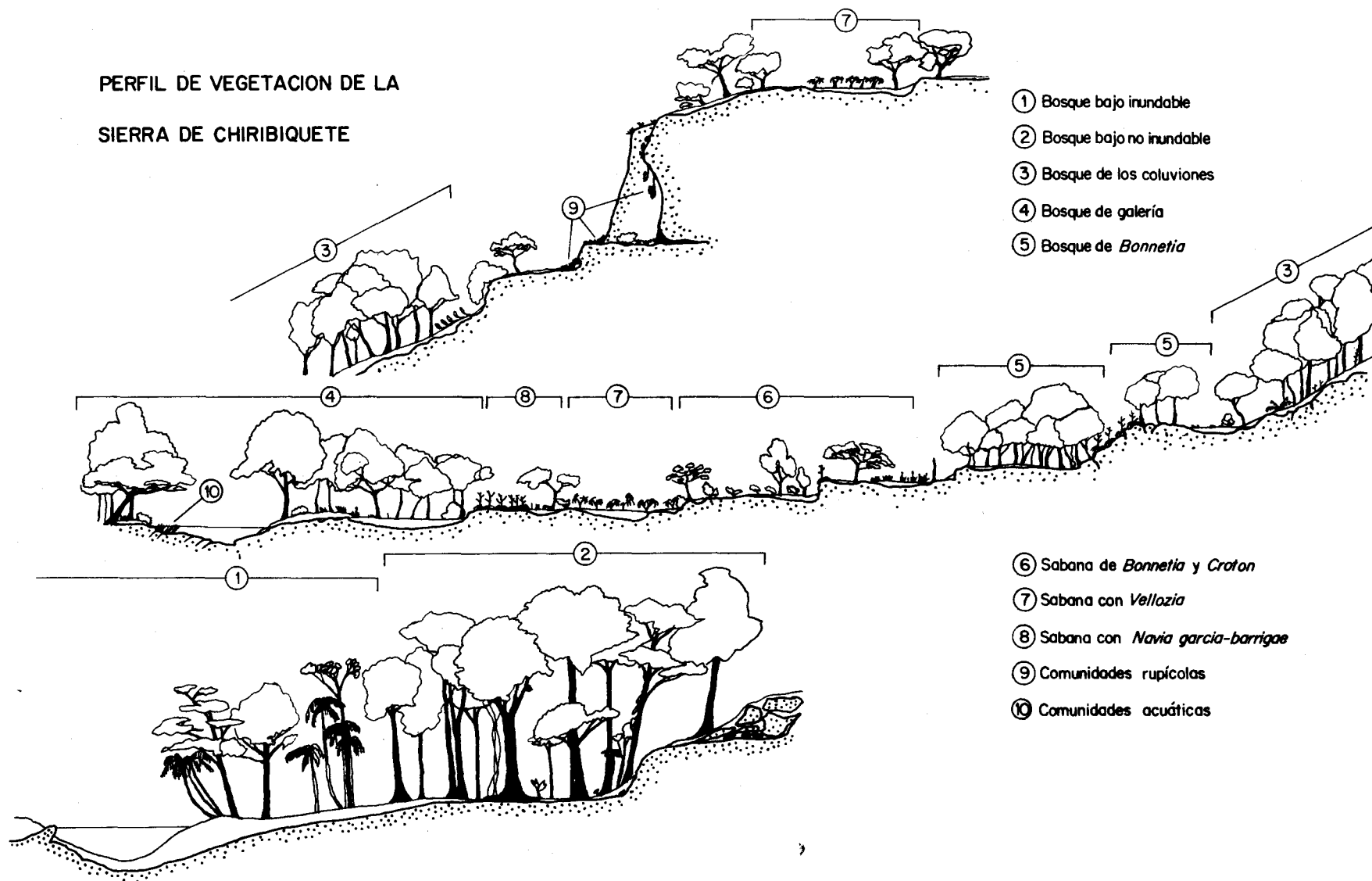


Figura 1. Transecto de vegetación, mostrando las principales formaciones vegetales citadas en el texto.

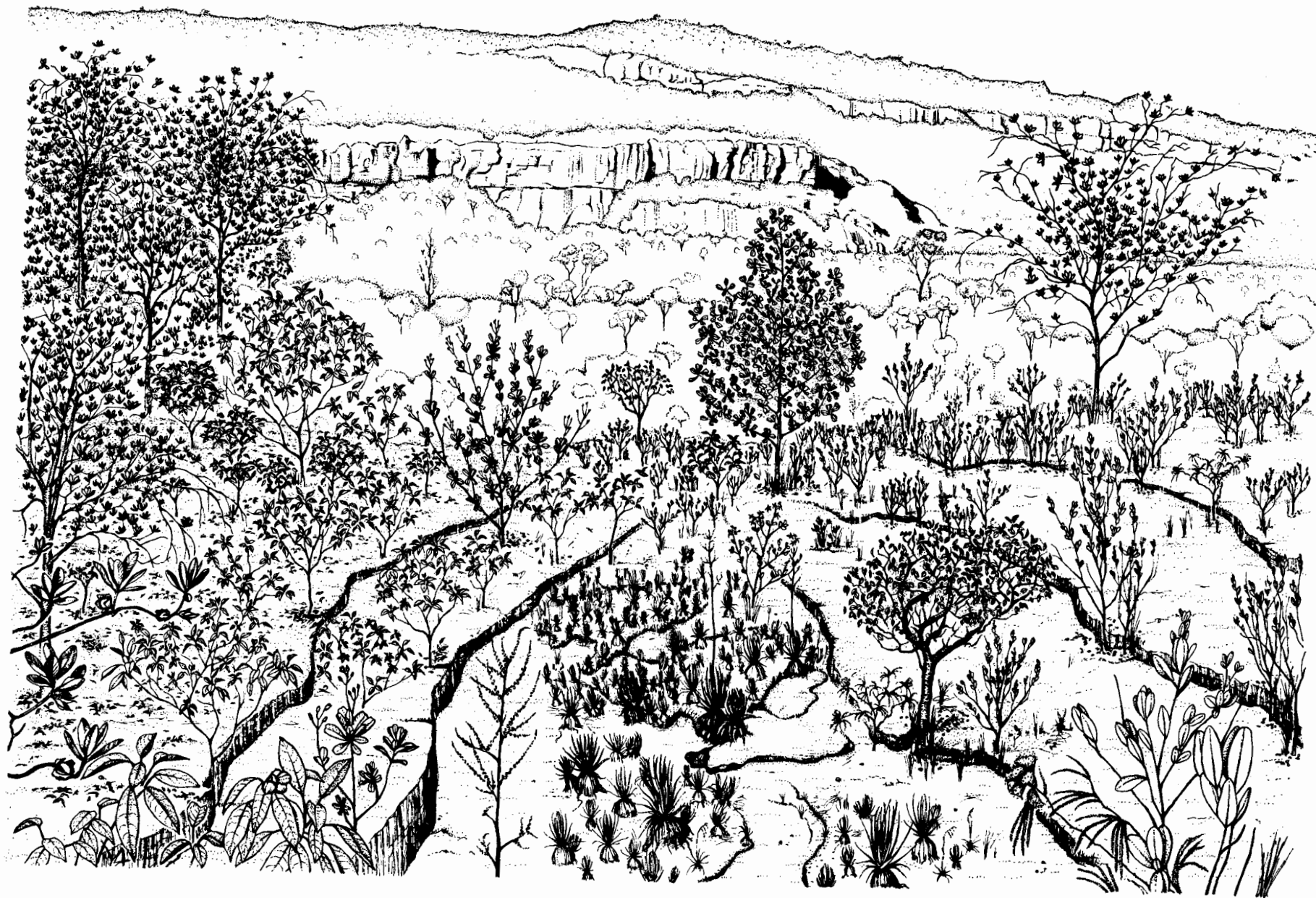


Figura 2. Interpretación artística de la transición Bosque de *Bonnetia* — Sabana de *Bonnetia* y *Croton*.

L.B. Smith, *N. acaulis* Mart., etc.). Generalmente crecen formando agrupaciones monoespecíficas en forma de almohadillas más o menos extensas (e.g. *N. graminifolia* L.B. Smith, *N. schultesiana* L.B. Smith). Estas comunidades se encuentran tanto sobre las paredes, colonizando incluso los extrapalmos, como en la misma base de éstas.

Discusión

El estudio de las comunidades vegetales es aún escaso, y esto es especialmente cierto en una zona tan compleja desde el punto de vista florístico, como de vegetación, es por eso que se pueden hacer solamente algunas pequeñas generalizaciones sobre la vegetación de este enclave de arenisca de la Amazonia colombiana.

1. En general no se observan variaciones de las formaciones vegetales asociadas a variación de altitud (200—850) m. Todas las especies que son capaces de habitar en el sustrato de arenisca, se pueden encontrar tanto en la base como en la cima de las mesas. Indudablemente, en las zonas de sedimentos cuaternarios y terciarios se encuentran especies más propias de la hylea amazónica.
2. Por el contrario, las distintas formaciones vegetales se observan altamente asociadas al tipo de sustrato que las soporta, aunque frecuentemente intercambian elementos. Por ejemplo, la presencia de comunidades de *Vellozia* y *Navia garcia-barrigae* sobre sustratos pobremente arenosos y rocosos es independiente de si las superficies se encuentran en la cima de las mesetas, o en los extensos valles basales. Lo mismo ocurre para las comunidades de *Bonnetia* y los bosques de los coluviones.
3. Las distintas comunidades observadas aún sin aparente variación del sustrato, circunstancialmente se empobrecen en especies dando paso a formaciones casi monotípicas. Esto es frecuente en los bosques de *Bonnetia martiana*, donde eventualmente se encuentran manchas casi puras de dicha especie, de *Gongylolepis martiana*, de *Graffenrieda fantástica* o de *Clusia chiribiquetensis*.
4. Las formaciones vegetales de matorral existentes en la Sierra de Chiribiquete corresponden florística y fisionómicamente a lo que Cuatrecasas (1958) denomina "sabana casmófita". Según Duivenvoorden (com. pers.) en los cerros de Araracuara existen comunidades vegetales equiparables a las descritas excepto las extensas sabanas amazónicas, *sensu* Huber, (1982) no conocidas de Chiribiquete. Las colecciones y observaciones de la mesa de la Lindosa también apuntan hacia una estrecha relación con la vegetación de Chiribiquete. Las relaciones con otros cerros del Vaupés son aún inciertas, debido al escaso conocimiento que aún se tiene de ellos.

Relaciones fitogeográficas con la región de las guayanas

La Guayana colombiana, tanto sus tierras altas y como en las tierras bajas constituye la zona menos conocida geográfica y botánicamente de toda la Región de las Guayanas. Esta afirmación de Maguire en 1979, continúa siendo cierta en la actualidad.

Debido a la situación geográfica en los límites de la Guayana, rodeada en grandes extensiones por la hylea amazónica, en las zonas más bajas predominan especies de distribución amazónica. Es sin embargo sobre los sustratos rocosos y arenosos pobres en nutrientes, que proliferan los táxones de la flora característica de las Guayanas.

Las primeras colecciones de Schultes dieron una muestra de la riqueza florística de la zona (Schultes, 1944) aumentando en gran medida para la ciencia el número de especies.

Las herborizaciones llevadas a cabo posteriormente en otros lugares de la Amazonia colombiana, han hecho que muchas especies que en principio fueron descritas como endémicas de Chiribiquete vean ampliada su área de distribución a otros lugares (e.g. *Senefelderopsis chiribiquetensis*, *Graffenrieda fantastica* R.E. Schult. & L.B. Smith, *Clusia chiribiquetensis* Maguire). Las colecciones realizadas posteriormente en 1990 y 1992 han contribuido a ampliar el conocimiento de la flora de la Sierra de Chiribiquete, ampliando el rango de distribución de algunas especies de interés de zonas próximas (e.g. *Vellozia lithophila* R.E. Schult., *Justicia cuatrecasasii* Wass., *Ternstroemia campincola* Boom) o alejadas (e.g. *Decagonocarpus cornutus* Cowan, *Tepuianthus savannensis* Maguir. & Steyererm.). Además, recientemente se han descrito nuevas especies, que en principio sólo son conocidas de allí (*Hibiscus sebastianii* Fuertes, *Apodandra corniculata* Cardiel, *Croton chiribiquetensis* Cardiel). Todos estos ejemplos nos indican que se trata de una flora que incluye elementos claves para la comprensión de la fitogeografía de la Amazonia colombiana y de la región biogeográfica de las Guayanas.

Sin embargo, es un consenso generalizado que la flora de la Sierra de Chiribiquete, hasta donde se conoce, presenta una clara relación con la de otras partes de la Guayana. *Abolboda*, *Schoenocephalum*, *Caraipa*, *Decagonocarpus*, *Senefelderopsis*, *Graffenrieda*, *Acanthella*, *Navia*, *Tepuianthus*, *Oedematopus*, *Gongylolepis*, *Bonnetia*, *Archytaea*, *Vellozia*, *Pterozonium* son géneros representados por una o varias especies en Chiribiquete y que definen un perfil de la flora claramente relacionada con el de las Guayanas. Algunas especies de estos géneros (*Bonnetia*, *Graffenrieda* y *Senefelderopsis*) incluso son elementos importantes en la definición del paisaje vegetal de la Sierra, ya que, como hemos visto en el capítulo anterior, forman parte principal de algunas comunidades vegetales muy extensas.

6. Sabanas casmófitas con comunidades de *Vellozia phantasmagoria*

Son comunidades dominadas, casi exclusivamente, por *V. phantasmagoria* R.E. Schult. Crecen sobre delgadas acumulaciones de arena, donde gracias a un sistema radicular constituido por una densa y fina malla de raíces que atrapan literalmente cada grano de arena del sustrato *V. phantasmagoria* R.E. Schult. se fija al sustrato a la vez que sujeta el escaso suelo que la mantiene.

Para caracterizar este tipo de vegetación elegimos una parcela de 10 x 10 m situada junto a un pequeño escalón en la roca, la pendiente no superaba el 2% y la cobertura estimada de la vegetación fue del 40% (Tabla 1, inventario 3).

En el eslabón producido por la fractura entre dos estratos de roca se acumula suelo suficiente para el desarrollo de arbustos de *Croton* sp., *Decagonocarpus cornutus* Cowan y *Gongylolepis martiana* (Baker) Steyer. & Cuatrec. Esta orla densa de arbutos se prolonga a lo largo de las fracturas de la roca, flanqueando a las comunidades que crecen en los claros donde el suelo es la roca madre al descubierto.

En la transición entre los arbustos y la roca desnuda, sobre arenas con alguna materia vegetal, *Lagenocarpus pendulus* Koyama, *Diacidia parvifolia* Cuatrec. y *Aechmea chantinii* (Carriere) Baker se entremezclan con especímenes de corta talla de *Mandevilla nerioides* Woodson, *Clusia chiribiquetensis* Maguire y *Graffenrieda fantastica* R.E. Schult. & L.B. Smith. Sobre las arenas, propiamente dichas, *Vellozia phantasmagoria* R.E. Schult. es el elemento dominante, aunque sobre las arenas, en los lugares donde el agua se acumula durante cierto tiempo, se desarrollan comunidades de terófitos.

7. Sabanas con comunidades de *Navia garcia-barrigae*

Al igual que en el caso anterior este tipo de comunidad aprovecha los claros que se producen entre los arbustos. A diferencia del caso anterior *Navia garcia-barrigae* L.B. Smith se desarrolla sobre la roca desnuda, en lugares donde las pendientes pueden ser muy acusadas.

Esta especie no posee un sistema radicular muy desarrollado, sin embargo, es capaz de adherirse a la roca introduciendo sus raíces en pequeñas fisuras. Su tallo, cubierto por las vainas y los restos de las hojas muertas lo protegen a la vez que con su descomposición colaboran en la formación del sustrato, favoreciendo su fijación. Por lo general forman agrupaciones monoespecíficas densas en forma de grandes almohadas, que pueden llegar a medir hasta 80 cm de alto, y de gran extensión (10 m²) y elevada densidad.

Para definir este tipo de formación realizamos un inventario en una parcela de 100 m² con una inclinación media del 8% (Tabla 1, inventario 2). Esta pendiente reduce a un 2% la superficie en la que se presentan arenas y disminuye los lugares propios para el desarrollo de vegetación arbustiva. Los arbustos que se presentan en el inventario son escasos y dispersos, aprovechando grietas y fisuras donde enraizarse, no superan en promedio el metro de altura y cubren junto con el resto de los elementos vegetales el 60% de la superficie. Al igual que en el inventario anterior *Croton* sp. es elemento más abundante. Le siguen en importancia *Clusia columnaris* Engler, *Ilex divaricata* Martius ex Reiss y *Graffenrieda fantastica* R.E. Schult. & L.B. Smith. *Tepuianthus savannensis* Maguire & Steyer. *Oedematopus duidae* Gleason, *Gongylolepis martiana* (Baker) Steyer. & Cuatrec., *Clusia sessilis* Kl. ex Engl., *Euceraea nitida* Mart., *Pochota coriacea* (Mart. & Zucc.) Steyer. & Stevens, *Mandevilla nerioides* Woodson y *Clusia chiribiquetensis* Maguire son el resto de los arbustos presentes.

Navia garcia-barrigae L.B. Smith cubre un 10% de la parcela y ocupa los lugares de máxima pendiente, donde no podrían asentarse el resto de los elementos florísticos. *Lagenocarpus pendulus* Koyama y *Axonopus kaietukensis* Swallen son los dos elementos más importantes del estrato herbáceo con 7% y 2% de cobertura respectivamente.

C. OTRAS COMUNIDADES

8. Comunidades de charcos y lugares inundados

Aprovechando las pequeñas depresiones y surcos de la roca con acumulaciones arenosas encharcadas durante los períodos lluviosos, aparecen comunidades estacionales dominadas por diversas especies de *Xyris*, *Lentibulariaceas* como *Utricularia tenuissima* Tutin y *U. chiribiquetensis* Fernández-Pérez, *Burmanniaceas* como *Burmattia bicolor* y *Eriocaulaceas* entre las que hay que destacar la presencia de *Paepalanthus fasciculatus* (Rottb.) Koern. y otros terófitos, que con la desecación desaparecen temporalmente.

9. Comunidades acuáticas de corrientes

En las corrientes permanentes y semipermanentes de agua se observan, cuando la profundidad no es mayor de 30 cm, céspedes laxos formados por *Utricularia neottioides* A. St. —Hil. & Girard, que según Duivenvoorden (com. pers.) también aparece frecuentemente en las formaciones de areniscas de Araracuara. Estas comunidades se encuentran arraigadas sobre el sustrato rocoso y soportan las variaciones periódicas que las precipitaciones causan en el caudal de las corrientes.

10. Vegetación rupícola

En las paredes verticales de los cerros son abundantes las especies de *Navia* (*N. schultesiana*

plejo de *Croton suavis* H.B.K., un grupo de especies conocido de las sabanas de las tierras bajas de la región de las Guayanas y *Apodandra corniculata* tiene su especie más próxima en la amazónica *A. loreтана*.

Melastomataceae

Junto a especies como *Meriania urceolata* muy frecuente en la cuenca amazónica, hay otros géneros que parecen establecer una más estrecha relación de las Melastomataceas de Chiribiquete con las de otras partes de la Guayana. Entre las especies de esta familia se encuentran *Acanthella sprucei* de las zonas bajas del alto Orinoco y relativamente frecuente en las colecciones del Guainía y Vaupés. Aunque *Graffenrieda* no es un género restringido a las Guayanas, es en esta zona biogeográfica donde alcanza una especial diversificación. La especie conocida de Chiribiquete *G. fantastica* no es infrecuente en la Amazonia colombiana y se ha colectado en los afloramientos de arenisca de dicha zona. Otra especie, *G. rupestris* se conoce también de otros lugares de la Amazonia colombiana. De *Macairea*, que muestra una gran diversificación en las Guayanas, conocemos *Macairea thyrsoflora* DC., una especie común en las tierras bajas de la Guayana y de toda la cuenca amazónica en general (Renner, 1989).

Rapateaceae

Entre otras familias presentes en Chiribiquete, hay que anotar las Rapateáceas. *Rapatea* es un género relativamente diversificado en las tierras bajas que circundan el Escudo de las Guayanas, y tiene una distribución más amplia en el Neotrópico (e.g., *R. paludosa* y *R. spectabilis* en el Chocó y en la Amazonia). *R. elongata* G.K. Schulze, la especie de Chiribiquete, es relativamente frecuente en las tierras bajas de la Amazonia colombiana. Sin embargo, géneros más asociados a la flora guayanesa como *Schoenocephalum* un género común en las sabanas amazónicas de Araracuara (Caquetá) (Duivenvoorden com. pers.) o *Saxofridericia* presente en el Guainía (Fuertes, datos no publicados) o *Stegolepis*, muy común en las tierras altas de la Guayana, no han sido encontrados por ahora en Chiribiquete.

Rutaceae

Esta familia tiene una alta diversificación en las tierras altas de la Guayana, incluyendo géneros endémicos (*Rutaneblina*, *Apocaulon*, *Millanthus*) y otros con casi todas las especies repartidas por la región (*Raveniopsis*, *Spathelia*). Sin embargo, en Chiribiquete aparece *Decagonocarpus cornutus*, una especie típica de los afloramientos graníticos y de algunas sabanas circundantes de las orillas del Orinoco y Guainía (Cowan, 1958). Esta especie tiene preferencia por hábitat más rupícolas, en tanto que en las sabanas arenosas del Guainía colombiano se encuentra *D. oppositifolius* Spruce ex Engl. (Fuertes, datos no publicados).

Tepuianthaceae

La familia Tepuianthaceae está especialmente diversificada en las áreas del Pantepui, en las que algunas especies son elementos formadores de paisajes en algunos tipos de bosque tepuyano. Sin embargo, en Colombia se conocen dos especies: *Tepuianthus savannensis* Maguire & Steyermark y *T. colombianus* Maguire & Steyermark, ambas de tierras bajas y muy próximas entre sí. En Chiribiquete se ha colectado *T. savannensis*, entre los arbustos que forman parte de la vegetación de las sabanas rupícolas (ver Tabla 1). Esta especie es la más frecuente en las sabanas bajas que rodean el Alto Orinoco y el Guainía (Maguire & Steyermark, 1981).

Theaceae (Bonnetioideae)

La subfamilia Bonnetioideae, a veces considerada como familia aparte, muestra en la distribución de sus géneros neotropicales una casi perfecta asociación con el territorio de la flora guayanesa. *Bonnetia martiana* Maguire, descrita de las colinas de Araracuara, y común en las tierras bajas con afloramientos de areniscas de la zona Guainía, río Negro y Yagua (Huber, 1988) está presente en Chiribiquete, *Archyatea triflora* Mart. frecuente en los cerros de Araracuara. Aunque Maguire (1972) separa dos especies, *A. triflora* Mart. y *A. angustifolia* Maguire, la colección de Chiribiquete presenta caracteres intermedios entre ambas. Por último, *Caraipa savannarum* Kubitz. y una especie no identificada de *Caraipa* aparecen entre las colecciones, para terminar de completar la representación de este grupo en la Sierra. *C. savannarum* tiene un área de distribución en las Guayanas en las tierras bajas de Guainía y Alto Orinoco, en sabanas.

Velloziaceae

Se conocen dos especies de la Sierra endémica de la zona Schult., *Vellozia phantasmagoria* R.E., de hojas estrechas y adaptada a las extremas insolaciones y suelos rocosos faltos de nutrientes de los cerros. *V. phantasmagoria* parece más próxima a *V. macarenensis* R.E. Schult del norte de la Macarena, en su morfología (Ayensu, 1973) y ecología (Schultes, 1952). Ambos taxones ocupan un hábitat semejante: las comunidades de *Vellozia*, llamadas "campos rupestres" en la Amazonia brasileña (Pires & Prance, 1985). Recientemente, ha sido coleccionada en el extremo norte de la Sierra un material estéril, que aparenta corresponder a *Vellozia lithophila* R.E. Schultes, una especie de área de distribución más extensa, ya que hasta ahora se conocía de la Sierra de la Macarena, Mesa de la Lindosa y de algunos cerros del Vaupés (Schultes, 1952, Mora 1989, Lozano & al 1993).

El conocimiento de la flora de la Sierra de Chiribiquete es aún muy parco como para poder establecer conclusiones definitivas sobre sus relaciones fitogeográficas. Sin embargo, sí se pueden poner de relieve una serie de ideas generales o hipótesis de trabajo que pueden dar una pista para ulteriores estudios más detallados.

1. La flora de Chiribiquete tiene una gran conexión con la de los cerros de Araracuara y Mesa de la Lindosa.
2. La presencia de géneros y/o especies de zonas bajas de la Guayana, especialmente de especies también presentes en la zona de Guanía—Alto Orinoco, *Decagonocarpus*, *Tepuianthus*, *Archytaea*, *Bonnetia*, sugiere que ha habido una conexión reciente entre ambas zonas.
3. Existe una cierta cantidad de elementos propios de la Flora de los Macizos precámbricos suramericanos (de las Guayanas y brasileño) que parecen haberse establecido con cierta antigüedad en Chiribiquete: *Vellozia*, *Pterozonium*, *Navia*, *Brocchinia*. Esta antigüedad se puede presumir bien por una gran diversificación de especies endémicas (*Navia*), o por la presencia de endemismos (*Vellozia*).

Nota terminológica final: Los autores del trabajo han evitado en todo momento utilizar el término pemón "tepui" para hablar de las elevaciones de la Sierra de Chiribiquete; antes bien, utilizamos los términos cerro, mesa o meseta, que nos parecen suficientemente asentados en la toponimia local y en la terminología geográfica. Desde un punto de vista biogeográfico, creemos que el uso de "tepui" debe quedar restringido a las elevaciones de la región de Pantepui que posean pisos meso y microtérmico, tal y como queda definido por Huber (1987). Pensamos que una poco cuidadosa utilización de este término —de incontestables evocaciones románticas, por lo demás— contribuye más a oscurecer que a aclarar las verdaderas relaciones biogeográficas entre los distintos territorios de la región de las Guayanas.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a la A.E.C.I. y INDERENA su apoyo en la realización del trabajo de campo. Al personal de los herbarios COL, VEN y MA su colaboración durante la labor de identificación del material. Al personal de I.G.A.C. por su ayuda e interés en la localización del material del proyecto PRORADAM. A Pilar Franco y Pablo Palacios, su colaboración en el trabajo en el campo de identificación junto con Roberto Jaramillo de parte del material. M. Velayos y F. González facilitaron en gran medida el manejo del material colectado. J. Betancur, R. Bernal, R. Cortés, H. Dueñas, G. Lozano, S. Díaz, J.L. Fernández, G. Galeano, A.H. Gentry, R. Jaramillo, L.E. Mora, M.T. Murillo, P. Pinto y J.J. Pipoly identificaron parte del material colectado. J. Duivenvoorden y O. Huber intercambiaron con nosotros interesantes ideas sobre la vegetación y flora de los cerros de Araracuara y la Guayana venezolana, respectivamente. A J.C. Pinzón y W. Oliveros, por las magníficas ilustraciones que acompa-

ñan este trabajo. También queremos agradecer a Jaime Galvis por su generosa colaboración y asesoría en los temas de geología y fisiografía así como por su permiso para publicar un adelanto de sus próximos trabajos sobre la Sierra de Chiribiquete. Finalmente agradecer a J.M. Cardiel y F. González por los numerosos datos obtenidos en la expedición realizada en 1992 y sus valiosas sugerencias que definitivamente aumentaron la calidad del manuscrito final.

Bibliografía

- American Geographical Society (s.d.). Map of the Guayana Region. New York Botanical Garden, New York.
- Ayensu, E.S. 1973. Phytogeography and evolution of the Velloziaceae. In: Meggers, B.J., E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (eds.), Tropical forest ecosystem in Africa and South America: A comparative review: 105-119. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Cowan, R.S. 1958. Rutaceae. In: Maguire, B. & J.J. Wurdack (eds.) The Botany of the Guayana Highland, part 3. Mem. New York Bot. Gard. 10 (1): 153-156.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 10 (41): 221-264.
- Fuertes, J. 1992. Estudios botánicos en la Guayana colombiana, 1. Una nueva especie de *Hibiscus* sección *Furcaria* (Malvaceae). Anales Jard. Bot. Madrid 50 (1): 65-72.
- Huber, O. 1982. Significance of Savanna Vegetation in the Amazon Territory of Venezuela. In: Prance, G.T. (ed.), Biological diversification in the tropics: 221-244. Columbia University Press, New York.
- . 1987. Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. Pantepui 2: 2-10.
- . 1988. Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. Taxon 37: 595-614.
- , J.A. Steyermark, G.T. Prance, & C. Alés. 1984. The vegetation of the Sierra Parima, Venezuela-Brazil: Some results of recent explorations. Brittonia 36: 104-139.
- Kubitzky, K. 1978. *Caraipa* (Bonnetiaceae). In: Maguire, B. (ed.), The Botany of the Guayana Highland, part 10. Mem. New York Bot. Gard. 29: 82-138.
- . 1989. Amazon lowland and Guayana highland. Historical and ecological aspects of their floristic development. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 17 (65): 271-276.
- Lellinger, D.B. 1967. *Pterozonium*. In: Maguire, B. (ed.), The Botany of the Guayana Highland, part 7. Mem. New York Bot. Gard. 17: 2-23.

- Lozano, G., M.T. Murillo, J. Fuertes & J. Estrada. 1993. Estudios botánicos en la Guayana colombiana, 5. La flora de la Sierra de la Macarena. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* (en prensa).
- Maguire & al. 1953. The Botany of the Guayana Highland. *Mem. New York Bot. Gard.* 8 (2): 87-160.
- Maguire, B. 1979. Guayana, Region of the Roraima Sandstone Formation. In: Larsen, K. & L.B. Holm-Nielsen (eds.) *Tropical Botany*: 223-238. Academic Press. London, New York, San Francisco.
- & J.A. Steyermark. 1981. Tepuianthaceae, Sapindales. In: B. Maguire (ed.), *The Botany of the Guayana Highland*, part 11. *Mem. New York Bot. Gard.* 32: 4-21.
- Mora, L.E. 1989. La bioforma de *Bulbostylis leucostachya* Kunth (Cyperaceae) y de otras monocotiledóneas arboriformes tropicales. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 17 (65): 215-230.
- Pires, J.M. & G.T. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Prance, G.T. & T.E. Lovejoy (eds.) *Key Environments: Amazonia*: 109-145. Pergamon Press, London.
- Prance, G.T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* 3 (4): 207-222.
- & D.M. Johnson. 1992. Plant collections from the plateau of Serra de Aracá (Amazonas, Brazil) and their phytogeographic affinities. *Kew Bull.* 47 (1): 1-24.
- PRORADAM, 1979. La Amazonia colombiana y sus recursos. Proyecto Redagramétrico del Amazonas (Proradam). 590 pp. Bogotá, Colombia.
- Renner, S.S. 1989. Systematic studies in the Melastomataceae: *Bellucia*, *Loreya*, and *Macaírea*. *Mem. New York Bot. Gard.* 50: 1-112.
- Sánchez-Paéz, H., J.I. Hernández Camacho, J.V. Rodríguez Mahecha & C. Castaño-Urbe. (1990). *Nuevos Parques Nacionales. Colombia*. INDERENA. 213 pp. Bogotá.
- Schultes, R.E. 1944. *Plantae colombianae*, IX. *Caldasia* 3 (12): 121-130.
- . 1945. Glimpses of the little known Apaporis River in Colombia. *Chron. Bot.* 9: 123-127.
- . 1952. La familia de las Velloziáceas en Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 8 (32): 458-463.
- & R.F. Raffauf 1990. *The Healing Forest*. Dioscorides Press. 484 pp. Portland, Oregon.
- Smith, L.B. 1944. A new bromeliad (*Navia*) from Colombia. *Caldasia* 3 (12): 131.
- . 1957. Bromeliaceae. In: Maguire, B. & J.J. Wurdack (eds.), *The Botany of the Guayana Highland*, part 2. *Mem. New York Bot. Gard.* 9 (3): 283-318.
- & R.J. Downs. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14 (1): 1-658.
- Steyermark, J.A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. In: Prance, G.T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*: 182-220. Columbia University Press, New York.
- . 1986. Speciation and endemism in the Flora of the Venezuelan Tepuis. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*: 317-373. Oxford University Press, New York, London.

POSICION SISTEMATICA DE UNA NUEVA ESPECIE DE ARISTOLOCHIACEAE DE COLOMBIA Y VENEZUELA

por

Favio González*

Resumen

González, F.: Posición Sistemática de una nueva especie de Aristolochiaceae de Colombia y Venezuela. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 499-506, 1993. ISSN 0370-3908.

Se describe e ilustra *Aristolochia morae*, una nueva especie perteneciente a la subserie *Hexandrae*. El nuevo taxon se compara con las especies afines del Orinoco y con otras del nororiente de Suramérica. Se proporciona una clave para facilitar su determinación y se incluyen algunas notas ecológicas y comentarios sobre las especies de Lepidoptera que son huéspedes de *A. morae*.

Abstract

Aristolochia morae, a new species from Colombia and Venezuela is described, illustrated and included in a key to identify and compare it with related species; its relationships with the species of the Orinoco plains as well as with other species from northeastern South America are discussed. Ecological notes, including a short comment about the Lepidoptera using the new species as a host plant, are provided. *A. morae* belongs to the subseries *Hexandrae*, previously described by the author.

Introducción

Durante el desarrollo de estudios acerca de la herbivoría de papilionidos colombianos en *Aristolochia*, fue encontrado un espécimen estéril de este género en el municipio de San Martín, departamento del Meta; la notable similitud con la descripción original y con el ejemplar tipo de *A. goudotii* —depositado en P— hacía pensar que se trataba de la segunda colección de esta especie, descrita por

Duchartre (1854, 1864) con base en un ejemplar coleccionado por J.M. Goudot en la región.

Aristolochia goudotii es una de las tantas especies cuyo epíteto honra a Joustinne Marie Goudot, naturalista francés que arribó a nuestro país a fines de 1822; su itinerario cubrió áreas aledañas a Cúcuta, Pamplona, Santa Rosa, Tunja, Muzo y Bogotá, además de otras localizadas en el departamento del Tolima, en el Valle del Magdalena y en los Llanos de San Martín (Brygoo, 1981; Díaz-Piedrahita, 1991). La mayoría de sus colecciones tuvieron como destino final el herbario del Laboratoire de Phanérogamie, Museum National d'Histoire Naturelle, de París (P).

* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, Colombia.

Con miras a confirmar la identidad del ejemplar estéril hallado, se procedió a la búsqueda de material fértil, el cual se encontró en las zonas de Tauramena y Monterrey (Departamento del Casanare) y de Puerto López (Departamento del Meta). El examen del mismo permitió concluir que aunque existe afinidad morfológica con *Aristolochia goudotii* y con otras pocas especies, el nuevo taxon muestra una combinación de caracteres que lo hace distinto de cualquier otra especie descrita previamente de la cuenca del Orinoco, en los Llanos Orientales colombianos o en áreas adyacentes de Venezuela o del Brasil (Ahumada, 1975, 1977; Barbosa Rodrigues, 1887; Barringer & González, 1993; Bazzolo & Pfeifer, 1977; González, 1990; Hoehne, 1927, 1942; Humboldt, Bonpland & Kunth, 1817; Malme, 1904; Masters, 1875; Moore, 1915; Ule, 1905).

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

Tipo: COLOMBIA. Departamento del Casanare, Municipio de Tauramena, vereda El Palmar, alt 645 m, 4° 58' Lat. N, 72° 48' Long. W, 18 Sept 1992, F. González G. & N. Ruiz R. 2583, fl, fr (Holótipo e isótipo, COL; isótipos NY, P, US, VEN).

Species e subser. *Hexandrae*, *Aristolochia mossii* proxima; differt tamen pseudostipulae nullae, perigonis minoris, utrículo obovoideo suboblongo usque ad 15 mm longo et 7 mm diametro, tubo 2–3.2 mm diametro, labio obovato, obtuso, usque ad 1.7 cm longo et 1 cm lato, glabro, processus subapicalis suborbicularis desunt, capsula minoris usque ad 3.8 cm longa.

Bejucos ligeramente lignificados, glabros excepto en las partes jóvenes y el envés foliar, en donde son esparcidamente pubérulos. Tallos viejos algo aplanados y con una leve constricción longitudinal. Zona de abscisión en la base del pecíolo ausente. Pseudoestípulas ausentes. Hojas alternas, pecioladas, pecíolo de 2.8–4(–5) cm largo, ca. 1 mm diámetro, lámina ovada, 6–14 (–25) cm largo, 5–10(–17.5) cm ancho, micropunteada, membranácea, base cordado-lobada, seno usualmente más profundo que ancho, 1.5–2.5 (–3) cm profundo, envés verde-grisáceo, venación amarillenta, venas primarias prominentes por el envés, venas de orden superior planas y conspicuas por ambas caras. Inflorescencias en racimos frondosos, con entrenudos elongados. Pedúnculo floral hasta de 5 cm largo, incluido el ovario, sin zona basal de abscisión. Perigonio glabro exteriormente; utrículo obovoide, hasta de 15 mm largo y 7 mm diámetro, con un par de nectarios tricomatosos, dendroides, localizados en la parte abaxial, formados por tricomas dendroides, densos, rodeados de tricomas dendroides laxos; siringe ausente, reemplazada por una corone de tricomas de base ancha, discoide; tubo subinfundibular, muy levemente arqueado hacia atrás, 0.8–1.4 cm largo, ca. 2 mm diámetro proximal y 3.2 mm diámetro distal, en ángulo de ca. 90° respecto

al utrículo; limbo unilobado, obovado, hasta de 1.7 cm largo y 1 cm ancho, en ángulo de ca. 180° respecto al tubo, borde ligeramente revoluto, ápice obtuso, muy levemente emarginado y con un corto mucrón terminal. Ginostemo ca. 5 mm largo y 3.5 mm diámetro; ovario 6–carpelar, 6–locular, rostrado. Fruto una cápsula anchamente oblonga, hasta de 3.8 cm largo y 2.6 cm ancho, rostrada, rostro hasta de 2 mm largo, dehiscente, disepimentos enteros. Semillas numerosas, aladas, romboides, hasta de 1 cm largo y 8 mm ancho, incluida el ala; semilla propiamente dicha ovoide, hasta de 5 mm largo y 4 mm ancho, rafe prominulo.

Esta nueva especie está dedicada al profesor, Dr. rer. nat. Luis Eduardo Mora-Osejo, verdadero maestro de la ciencia y forjador de varias generaciones de biólogos en Colombia.

Distribución geográfica y ecología

Aristolochia morae ha sido hallada en Colombia (departamentos de Casanare, Vichada y Meta) y en Venezuela (estado del Táchira). Sin embargo, es muy probable que su distribución alcance áreas del departamento de Arauca (Colombia) o de los estados de Apure o Barinas (Venezuela). Su hábitat parece estar restringido a sabanas arenosas, a matorrales achaparrados y a bosques de galería. La localidad típica está situada cerca del piedemonte llanero, en la región de Tauramena y Monterrey, a elevaciones hasta de 650 msnm, en bosques achaparrados y bosques de galería de los ríos Caja y Cusiana, rodeados de sabanas no inundables, en suelos bien drenados; en estos bosques predominan las especies *Bellucia grossularioides*, *Byrsonima crassifolia*, *Cochlospermum vitifolium*, *Curatella americana*, *Guarea kunthiana*, *Jacaranda obtusifolia*, *Protium* sp., *Psidium guineense*, *Sapium hippomane*, *Vitex orinocensis*, *Vochysia lehmanii* y *Xylopia aromatica*. Las demás localidades corresponden a bosques de galería y sabanas de *Trachypogon ligularis*, ubicadas hacia la margen derecha del río Meta, entre Puerto López y Puerto Gaitán, en terrenos levemente ondulados o planos, bien drenados, o en sabanas de terrazas aluviales altas, al oriente de la población de San Martín. Existe un registro aislado, en el sector occidental del Parque Natural Nacional El Tuparro (Mapa 1).

Todas estas colecciones han sido hechas por fuera del límite norte de la Formación Roraima del Escudo Guayanés (sensu Maguire, 1979); hasta ahora no se conocen registros en la Guayana colombiana (i.e. colecciones provenientes de las serranías de la Macarena o de Naquén, o de la Sierra de Chiribiquete), o de Venezuela (cf. Barringer & González, 1993). Esto hace pensar que la especie se restringe a los Llanos Orientales de Colombia y a las planicies venezolanas localizadas en la margen izquierda del río Orinoco (Mapa 1).

Aristolochia morae florece entre julio y septiembre, y en diciembre; y fructifica en febrero, marzo, agosto, septiembre y diciembre.

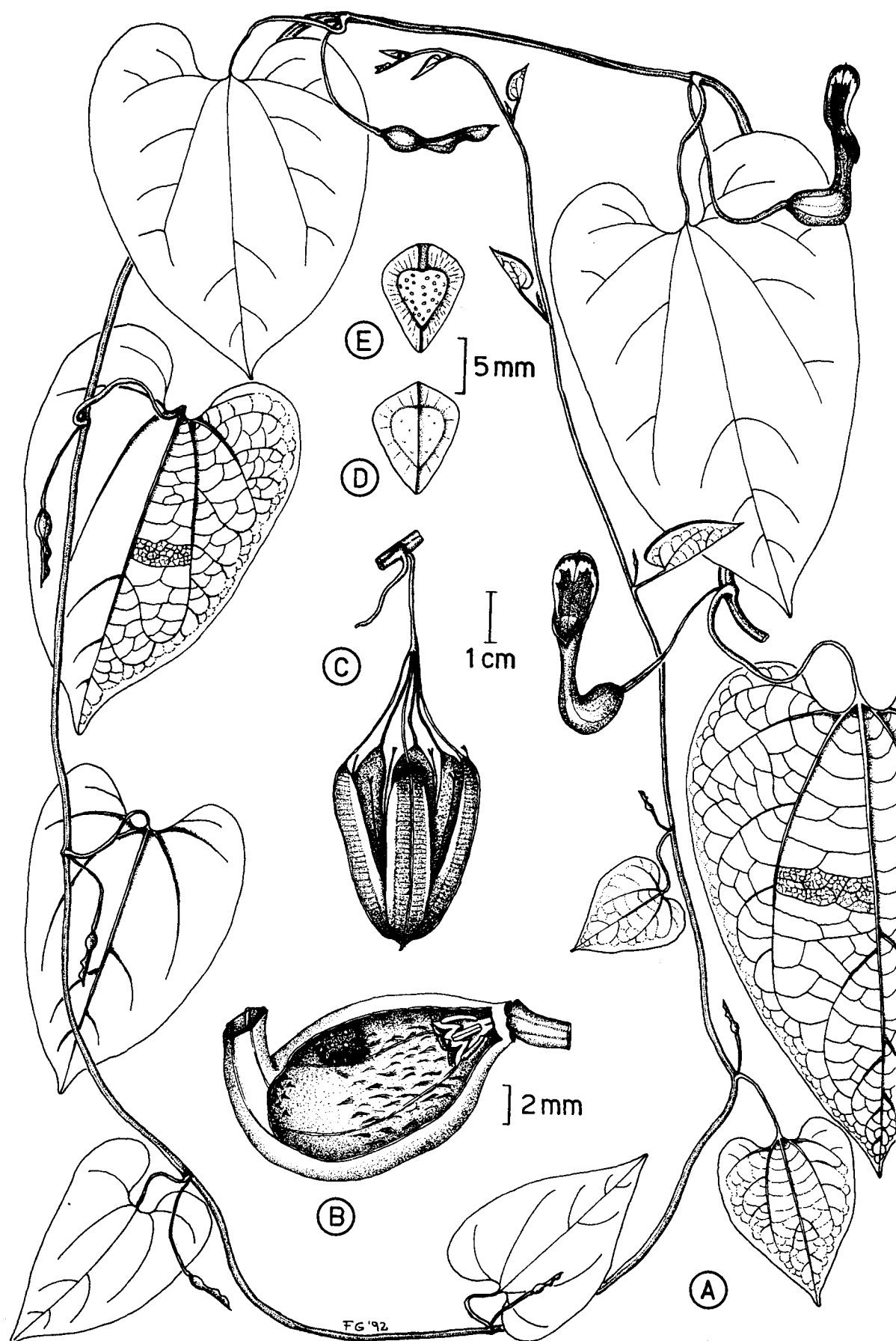
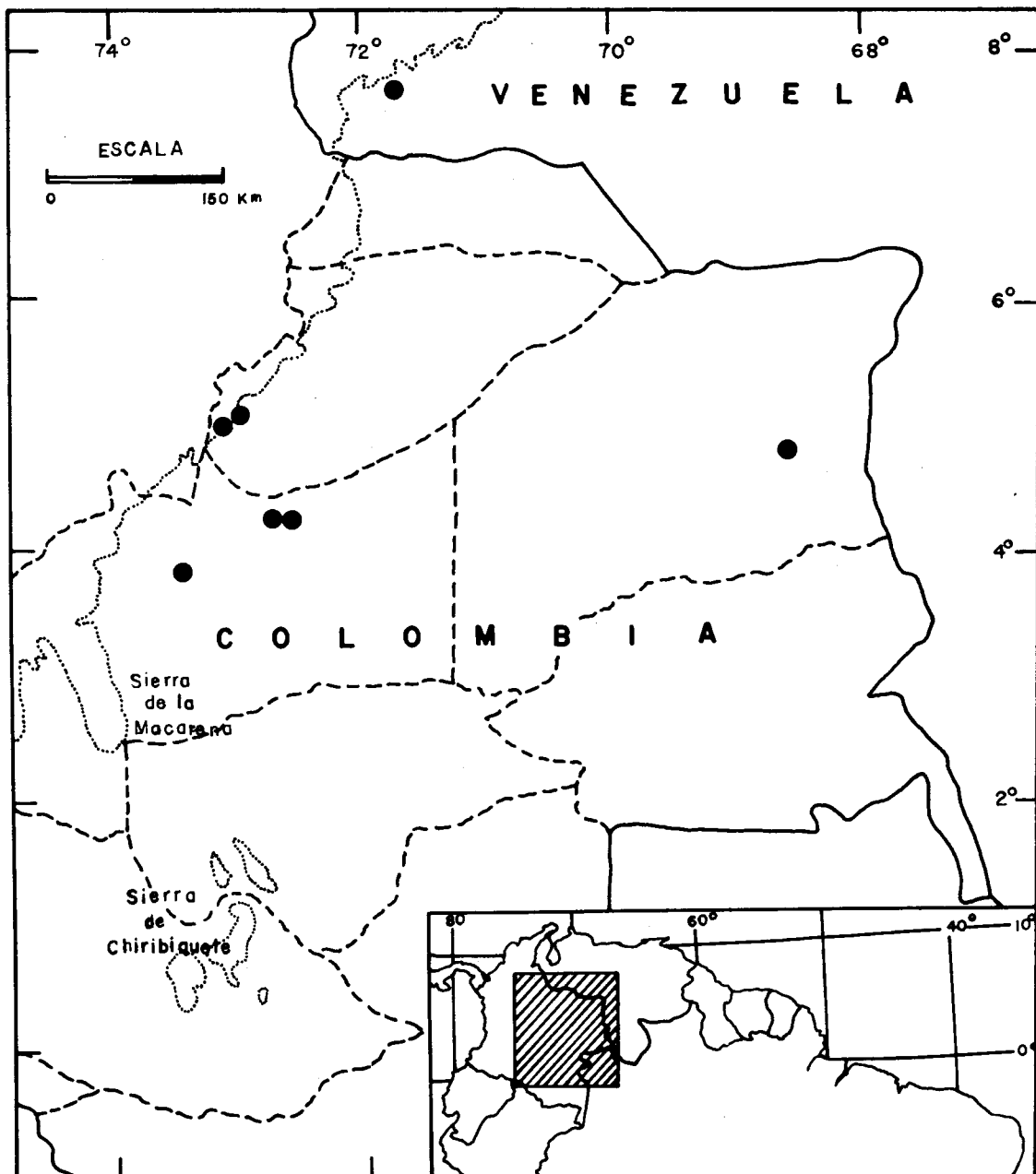


Figura 1. *Aristolochia morae* F. González, sp. nov. A. Rama florífera; B. Utrículo disectado; C. Cápsula dehiscente; D-E. Semillas, D. Cara adaxial; E. Cara abaxial.



Mapa 1. Localidades conocidas para *Aristolochia morae* F. González, sp. nov. La curva de nivel delineada corresponde a 500 m.

El hábito epifítico mencionado en el ejemplar *Barbosa & Zarucchi* 2980 (FMB), no pudo ser ratificado por las observaciones adicionales de numerosos ejemplares estudiados *in situ* durante estudios de herbivoría en esta especie, ni tampoco en los demás ejemplares coleccionados o en las plántulas colectadas vivas u obtenidas en invernadero.

En lo que se refiere a la relación entre mariposas de la familia Papilionidae y *Aristolochia morae*, se han detectado huevos y orugas de *Battus polydamas* y de *Parides anchises drucei*, *P. iphidamas*, *P. lysander* y *P. neophilus*. Sin embargo, las observaciones de campo efectuadas muestran una mayor

cantidad de huevos y de orugas de *Parides* spp. en esta especie, mientras que *Battus polydamas* parece preferir a *A. acutifolia*, una especie de la serie *Thyrsicae* que comparte los mismos hábitats que *A. morae*.

Afinidades

Aristolochia morae pertenece a la subserie *Hexandrae*, puesto que es planta holocáulica con sinflorescencias distales, en racimos frondosos, entrenudos elongados e inflorescencias parciales reducidas a la flor terminal, ebracteolada; además, el peciolo y el pedúnculo floral carecen de zona basal de abscisión, las cápsulas presentan disepimientos

enteros y las semillas son romboides y poseen una sola ala. Esto confirma las apreciaciones para diferenciarla de *A. goudotii*, cuyo espécimen tipo (*Goudot, s.n.*) muestra clara evidencia del carácter antocáulico, con inflorescencias caulifloras, en racimos bracteosos y con entrenudos muy cortos (*González, 1990, 1991*); otra diferencia apreciable entre estas dos especies consiste en la presencia de zona transversa en las hojas de *A. goudotii*, lo cual las hace levemente peltadas; en *A. morae* no se desarrolla zona transversa.

Aristolochia (subser. *Hexandrae*) *morae* difiere de las demás especies de esta subserie en la combinación de caracteres relacionados con la morfología foliar, la forma y el tamaño del perigonio, y la morfología de las semillas.

Si bien es cierto que las hojas y las semillas de *Aristolochia morae* se asemejan bastante a las de *A. mossii* S. Moore, en esta última especie se presentan pseudoestípulas, el utrículo y el tubo (hasta de 1.5 cm y 0.8–1.0 cm diámetro, respectivamente) son más gruesos, el limbo perigonal, anchamente ovoide (hasta de 3 cm de ancho), es más ancho y presenta un corto ensanchamiento suborbicular—usualmente fimbriado—cerca del ápice; además, la cápsula es considerablemente mayor, ya que alcanza hasta 9 cm de longitud.

Es probable que *Aristolochia morae* y *A. mossii* sean simpátricas, lo cual se podrá constatar en la medida que se conozcan nuevas colecciones de cualquiera de ellas; hasta ahora, *A. morae* se conoce únicamente de los Llanos Orientales, a la izquierda del río Orinoco, mientras que el areal de *A. mossii* se amplía a los estados de Bolívar y Amazonas, en Venezuela, así como a la Guayana Francesa y a la Amazonia del Brasil.

Ahora bien, el perigonio de *Aristolochia clausenii* Duchartre, *A. peltatodeltoidea* Hoehne y *A. smilacina* (Klotzsch) Duchartre, posee un contorno que recuerda en mayor o menor grado el de la nueva especie; sin embargo, las características vegetativas, la morfología de las cápsulas y de las semillas, y las áreas de distribución permiten diferenciarlas claramente. *A. clausenii*, especie que crece en Brasil, en los estados de Goiás, Matto Grosso, Bahía y Minas Gerais, y *A. smilacina*, de los estados de Goiás y Minas Gerais, son hierbas que presentan semillas sin alas, y en general, órganos de menor tamaño; además, las hojas son anchamente ovadas en *A. clausenii* y triangular-ovadas en *A. smilacina*. En lo que respecta a *A. peltatodeltoidea*, especie propia de Guyana, la Guayana Francesa y el nororiente del Brasil, ésta presenta hojas peltadas, angostamente ovadas, y con la base truncada, obtusa o redondeada.

Por otro lado, llama la atención la similitud en hojas y flores de *Aristolochia morae* con *A. tamnifolia* (Klotzsch) Duchartre, conocida únicamente

en Minas Gerais, en la región meridional del Brasil. Se tuvo la oportunidad de examinar los isótipos depositados en BR y en P (*Sello 146*) y los especímenes adicionales *Mexia 4535a* (NY) y *5459a* (F, G, GH) de *A. tamnifolia*. La diferencia fundamental entre estas especies, aparte de las áreas de distribución disyuntas, radica en las hojas anchamente ovadas (usualmente más anchas que largas, o tan anchas como largas) con el seno menos profundo, a veces casi inexistente, y en las fimbrias presentes en el limbo perigonal de *A. tamnifolia*.

Clave para las especies de *Aristolochia* subser. *Hexandrae* de los Llanos Orientales de Colombia y de la parte adyacente de Venezuela.

1. Hierbas o rara vez subarbustos. Pecíolo 0.4–1.3 cm de largo; lámina hasta de 3.5 cm de largo y 4.4 cm de ancho. Longitud total del perigonio en antesis menor de 3.5 cm
A. nummularifolia
- 1'. Bejucos o lianas. Pecíolo mayor de 1.5 cm de largo; lámina mayor de 4.0 cm de largo y 4.5 cm de ancho. Longitud total del perigonio en antesis mayor de 3.7 cm.
2. Perigonio bilobado. Semillas hasta de 1.5 cm de largo y 1.0 cm de ancho
A. ringens
- 2'. Perigonio unilobado. Semillas de menos de 1 cm de largo y 1 cm de ancho.
3. Plantas densamente hirsuto-pilosas
A. pilosa
- 3'. Plantas glabras o con indumento no hirsuto-piloso.
4. Hojas muy anchamente ovadas. Rostro de la cápsula con un disco subapical *A. elegans*
- 4'. Hojas ovadas o angostamente ovadas. Cápsula no rostrada o el rostro sin disco subapical.
5. Base del limbo perigonal profundamente cordada. Cápsula inmadura levemente arqueada. Semillas glutinosas
A. odoratissima
- 5'. Base del limbo perigonal truncada o muy levemente cordada. Cápsula inmadura recta. Semillas no glutinosas.
6. Hojas cartáceas, la base de la lámina redondeada, cuneada o truncada, con zona transversa. Apice del limbo perigonal acuminado, acumen hasta de 1 cm de largo *A. chamissonis*
- 6'. Hojas membranáceas, la base de la lámina cordado-lobada, sin zona transversa.

Apice del limbo perigonal obtuso, redondeado, a veces mucronulado, el mucrón hasta de 1 mm de largo.

7. Limbo perigonal espatulado. Semillas no aladas *A. rugosa*

7'. Limbo perigonal obovado o anchamente ovado. Semillas aladas.

8. Utrículo hasta de 1.5 cm de diámetro; tubo 0.8–1.4 cm de largo, 0.20–0.32 cm de diámetro; limbo perigonal obovado, aproximadamente dos veces más ancho que el tubo, con el ápice obtuso, glabro, sin porción ensanchada. Cápsula hasta de 3.8 cm de largo . . . *A. morae*

8'. Utrículo 3.0–3.5 cm de largo y 1.0–1.4 cm diámetro; tubo hasta de 2 cm de largo y de 0.7–1.1 cm de diámetro; limbo perigonal anchamente ovado, casi tan ancho como el tubo, el ápice con una corta porción ensanchada, usualmente fimbriada. Cápsula hasta de 9 cm de largo *A. mossii*

Material adicional estudiado

COLOMBIA. DEPARTAMENTO DEL VICHADA: Parque Natural Nacional El Tuparro, El Tapón, Caño Hormiga, 23 Feb. 1985, *C. Barbosa & J. Zarucchi* 2980, fr (FMB); DEPARTAMENTO DE CASANARE: Municipio de Tauramena, vereda El Palmar, alt 645 m, 4° 58' Lat. N, 72° 48' Long. W, 8 Dic 1991, *F. González, A. Castillo, G. Guillot & G. Galvis* 2482, fl, fr (COL, NY, P, US, VEN), id. id. 18 Sep 1992, *N. Ruiz R. & F. González* 015, fl, fr (COL, MO). DEPARTAMENTO DEL META: Municipio de Puerto López, Caño Potosí, cerca al Sitio Costa Rica, unos 20 Km de Puerto López a Puerto Gaitán, 4° 9' Lat. N, 72° 40' Long. W, alt 250–280 m, 20 Mar 1992, *F. González, N. Ruiz R., G. Fagua, P. Parra & M. C. Angulo* 2519, fr (COL); vereda Yurimena, sitio El Piñal, vía a Puerto Gaitán 4° 9' Lat. N, 72° 40' Long. W, alt 240 m, 25 Jul 1991, *F. González, G. Andrade, G. Fagua*

& *N. Ruiz R.* 2466, fl (COL, MO, P); Municipio de San Martín, Hacienda Santa Clara o La Becerra, 21 km al E de San Martín, alt 350 m, 3° 45' Lat. N, 73° 30' Long. W, 2 Jun 1991, *F. González, G. Andrade, G. Fagua & N. Ruiz R.* 2462, st (COL, MO, NY). VENEZUELA. ESTADO DEL TACHIRA: Wooded slopes bordering valley just east of Ayarí, alt 210 m, 26–27 Ago 1966, *J.A. Steyermark & M. Rabe* 96637, fl, fr (MO, NY).

Agradecimientos

A los doctores A. Lourteig, O. Poncy, C. Sastre y E. Santos, por las facilidades ofrecidas durante la visita efectuada al Museum National d'Histoire Naturelle de París. G. Andrade, N. Ruiz R. & G. Fagua colaboraron intensamente en el trabajo de campo, comentaron de manera crítica el manuscrito, y contribuyeron con la nota referente a las especies de mariposas asociadas a la nueva especie. Este trabajo fue resultado adicional de un proyecto financiado por el Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, FEN-Colombia, por lo cual deseo expresar un muy especial agradecimiento a esta entidad.

Bibliografía

- Ahumada, L.Z. 1975. Aristolochiáceas. In: R. Reitz (Ed.), Fl. Ilustrada Catarinense, I parte, fasc. ARIS. Itajaí, Santa Catarina, Brasil.
- . 1977. Novedades sistemáticas en el género *Aristolochia* (Aristolochiaceae) en Sudamérica I. Darwinia 21: (1): 65–80.
- Barbosa Rodrigues, J. 1887. Aristolochiaceae. In: Eclogae Plantarum Novarum. Vellozia 1: 70–72, t. 22–23.
- Barringer, K. & F. González. 1993. Aristolochiaceae. Flora of the Venezuelan Guayana. Missouri Botanical Garden, St. Louis (in press).
- Bazzolo, T.M. & H.Wm. Pfeifer. 1977. Efimbriate, herbaceous Aristolochias in Brazil and Northwest South America Caldasia 12 (56): 19–33.
- Brygoo, E.R. 1981. Les Goudot, des voyageurs naturalistes bien mal connus. Histoire et Nature 17–18: 33–47.
- Díaz-Piedrahita, S. 1991. La botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Enrique Pérez Arbeláez No. 6, Ed. Guadalupe, Santafé de Bogotá, D.C. 125 pp.
- González, F. 1990. Aristolochiaceae. Flora de Colombia. Monografía No. 12. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, 184 pp.

- 1991. Notes on the Systematics of *Aristolochia* subsect. *Hexandrae*. Ann. Missouri Bot. Gard. 78 (2): 497-503.
- Hochne, F.C. 1927. Monographia Ilustrada das Aristolochiaceas brasileiras. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 20 (1): 67-175, t. 16-103.
- 1942. Aristolochiaceas. Fl. Brasílica 15 (2): 3-141, t. 1-123.
- Von Humboldt, F.H.A., A.J. Bonpland & C.S. Kunth. 1817. Asarinae. Nova Genera et Species Plantarum 2: 145-149, t. 110-117.
- Maguire, B. 1979. Guayana, region of the Roraima Sandstone Formation. In: K. Larsen & L.B. Holm-Nielsen (Eds.), Tropical Botany, pp. 223-238. Academic Press, London.
- Malme, G.O.A. 1904. Beiträge zur Kenntnis der südamerikanischen Aristolochiaceen. Ark. Bot. 1: 521-551, t. 31-33.
- Masters, M.T. 1875. Aristolochiaceae. In: C.F.P. von Martius (Ed.), Flora Brasiliensis 4: 77-114, t. 17-26.
- Moore, S.L.M. 1915. The Aristolochias of Pará (Brazil). J. Bot. 53: 1-8, t. 535.
- Ule, E. 1905. Aristolochiaceae. In: R. Pilger (Ed.), Beiträge zur Flora der Hylaea nach den Sammlungen von E. Ule. Verh. Bot. vereins Prov. Brandenburg 47: 118-125.

CLIMATOLOGIA Y DIVERSIDAD CLIMATICA DE COLOMBIA

Por

Jesús A. Eslava R.*

Resumen

Eslava, J.A. Climatología y diversidad climática de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 507-538, 1993. ISSN 0370-3908.

Previo un análisis de las definiciones actualizadas de conceptos y términos básicos relacionados con la climatología y los procesos y factores creadores y modificadores de los climas, se muestra la existencia de la gran diversidad de climas en el mundo, en general, y en Colombia, en particular.

Abstract

Preview analysis of the actuals definitions of the concepts and basic terminology related with the Climatology and the processes and factors climatic, is shows in general the great climatic diversity on the world and particulary of Colombia.

1. Introducción

Podemos comenzar diciendo que "Colombia como todo país tropical-montañoso, posee una gran variedad de climas y una gran variación y contraste en los valores de los elementos climatológicos". Ese comentario aparentemente contradice lo que con mucha periodicidad se oye respecto a que el clima de las zonas tropicales es "constante".

Esta afirmación de constante o estaticidad respecto a los climas tropicales, se fundamenta en los escasos estudios que se han hecho, sobre los elementos que conforman el clima. Esos estudios se

han limitado a determinar las características de sólo los promedios mensuales y anuales de "algunos" de los elementos climatológicos básicos: por ejemplo, la temperatura del aire, la precipitación, la evaporación y el brillo solar.

Los estudios un poco más profundos que contemplan no sólo los valores medios mensuales y su variación a través del año, sino también los valores extremos, las variaciones diurnas y las frecuencias, están demostrando que el término "constante" no puede aplicarse en el mismo sentido en que se ha usado tradicionalmente.

Aceptar que existe una gran diversidad de climas en Colombia es relativamente fácil para todos, tal vez excepto para aquellos que nunca han salido de su lugar de origen o para los que sólo tienen referencias bibliográficas.

* Profesor Titular. Departamento de Geociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

La mayor dificultad que se puede tener para "entender" la existencia de la diversidad de climas en Colombia, es el desconocimiento de todas o algunas de las causas o agentes que producen o modifican el resultado visible o los valores de los elementos que crean el clima. Es decir, debemos interesarnos por las causas y no simplemente por los efectos observados.

También existen dificultades para entender conceptos y términos cuyo significado ha evolucionado, a la par que los cambios que han ocurrido en la ciencia que estudia los climas. Por ejemplo, una definición de clima clásica, bastante antigua pero aún usada por algunos, dice que el clima es el "estado medio de la atmósfera"; esa es una definición que da una visión estática del clima.

Otra afirmación, que ya hemos mencionado como incorrecta, es la que sostiene que el clima de la zona tropical es "constante" y no considera la realidad dinámica y fluctuante de los climas en el trópico. Baste pensar para analizar esa afirmación, por ejemplo, en la variación semidiurna de la presión atmosférica en Bogotá (Fig. 1) que presenta 2 máximos y 2 mínimos con una amplitud entre ellos de cerca de 3 HectoPascuales (hPa), o en la variación diurna de la temperatura que puede llegar a presentar valores de -5 grados celsius ($^{\circ}\text{C}$) en la madrugada y de 25°C a la 1 ó 2 de la tarde (Figs. 2 y 3), situación perfectamente conocida por los habitantes de Bogotá.

Otra incorrección que se comete en forma continua, especialmente en los medios de comunicación y que tiende a extenderse a todo nivel, es aquella que ocurre cuando al intentar hablar del estado del tiempo (lo que está ocurriendo en la atmósfera en un momento determinado) utilizan la expresión "condiciones climáticas" o "estado del clima".

Por todo lo anterior y previo al análisis sobre diversidad de climas en el mundo y en Colombia, se consideró necesario empezar definiendo algunos conceptos y términos básicos, luego se analizan los mecanismos generales del clima (elementos, procesos, factores y situaciones que producen o modifican los climas); después, unos comentarios respecto a la variedad de climas en la tierra y, finalmente, se muestra gráficamente la diversidad de climas en Colombia, utilizando para ello los resultados de aplicar cuatro sistemas de clasificación climática.

Para la preparación de éste trabajo, se han utilizado, libre y ampliamente, las publicaciones de eminentes especialistas colombianos y extranjeros que se han incluido en la bibliografía. Particularmente se menciona el Compendio de apuntes de Climatología preparado por Lowry (1973), la Climatología Física de Sellers (1972), los libros de Meteorología de Donn (1975) y McIntosh & Thom (1985), el trabajo que sobre el fenómeno de "El Niño" realizaron Montealegre & Zea (1985) y los

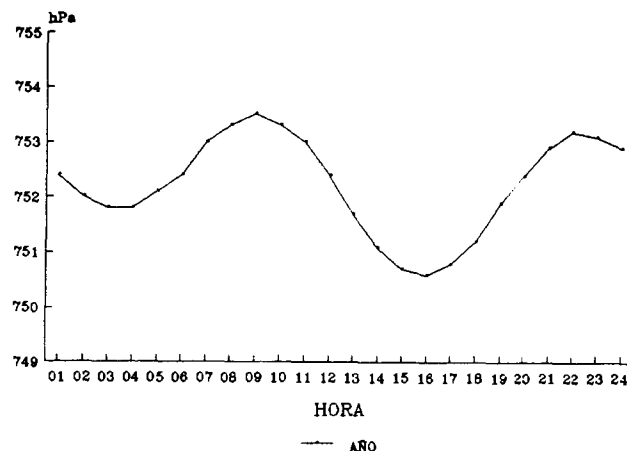


Figura 1. Variación horaria del valor medio anual de la presión atmosférica, en Santafé de Bogotá (Eslava, 1990 b).

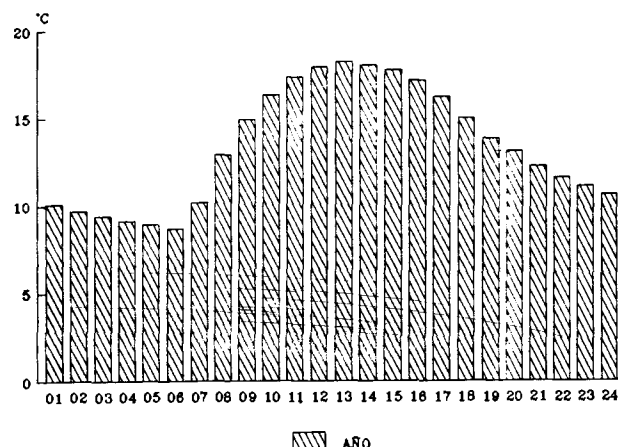


Figura 2. Variación horaria del valor medio anual de la temperatura del aire, en Santafé de Bogotá (Eslava, 1990a).

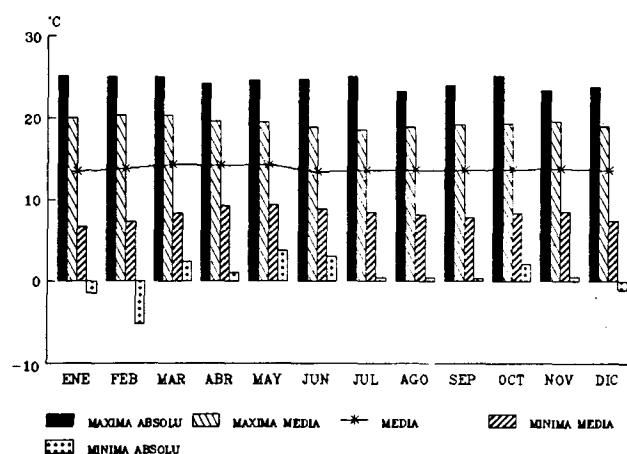


Figura 3. Variación interanual de los valores extremos y medios de la temperatura del aire en Santafé de Bogotá (Eslava, 1990a).

trabajos de Clasificación Climática de Colombia realizados por Eslava, López & Olaya (1986a, b, c, d).

2. Definición de conceptos y términos básicos

2.1. Clima

Una de las definiciones de clima más aceptada por los especialistas dice que el clima es: "Conjun-

to fluctuante de las condiciones atmosféricas, caracterizado por los estados y las evoluciones del tiempo en una porción determinada del espacio" (Lowry, 1973).

Esta definición implica una gran diversidad de ideas importantes, entre ellas, las siguientes:

1. el clima es una expresión del comportamiento de la atmósfera, puesto que es el resultado de las condiciones atmosféricas expresadas como un conjunto de valores de los elementos y fenómenos meteorológicos en determinado lugar y tiempo,
2. el clima es un conjunto de elementos y fenómenos meteorológicos y no uno sólo de ellos; es decir, no se expresa el clima mencionado únicamente la temperatura o precipitación media,
3. el clima está compuesto de fluctuaciones, no es estático,
4. el clima no es sólo el estado medio de la atmósfera, sino que se caracteriza por los diferentes estados y las evoluciones de esos estados del tiempo. Los climas no quedan adecuadamente descritos por los simples valores medios y extremos de los diversos elementos meteorológicos, el clima hay que considerarlo como una síntesis de las evoluciones que día a día experimenta el tiempo meteorológico en términos de las frecuencias y características de las masas de aire.

Lo anterior, además, también muestra que el tiempo, al igual que el clima, no es estático sino que evoluciona,

5. el clima hace referencia a una determinada y restringida zona o porción del espacio.

Es obvio, entonces, que las expresiones "Clima de Colombia", en singular, o "Climatología Colombiana", sólo pueden emplearse en sentidos muy especiales o generalizados.

2.2. Elemento climatológico

Se entiende por elemento climatológico: "Toda propiedad o condición de la atmósfera cuyo conjunto define el estado físico del tiempo o del clima de un lugar determinado, para un momento o un período de tiempo dados" (Lowry, 1973).

La atmósfera, como mezcla de gases que es, tiene muchas propiedades o condiciones y su conjunto es el que define el estado físico del tiempo o del clima en un lugar determinado. Entre esas propiedades se mencionan: temperatura, presión, movimiento, humedad, nubosidad, precipitación, evaporación, etc.

Si se define el conjunto de propiedades o condiciones para un momento, hora o día por ejemplo, estamos definiendo el estado del tiempo. Si por el contrario, definimos el conjunto de propiedades o condiciones de los diferentes estados del tiempo que han ocurrido durante un período largo (por ejemplo: 30 años), entonces estamos definiendo el clima.

2.3. Factor climático

El otro término importante para definir es el de factor climático: "Ciertas condiciones físicas, distintas de los elementos climatológicos, que habitualmente influyen sobre el clima: latitud, altitud, distribución de tierras y mares, continentalidad, distancia al litoral, topografía, corrientes oceánicas, etc." (Lowry, 1973).

La atmósfera, por su composición y por la energía de que dispone (que originalmente ha provenido del sol por radiación electromagnética) tiene propiedades y condiciones propias. Sin embargo, la presencia "habitual" de ciertas condiciones físicas (factores climáticos), hace que cambien los valores y distribución de las propiedades y condiciones originales y, por ello, los factores climáticos se convierten en "agentes" que producen o modifican el resultado visible o los valores de los elementos que crean el clima.

3. Mecanismos generales del clima

Para hablar de los mecanismos generales del clima, es necesario hablar de la transferencia de calor, de los cambios y variaciones del flujo entrante de energía y su almacenamiento, de los procesos de transferencia de calor que intervienen en el clima, de la influencia de los factores climáticos en la producción o modificación de las propiedades o condiciones atmosféricas que definen el clima y de los sistemas meteorológicos que fijan el mecanismo general del clima en una región o área particular.

3.1. La transferencia de calor

La Tierra, entendida como el conjunto de la atmósfera, hidrósfera y litósfera, es un sistema físico sometido en todo momento a la radiación solar. De la recepción de esa radiación solar proviene "toda" la enorme cantidad de energía contenida en la Tierra, la cual se pone de presente en los temporales, terremotos, explosiones volcánicas, grandes movimientos del aire y del agua, etc.

En períodos largos de tiempo, por ejemplo anuales, la misma cantidad de energía que absorbe el sistema Tierra, se disipa por la radiación que emite; de otro modo, la temperatura de la Tierra cambiaría.

Cualquier sistema físico, incluida la Tierra, se comporta de la siguiente forma (Fig. 4):

- a) si durante un período determinado (horas, días, semanas, meses, años) la energía recibida

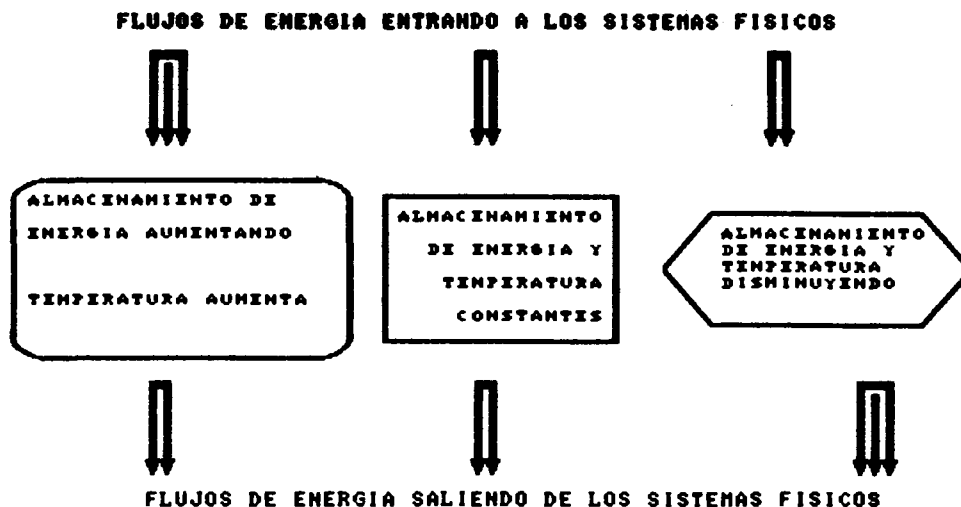


Figura 4. Respuesta de los sistemas físicos a las variaciones de los flujos de energía (modificado de Lowry, 1973).

es mayor que la emitida, el exceso se almacena en el sistema y su temperatura aumenta (por ejemplo, en el período de la mañana o en verano),

- b) si la absorción de energía es menor que la emisión, o si sólo hay emisión, la temperatura del sistema disminuye (por ejemplo, en la tarde, en la noche o en invierno),
- c) cuando los flujos de energía entrante y saliente son iguales, la temperatura no cambia.

En este punto es conveniente mencionar el principio de la formación de las células convectivas que se ilustra en la Fig. 5; el fluido ubicado sobre el mechero se calienta, se dilata, se hace menos denso, la fuerza de gravedad que se ejerce sobre ese sector del fluido disminuye y su peso y presión se reducen; el fluido de los alrededores del mechero resulta entonces menos caliente, más denso, más pesado y con mayor presión que el que está siendo calentado por el mechero. El resultado es que el fluido tiende a trasladarse desde las regiones con mayor presión hacia las de menores presiones; las partes frías del fluido se hunden y las calientes se ven forzadas a subir.

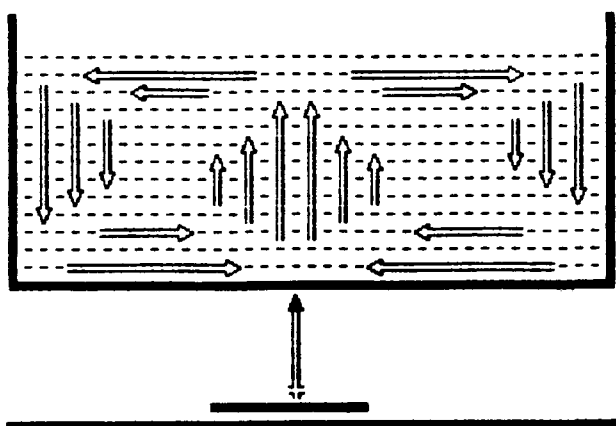


Figura 5. Convección en un fluido calentado.

En el mismo momento en que se dan diferencias de temperatura, se producen diferencias de presión que originan las corrientes de convección.

Aun cuando toda la energía que posee la atmósfera ha procedido originalmente del sol, ella sólo ha absorbido directamente una sexta parte de la energía solar disponible. La superficie terrestre absorbe un poco menos de la mitad de la radiación solar y, por un proceso secundario, posteriormente la emite hacia la atmósfera para que ésta la absorba y se caliente.

Las diferentes superficies sólidas y acuosas de la Tierra, absorben y emiten energía de muy diversas maneras y cantidades, según su muy diferente constitución. Esto ocasiona, entre otras cosas, diferencias de temperatura entre las superficies de sitios vecinos (cada uno es un sistema físico), determina diferencias de presión y temperatura en el aire que reposa sobre ellos y su desplazamiento de las zonas de menor hacia las de mayor temperatura, con ascenso de aire en las zonas de mayor temperatura y descenso en las de menor (Fig. 6).

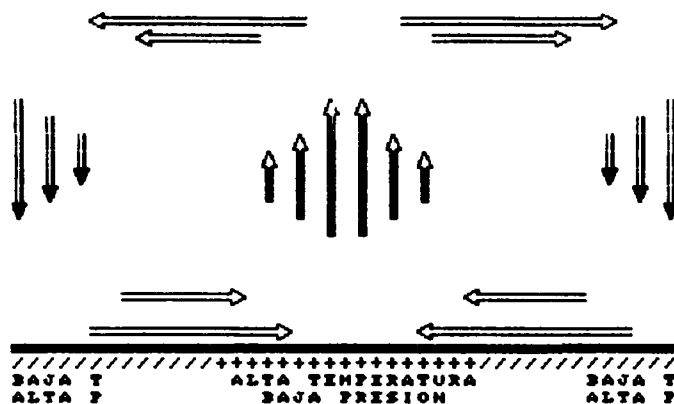


Figura 6. Movimiento del aire en las células convectivas.

Se origina así, la formación de las células convectivas, a través de las cuales se realiza un intercambio de masas de aire, cada una de ellas con su propio contenido de calor, vapor de agua y demás propiedades.

En la atmósfera, con la infinita variedad de superficies sobre las que ella reposa, estas células convectivas se producen tanto en gran escala como en microescala y de un modo que dista mucho de ser sencillo.

La variación de la radiación solar entrante, espacial y temporal (diaria, mensual, anual), de acuerdo con la latitud, ocasiona una diferencia y variación espacial y temporal en el flujo que llega a la superficie (Figs. 7 y 8). Esto, a su vez, origina una distribución "básica" de los diferentes elementos climatológicos que se modifica por la interacción entre esos elementos, por la acción —también interactuante— de los factores climáticos y las influencias recíprocas de los diferentes procesos de transferencia de energía y de los varios sistemas meteorológicos.

De esta forma, el clima de un lugar (que puede considerarse como un sistema físico constituido por la superficie, suelo, vegetación, agua, aire, y otros cuerpos, que se encuentren sobre ese lugar), es el resultado neto de un conjunto de situaciones relacionadas con:

- cambios y variaciones del flujo entrante de energía,
- cambios y variaciones en el almacenamiento de energía,
- procesos de transferencia de energía,
- cambios y variaciones en el flujo saliente de energía,
- influencia de los varios factores climáticos y,
- sistemas meteorológicos locales o regionales.

Analizaremos someramente cada una de esas situaciones.

3.2. Cambios y variaciones del flujo entrante de energía

Los cambios y variaciones del flujo entrante de energía, dependen no sólo de la cantidad de radiación que llega, sino de la capacidad de absorción de esa radiación por los cuerpos situados antes del receptor final.

Por causa de la geometría tierra-sol, no sólo se presentan cambios en el flujo entrante de energía cada 100.000 años, o cada 40.000, 20.000, 10.000, o cada 11 años; sino cada mes, cada día y cada hora. Esos cambios son diferentes para cada latitud y eso significa que para cada latitud la entrada de energía al sistema tierra es diferente y entonces el clima y sus fluctuaciones serán distintas.

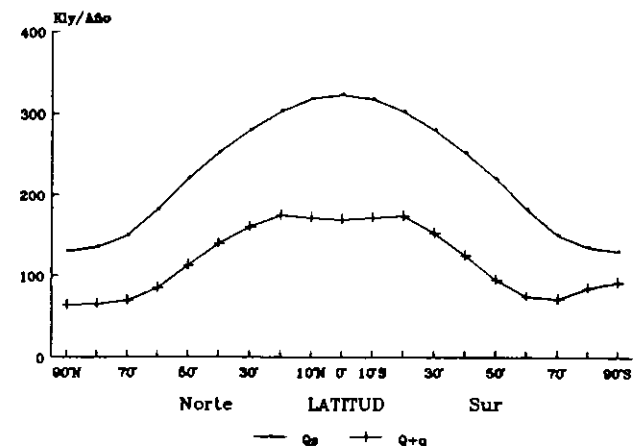


Figura 9. Comparación entre la radiación solar que llega al límite de la atmósfera (Q_0) y la que llega a la superficie de la Tierra ($Q + q$ = directa + difusa).

Como se aprecia en las Figs. 7 y 8, el flujo entrante de energía solar, tiene una cierta distribu-

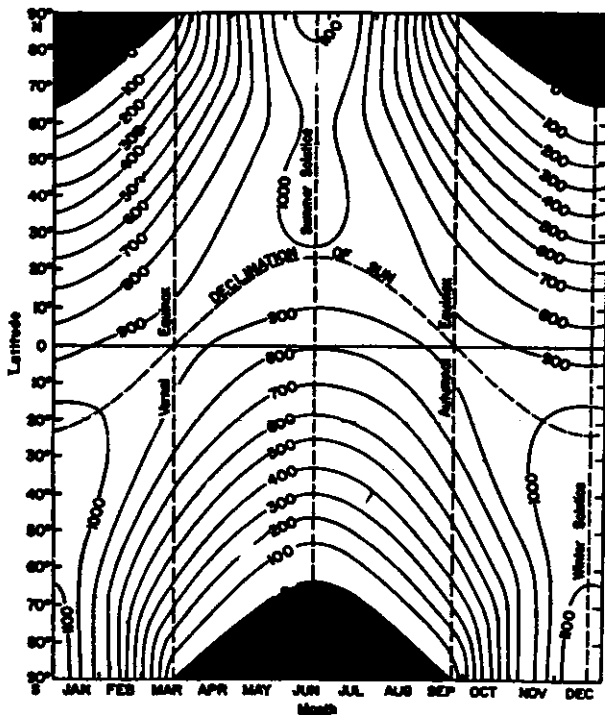


Figura 7. Variación temporal y espacial de la radiación solar que llegan al límite de la atmósfera. Las unidades son Langley/día. (List, 1958; modificado por Sellers, 1972).

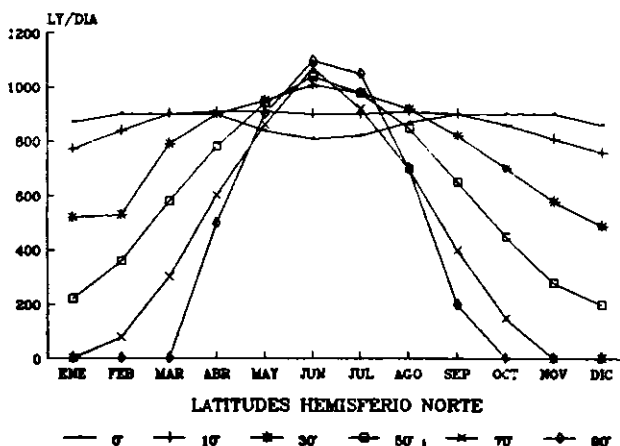


Figura 8. Comparación entre la radiación solar entrante en el límite de la atmósfera para varias latitudes.

ción espacial y temporal antes de entrar al sistema tierra-atmósfera; esa distribución (Fig. 9 curva Qs) se ve afectada por la atmósfera y sólo llega a la superficie terrestre una cantidad menor y con distribución un poco distinta (Fig. 9 curva Q + q).

3.3. Cambios y variaciones en el almacenamiento de energía

Los cambios y variaciones en el almacenamiento de energía son función de las propiedades físicas del sistema y, se deben a diversas influencias, entre ellas:

- la capacidad de absorción o reflexión de la radiación incidente que depende de la naturaleza de la superficie del sistema o cuerpo que recibe la radiación; esto se cuantifica por lo que se denomina "albedo" que nos indica la parte de la radiación incidente que es reflejada, o sea la que no se absorbe.
- el calor específico de la materia que conforma la superficie receptora y,
- su transparencia o sea la profundidad a la que penetra la radiación.

3.3.1. Albedo

"Albedo" es la relación entre la radiación que refleja la superficie de un cuerpo y la radiación que incide sobre ella.

Un sistema o cuerpo que presenta un albedo alto tiene muy poca capacidad de absorción del flujo incidente de energía, por lo cual su almacenamiento energético será pequeño con respecto a los sistemas (cuerpos) cuyas superficies tienen un albedo pequeño (Tabla 1).

Por ejemplo: la nieve fresca refleja casi toda la radiación que recibe, del 75% al 95%; en cambio, un bosque sombrío absorbe casi toda la radiación que llega.

Por otra parte, si a la superficie de un sistema o cuerpo se le cambia su naturaleza, cambiará su albedo y se modifica su almacenamiento de energía. Por ejemplo, la nieve que se cubre de ceniza puede cambiar drásticamente su albedo, de 80% puede pasar a 20%; o un bosque sombrío que es arrasado puede cambiar de 5% a 20% ó 30%.

3.3.2. Calor específico

Respecto al calor específico, recordemos que cada sustancia tiene su propio calor específico y que esa propiedad cuantifica la cantidad de calor necesaria para elevar en 1°C la temperatura de su unidad de masa.

El agua es la sustancia, después del hidrógeno, que tiene el calor específico más alto; es decir, es

Tabla 1
Albedos para el espectro electromagnético, onda corta (radiación solar) (adaptado y adicionado de Sellers, 1972).

Tipo de Superficie	Albedo (%)
I. Superficies de agua	
Agua: Invierno: 0° Latitud	6
30° Latitud	9
60° Latitud	21
Verano: 0° Latitud	6
30° Latitud	6
60° Latitud	7
Pantano	15-20
II. Areas y suelos desnudos	
Nieve: Caída recientemente (fresca)	75-95
Varios días de caída (vieja)	40-70
Hielo, Mar	30-40
Dunas de Arena: Seca	35-45
Húmeda	20-30
Suelo: Oscuro (Moreno-Trigueño)	5-15
Húmedo, gris cano	10-20
Barro, arcilla seca o grisácea	20-35
Arena clara Seca	25-45
Concreto seco	17-27
Camino, último grado de negro	5-10
III. Superficies naturales	
Pasto: bajo, verde, seco	25-35
Bajo, verde, húmedo o alto	15-20
Bosque: de coníferas	5-15
Especies de hoja ancha	15-20
Mixto, coníferas, especies hoja ancha	10-15
Tropical	15
Eucalipto	20
Sombrío	5
Desierto	25-30
Sabana: Epoca seca	25-30
Sabana: Epoca húmeda	15-20
Chaparral	15-20
Pradera verde	10-20
Bosque temporal	10-20
Tundra	15-20
Cultivos	15-25

capaz de almacenar una gran cantidad de calor y sólo aumenta un poco su temperatura. La arena, por el contrario, tiene un calor específico bajo y, por tal razón, su temperatura cambia rápidamente con sólo una pequeña variación en su almacenamiento de energía (en el agua líquida es 1.0 cal/gramo grado, en el agua sólida es 0.5, en el aire es 0.24, en la arena 0.17, en la arcilla 0.17, en la materia orgánica 0.46, en los cuerpos silíceos 0.17).

3.3.3. Transparencia

El que un cuerpo sea transparente, le permite dejar pasar por su superficie una cierta cantidad de la energía que sobre él incide, sin afectar la temperatura de esa superficie y posteriormente (en el caso del agua) le permite recuperarla y usarla para evitar sufrir un enfriamiento grande. El agua es transparente y la superficie terrestre sólida, no lo es.

3.4. Procesos de transferencia de energía

Los procesos de transferencia de energía influyentes son:

- radiación electromagnética,
- conducción molecular,
- convección-advección,
- calor latente.

Esas transferencias se dan no sólo entre dos sistemas físicos, sino entre todos y cada uno de los elementos que conforman un sistema físico. Por ejemplo, entre aire y suelo, entre agua y aire, entre suelo y agua, etc.

La cantidad neta de calor transferido entre dos sistemas físicos, o entre dos elementos o entre dos cuerpos, será mayor y, por lo mismo, serán mayores los cambios de temperatura que ocurran en los sistemas cuanto mayor sea la diferencia inicial de temperatura entre esos sistemas.

3.4.1. Radiación electromagnética

Sobre la radiación electromagnética, podemos decir que cualquier cuerpo natural, que no esté en el cero absoluto de temperatura, tiene moléculas en movimiento y algo de esa energía cinética molecular se transforma en radiación que emite ese cuerpo.

Los cuerpos calientes, como el sol, emiten energía en un amplio espectro de longitudes de onda corta, cuya banda central corresponde al espectro visible. Los cuerpos fríos como la Tierra, emiten energía en longitudes de onda larga que no cubren el espectro visible (no se ven, pero se sienten como calor) (Fig. 10).

Entre dos cuerpos, uno frío y otro caliente, aunque cada uno emite energía hacia el otro, el intercambio neto es desde el más caliente hacia el menos caliente (Fig. 11).

3.4.2. Conducción molecular

En el proceso de conducción molecular la energía, el calor, pasa entre dos moléculas que estén en contacto de la más caliente a la menos caliente. La transferencia neta se realiza desde una molécula a la próxima en contacto con la primera y luego a la siguiente y así, sucesivamente, a lo largo de una trayectoria a través de las moléculas que constituyen el cuerpo (Fig. 12).

Los gases son malos conductores del calor. En el aire este proceso sólo es importante en una delgada capa de aire de pocos centímetros, en contacto directo con la superficie de la tierra; fuera de ésta capa, en general, la transferencia de calor por conducción es despreciable.

La Tierra también es un mal conductor de calor, por lo cual la energía absorbida sólo actúa en la capa superficial y no se transfiere hacia el interior de la Tierra.

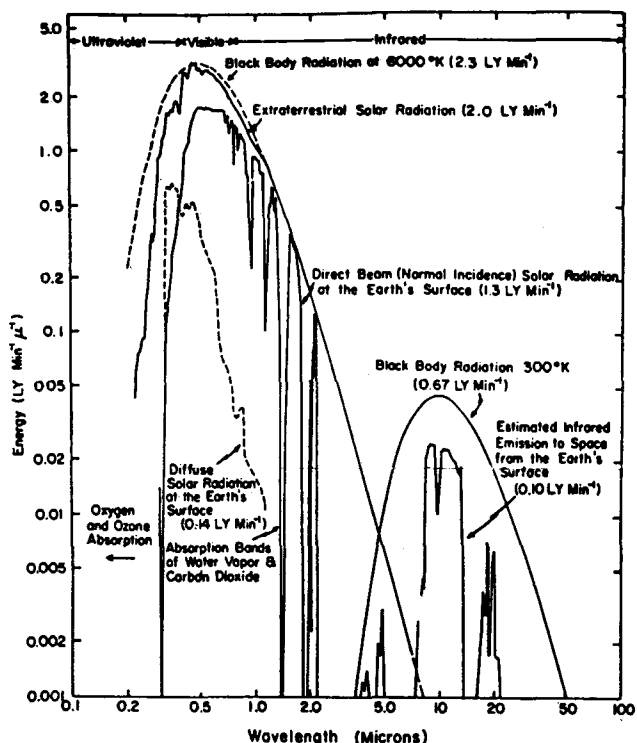


Figura 10. Espectro electromagnético de las radiaciones solar y terrestre. La radiación de cuerpo negro con 6.000°K (Sol) se redujo teniendo en cuenta la distancia Tierra-Sol para mostrar sólo el flujo que llega al límite de la atmósfera (Sellers, 1972).

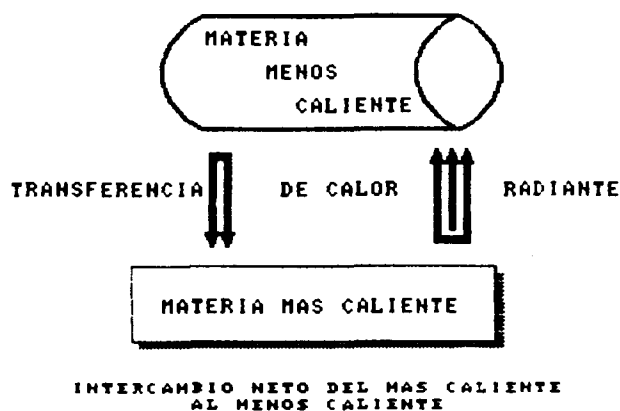


Figura 11. Intercambio de energía entre dos cuerpos con diferente temperatura.

3.4.3. Convección-Advección

Los procesos de convección y advección son muy importantes, en la atmósfera, para transportar el calor.

En estos procesos, es el propio cuerpo el que transporta calor cuando se desplaza y la transferencia ocurre de un grupo de moléculas a otro grupo (Fig. 13).

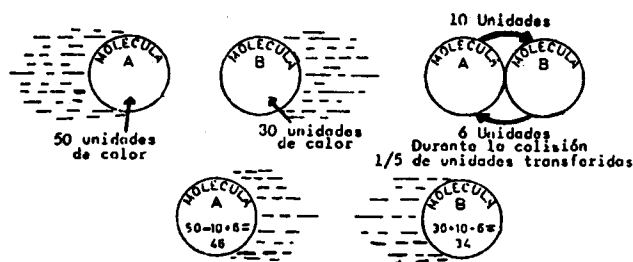


Figura 12. Transferencia de calor por conducción de molécula a molécula (Lowry, 1973).

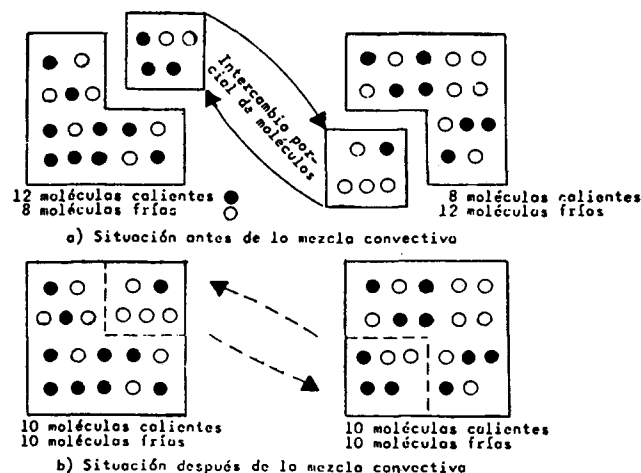


Figura 13. Transferencia de calor por convección, de un grupo de moléculas a otro (Lowry, 1973).

Por las características propias de este proceso, sólo se da en fluidos y no en sólidos.

Convección y advección son procesos físicos análogos; pero los meteorólogos utilizan el término convección para significar la transferencia vertical y el de advección para la horizontal.

3.4.4. Calor latente

El calor latente es la energía que hay que añadir a una sustancia para que pase del estado sólido al líquido y/o del líquido al gaseoso.

Este calor latente entra en la atmósfera junto con el vapor de agua que asciende de la superficie terrestre, luego se libera en las capas de aire más altas o en los alrededores, cuando el vapor de agua se condensa para formar nubes.

Esta entrada de calor, en la atmósfera, está ligada al ciclo hídrico y en algunas circunstancias éste proceso de transferencia es el más importante de todos.

3.5. Cambios y variaciones en el flujo saliente de energía

Todos los cambios y variaciones en el flujo saliente de energía de un cuerpo (sistema) se originan como una respuesta de cualquier sistema ante los cambios y variaciones que sufre el medio que

rodea ese sistema. Es decir, los sistemas están siempre cambiando constantemente en un intento de alcanzar un equilibrio entre el flujo de energía entrante, proveniente del medio que rodea al sistema y sobre el cual el cuerpo no tiene ningún control, y su flujo saliente, el cual sí controla (Fig. 14).

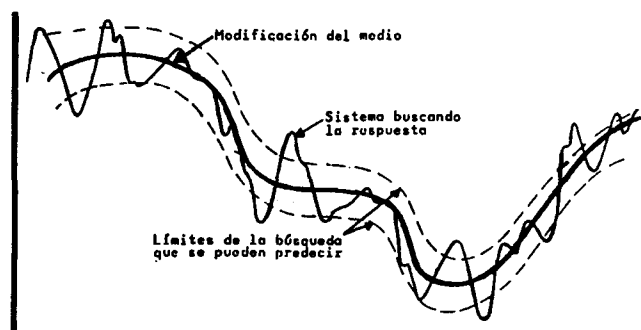


Figura 14. Cambios que sufre un sistema buscando equilibrio con el medio que lo rodea (Lowry, 1973).

3.6. Influencia de los factores climáticos

Los diferentes factores climáticos modifican el flujo entrante, el almacenamiento, las transferencias y el flujo saliente de energía; esto contribuye a que las condiciones atmosféricas en un lugar sean continuamente cambiantes y muchas de ellas no se puedan pronosticar. La parte que se puede predecir de las variaciones atmosféricas de un lugar se relaciona con los factores climáticos relativamente constantes que no experimentan cambios horarios, diurnos ni anuales.

Por supuesto, cada factor ejerce su propia influencia para determinar el clima de un lugar y participa en todos los mecanismos de transferencia de energía que buscan el equilibrio energético en el lugar.

Por ello, todos los factores influyen, más o menos, en la determinación del clima. Aquí sólo veremos la influencia individual de algunos de los más importantes.

3.6.1. Influencia de la latitud

La latitud de un lugar determina una gran cantidad de procesos relacionados con el sol y con la insolación o la recepción de la radiación solar (Fig. 15).

Además de los cambios estacionales en el total diario de la energía solar entrante, existen importantes cambios horarios relacionados con la latitud; algunas de esas influencias son las siguientes:

- determina, para una fecha dada, las horas de orto y ocaso (salida y puesta del sol) y, por lo tanto, la duración del día y de la noche.
- fija la dirección en la cual se verá el sol en el horizonte en el momento de salir o de ponerse,

- c) donde se encontrará el sol en el cielo en un momento de un determinado día y, por lo tanto, la altura del sol, al mediodía,
- d) las variaciones del clima "solar" y los contrastes entre las estaciones, son mucho mayores en latitudes altas (cerca de los polos),
- e) la variación de la duración del día entre verano e invierno, aumenta a medida que nos acercamos a los polos,
- f) la duración de la insolación eficaz varía bastante con la latitud,
- g) la intensidad máxima anual de la luz solar, aunque menos, también varía con la latitud. Ese máximo se presenta dos veces al año en las zonas ubicadas entre los trópicos y sólo una vez en los lugares fuera de los trópicos.

En síntesis, la latitud es, tal vez, el factor más importante para determinar la fuente básica de energía del clima de un lugar, o sea la energía radiante del sol que llega cada momento a cada sitio.

3.6.2. Influencia de la tierra comparada con la del agua

La diferente influencia de la tierra comparada con la del agua se presenta porque, en la litósfera o en cada una de las diferentes partes sólidas de la tierra, las rocas y suelo tienen calor específico y conductividad térmica baja.

La mayor parte del calor que la tierra absorbe del sol, se almacena en la capa superficial durante el día y el verano (aumentando bastante la temperatura), para luego disminuir rápidamente ese almacenamiento durante la noche e invierno (disminuyendo bastante la temperatura).

En la hidrósfera, en particular, y en los cuerpos de agua, en general, el gran calor específico del agua y la transferencia de calor a su interior por efecto de la convección, evitan que una buena parte del calor se almacene en la capa superficial y protegen, de esa forma, la temperatura del agua superficial de los grandes cambios entre el día y la noche.

También, en los sistemas acuáticos, parte de la luz del sol es absorbida por el agua situada debajo de la superficie, ya que el agua es más o menos transparente. Además, la superficie del agua se enfría constantemente por evaporación.

Por ello, la temperatura de la superficie del agua, y la del aire que está encima, varía mucho menos entre día y noche y entre invierno y verano, comparada con la temperatura de las superficies sólidas de la tierra y la del aire que está encima de ellas.

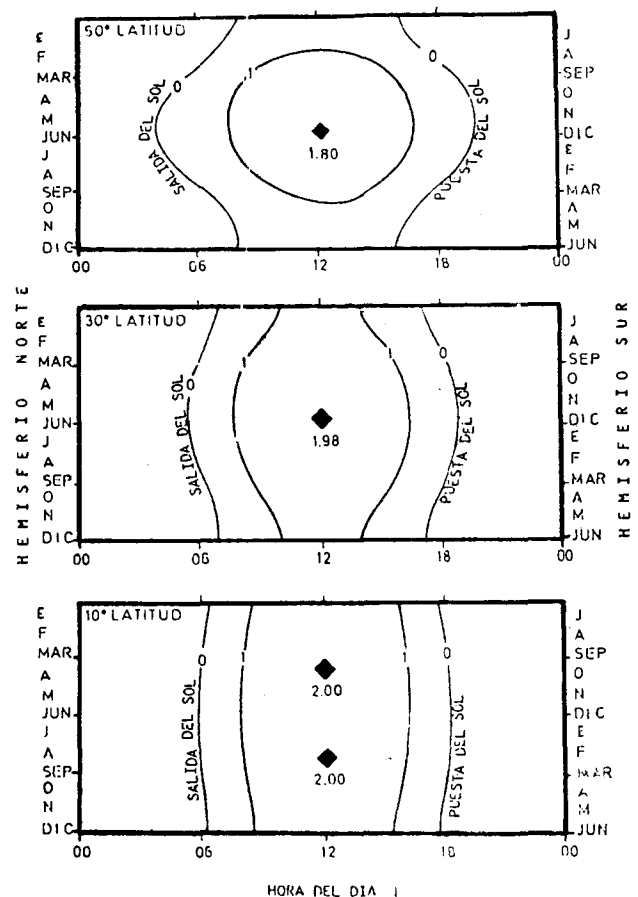


Figura 15. Variación temporal y espacial de la hora de salida y puesta del sol (0), del comienzo de la insolación eficaz (1) y de la intensidad máxima anual (♦). Las unidades son Langley/min (Lowry, 1973).

En definitiva, existirá menos variabilidad climática en un lugar oceánico que en uno terrestre, aun cuando estén a la misma latitud y muy cercanos el uno del otro. A medida que el lugar considerado se aleja del litoral, mayor será la variación en Tierra y menor sobre el agua.

Una comparación entre algunas de las propiedades de la Tierra y el agua puede apreciarse en la Tabla 2 y los efectos que ello ocasiona sobre la temperatura de esas superficies y el aire se relacionan en la Tabla 3.

3.6.3. Influencia de la distancia al litoral

La influencia de la distancia al litoral se aprecia porque, durante el verano o día, los vientos estacionales o diurnos que soplan de mar a tierra, traen aire más frío y húmedo a los lugares terrestres; mientras que en invierno o de noche, cuando los vientos soplan de la tierra hacia el mar, el lugar

Tabla 2
Características de algunas de las propiedades de la tierra y el agua

Propiedad	Tierra	Agua
Calor específico	Bajo	Alto
Conductividad	Muy baja	Baja
Convección	No	Si
Advección	No	Si
Transparencia	No	Si
Evaporación	No	Si

Tabla 3
Efectos que ocasionan las diferentes propiedades de la tierra y el agua sobre su temperatura y amplitud, de esas superficies y del aire que reposa sobre ellas.

Período	Tierra	Agua
Temperatura		
Día	Alta	Media
Verano	Alta	Media
Noche	Baja	Media
Invierno	Baja	Media
Amplitud de la temperatura		
Diurna	Alta	Baja
Anual	Alta	Baja

terrestre recibirá aire más cálido y seco. Por lo tanto, un lugar terrestre cercano a un litoral importante tendrá menos variación de temperatura y condiciones más húmedas cuanto más próximo esté a dicho litoral que otro sitio más alejado tierra adentro.

Para medir la distancia al litoral y conocer como afecta este factor al clima del lugar, es preciso medir la distancia a lo largo de la trayectoria del aire entre la estación y el litoral; esa distancia puede no ser la más corta y puede variar de un período a otro (Fig. 16).

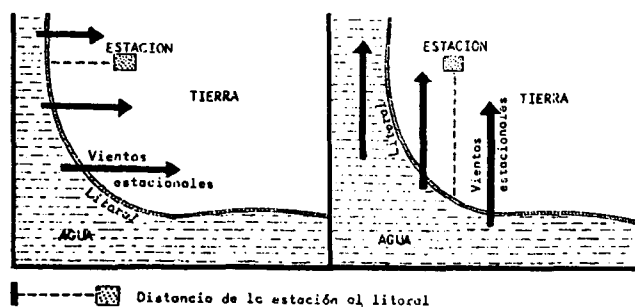


Figura 16. Determinación de la distancia al litoral (Lowry, 1973).

En cualquier caso, los valores de los elementos climatológicos, entre ellos temperatura y humedad,

dependen en gran parte de la situación del lugar respecto a los vientos costeros.

3.6.4. Influencia de la topografía

La topografía influye en la determinación del clima de un lugar de dos formas principales, aun cuando existen muchas formas secundarias.

En primer lugar, el sitio puede estar más o menos expuesto a la radiación solar, más o menos soleado, dependiendo de la combinación de la latitud, pendiente y dirección de la vertiente. Esto resulta bastante claro cuando se piensa en experiencias muy conocidas; por ejemplo, en las cuatro paredes de una casa: a) la pared frente al polo rara vez recibirá los rayos del sol; cuando esto ocurre, el ángulo con el cual la luz incide contra ella es pequeño y rara vez se elevará la temperatura de la misma, al contrario sucede con la pared opuesta; b) las paredes del este y oeste recibirán los rayos del sol más directos a media mañana (la del este) y a media tarde (la del oeste).

Podemos imaginarnos esa casa como una cordillera (cuadrada, rectangular, piramidal, con diferentes pendientes, etc.) y ubicarla en varias latitudes y con diferentes orientaciones: norte, sur, este, oeste, etc. Hay un número ilimitado de combinaciones de latitud, pendiente y dirección de la vertiente, y una gran variedad de soleamientos por el aspecto del lugar y su situación en la orografía del país. Esas combinaciones tienen un efecto importante sobre el clima de los diferentes lugares y contribuyen a acrecentar la diversidad climática de Colombia.

En segundo lugar, el clima está afectado por la situación del lugar con respecto a la principal cadena montañosa y por la orientación de las cordilleras cercanas. Las cordilleras orientadas norte-sur, afectan al clima de forma completamente diferente a como lo hacen las que se extienden este-oeste y sus efectos son mayores si se ubican a lo largo del litoral que si se hallan más lejos tierra adentro, o si la orientación de la cordillera es paralela o perpendicular a la dirección del viento.

Si tenemos un lugar situado entre la costa y una cadena montañosa y los vientos soplan del mar a la tierra, las montañas probablemente producirán nubes y precipitación. Existen muchas otras combinaciones de la orientación de la montaña con la de la costa y/o la situación topográfica y/o la dirección de los vientos, que producirán situaciones distintas y contribuirán a la formación de climas distintos.

3.6.5. Influencia de la altitud

Por la muy obvia razón de que cuanto mayor sea la altitud, hay cada vez menos masa de aire sobre un lugar, entonces se presenta un descenso de la presión atmosférica con el aumento de la altitud.

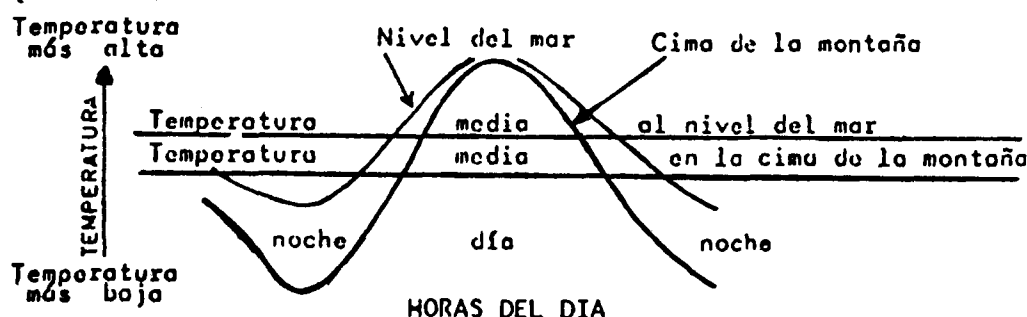


Figura 17. Variación diurna de la temperatura en un sitio ubicado cerca al nivel del mar y otro en la cima de una montaña (Lowry, 1973).

También, lo normal en la primera capa de aire es que la temperatura disminuya con la altura y que la diferencia de temperatura entre el día y la noche, o sea la oscilación diurna de la temperatura, sea mayor a grandes altitudes que cerca del nivel del mar (Fig. 17).

Puede resultar que las temperaturas a mediodía en un lugar de relativa altitud, sean casi tan altas como las que se dan en otro lugar cercano al nivel del mar; sin embargo, con las temperaturas nocturnas sucede lo contrario.

El motivo por el cual la oscilación diurna de la temperatura es mayor a grandes altitudes, es el mismo por el que la presión disminuye con la altura "existe más aire sobre un lugar ubicado cerca al nivel del mar y menos aire sobre un lugar alto".

Cuanto mayor espesor de atmósfera atraviesa la radiación solar, mayor será la disminución de esa radiación y, por eso mismo, la luz del sol será más brillante a mayor altitud; ese hecho justifica las altas temperaturas que se producen a mediodía en las montañas.

Al mismo tiempo que la atmósfera atenúa la radiación solar en mayor proporción, cuanto más largo sea el camino recorrido por los rayos del sol a través de ella, también disminuye en igual proporción la salida de la radiación emitida por la tierra.

Por lo tanto, el calor del día se disipa (al espacio) más rápidamente durante la noche en las zonas altas que en las bajas. Esto ocasiona las temperaturas más bajas que se presentan durante la noche en las montañas.

Por supuesto, hay otras muchas formas en las que influye la altitud; por ejemplo, en la formación o no de nubes orográficas.

Se puede ver claramente que la altitud contribuye grandemente en la diversidad climática y ocasiona que las características de los climas de los lugares altos sean más variables que las de los climas de los lugares con bajas altitudes, que son menos variables.

3.7. Algunos sistemas meteorológicos que fijan el mecanismo, particular o general, del clima

Se afirma que la circulación atmosférica es un fenómeno gravitacional, originado y conservado por diferencias de temperatura.

El movimiento del aire, uno de los elementos más importantes de los sistemas meteorológicos, es una tendencia continua y cíclica que se da en las diferentes partes de la atmósfera para que ella se estabilice e intente alcanzar el equilibrio.

Las diferencias de temperatura que existen en el aire, entre otras cosas, por causa de las diferentes características de las variadas superficies que cubren la Tierra, son la causa primaria y continua de ese movimiento del aire.

Las escalas en las cuales ocurren los diferentes movimientos del aire, son muy variables: desde vientos que afectan áreas muy localizadas y restringidas hasta aquellos que abarcan todo un hemisferio.

El origen de los vientos es más complicado cuanto más grande sea la escala que ese movimiento abarca; la actividad de los vientos de pequeña escala es casi siempre el resultado de un proceso de convección simple o de una célula convectiva producida o modificada por diferencias locales de temperatura, en cambio los movimientos de gran escala involucran otros factores que causan que la actividad de esos vientos sea más complicada.

3.7.1. La circulación general de la atmósfera

Antes de ver algunos de los sistemas meteorológicos locales o regionales que fijan el mecanismo particular o general del clima, es conveniente decir algo acerca de la circulación general de la atmósfera. Para esto, a manera de introducción comentaremos algo acerca del movimiento del aire visto por los antiguos.

3.7.1.1. El movimiento del aire visto por los antiguos

El movimiento es la más notable de las propiedades del aire y, antes de saber su composición o el

papel que desempeña en el mantenimiento de la vida, el hombre aprovechó esa movilidad para impulsar sus naves y le temía a las tormentas del viento.

La "Torre de los vientos", en Atenas, es un observatorio primitivo del primer siglo antes de Cristo (Fig. 18). Sobre sus ocho caras se encuentran figuras que representan los ocho vientos admitidos por Aristóteles tres siglos antes. El parece haberse anticipado a las ideas modernas y dividió los vientos describiendo el tiempo que "probablemente" produciría cada uno de ellos.

3.7.1.2. Circulación del viento sin tener en cuenta la rotación, inclinación y topografía terrestre

Bajo las condiciones teóricas de que la circulación atmosférica no estuviese afectada por la rotación, la inclinación o la topografía de la tierra, el aire calentado en el Ecuador se dilata, se eleva y se

desplaza —en altura— hacia el norte y el sur, llegando a los polos; ese aire ya frío, denso y seco, desciende de nuevo a la superficie terrestre y se mueve de regreso hacia el Ecuador (Fig. 19).

3.7.1.3. Circulación general de la atmósfera si la tierra fuera lisa y uniforme

La circulación general de la atmósfera, con tierra lisa y uniforme, tendría las siguientes características (Fig. 20):

- el aire al calentarse se eleva y pasa del Ecuador a los polos por un sistema de tres células de viento:
 - 1) el aire asciende en el Ecuador y desciende aproximadamente, en 30° de latitud,
 - 2) el aire desciende, aproximadamente, en 30° de latitud y asciende en, aproximadamente, 60° ,
 - 3) el aire asciende en, aproximadamente, 60° de latitud y desciende en, aproximadamente 90° ;



Figura 18. El movimiento del aire visto por los antiguos (Eslava, 1977).

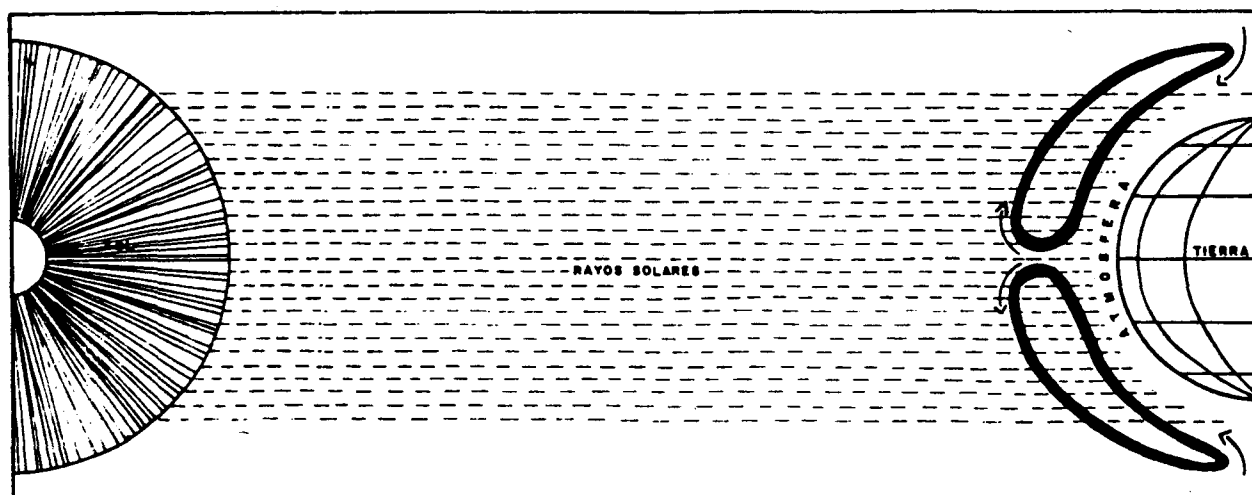


Figura 19. Circulación del viento sin tener en cuenta la rotación, inclinación y topografía terrestre (Eslava, 1977).

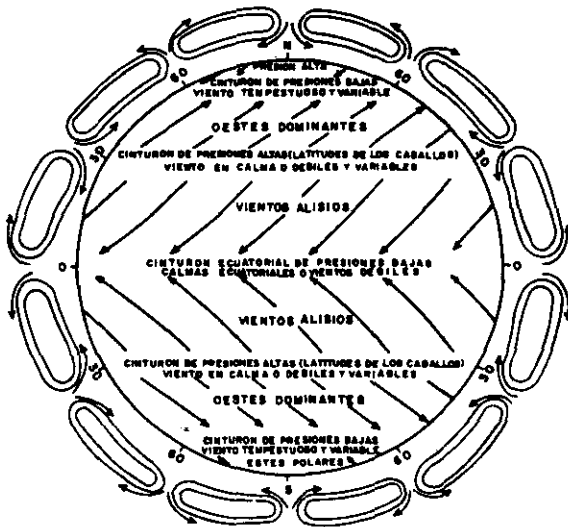


Figura 20. Circulación general de la atmósfera si la Tierra fuera lisa y uniforme (Eslava, 1977).

- donde las corrientes de aire tienden a descender (polos y 30° de latitud) se dan regiones de elevadas presiones y, donde el aire es ascendente (60° de latitud y Ecuador) se presentan cinturones de baja presión;
- el aire que descende en el cinturón entre latitudes medias y tropicales, 30° de latitud, crea la zona de altas presiones y vientos suaves que desde hace siglos se conoce como "latitudes de los caballos";
- el aire ecuatorial ascendente ocasiona la región llamada de las "calmas ecuatoriales"; allí, debido a que el movimiento del aire es vertical, los mares están en calma, perturbados solamente por algunos vientos intermitentes.

La ordenada circulación norte-sur (teórica) de los vientos medios al nivel del mar, producida por esas células giratorias, es deformada por la rotación de la tierra y se producen vientos que soplan en diagonal, quedando un conjunto sistemático.

Ese conjunto sistemático, se conforma de:

- los vientos alisios del noreste (hemisferio norte) y del sureste (hemisferio sur), de 0 a 30° de latitud;
- los vientos predominantes del oeste, de 30 a 60° de latitud;
- los vientos polares del este, de 60 a 90° de latitud.

Tres son, entonces, los principales sistemas de viento que soplan según un ciclo ordenado de movimientos y que influyen en el clima de la tierra.

Sin embargo, la influencia de tierras, mares, topografía y otras condiciones locales, dividen ese conjunto sistemático en millones de corrientes locales.

3.7.2. Algunos vientos locales

Los vientos locales son los responsables de la mayoría de las particularidades de los climas en una determinada localidad donde la superficie de la tierra no sea uniforme. Sus efectos, a menudo, son muy marcados, particularmente cuando provienen de otros fenómenos o situaciones meteorológicas.

3.7.2.1. Brisas de mar y de tierra

Las brisas de mar y de tierra se deben a la diferencia de temperatura del aire que está sobre el mar y el que está sobre la tierra (Fig. 21).

La estructura general de éstas brisas indica que por la mañana (A) es pequeña o nula la diferencia de temperatura y presión entre la tierra y el mar.

Durante el día (B), el sol calienta la tierra y ésta a el aire que está encima de ella, en una forma mucho más rápida de lo que sucede en el mar. El resultado es que a nivel del mar se establece una fuerza debida a la presión que hace que el aire encima de la tierra se eleve y un aire fresco entre acelerado desde el mar hacia la tierra (brisa de mar). Por la tarde, cuando el aire se enfría desaparece el contraste de temperaturas y la brisa se detiene.

Durante la noche (C), la tierra está más fría que el mar y se invierte el proceso: el mar que conserva gran parte de su calor diurno, calienta el aire que está encima, éste se eleva y es sustituido por un aire fresco que sopla de la tierra (brisa de tierra).

Las brisas así descritas se presentan con regularidad casi cronométrica, especialmente a lo largo de las costas ecuatoriales y tropicales, en donde alcanzan velocidades máximas entre 17 y 21 metros por segundo, se extienden hasta 160 kilómetros al interior del continente y afectan una capa de unos 1.200 metros de altura.

3.7.2.2. Brisas de valle y montaña

Las brisas de valle y montaña se presentan, obviamente, en las áreas montañosas y como resultado de la diferencia de temperatura entre el aire situado sobre las pendientes y el que se encuentra sobre el centro del valle a la misma altura, son corrientes superficiales hacia arriba de las montañas en el día y hacia el valle en la noche (Fig. 22).

La brisa del valle o viento anabático, es el conjunto de corrientes superficiales que se dirigen, durante el día, hacia las montañas y hacia la parte superior de las pendientes. Se compone de dos elementos: el viento del valle y el viento pendiente arriba (llamado también viento térmico hacia arri-

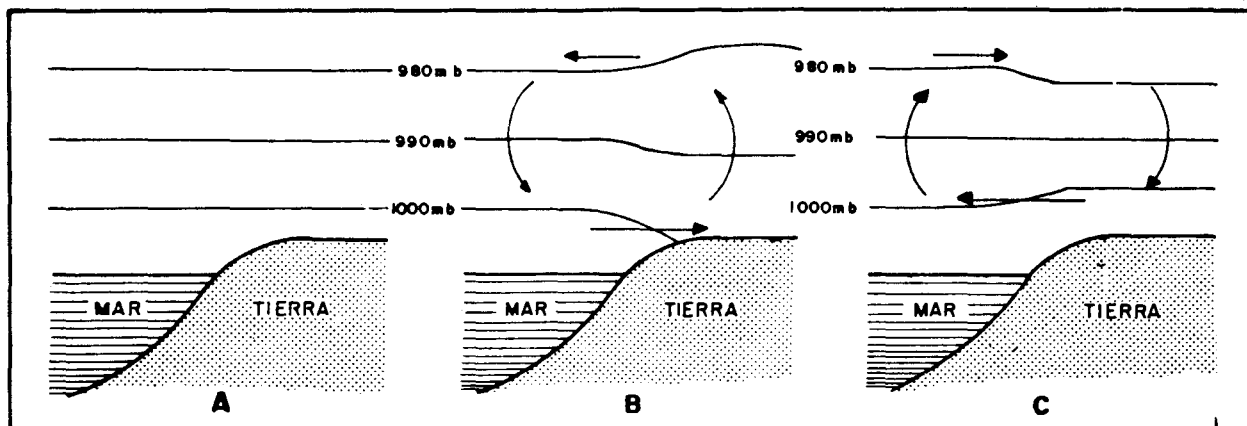


Figura 21. Brisas de mar y de tierra (Eslava, 1977, 1986).

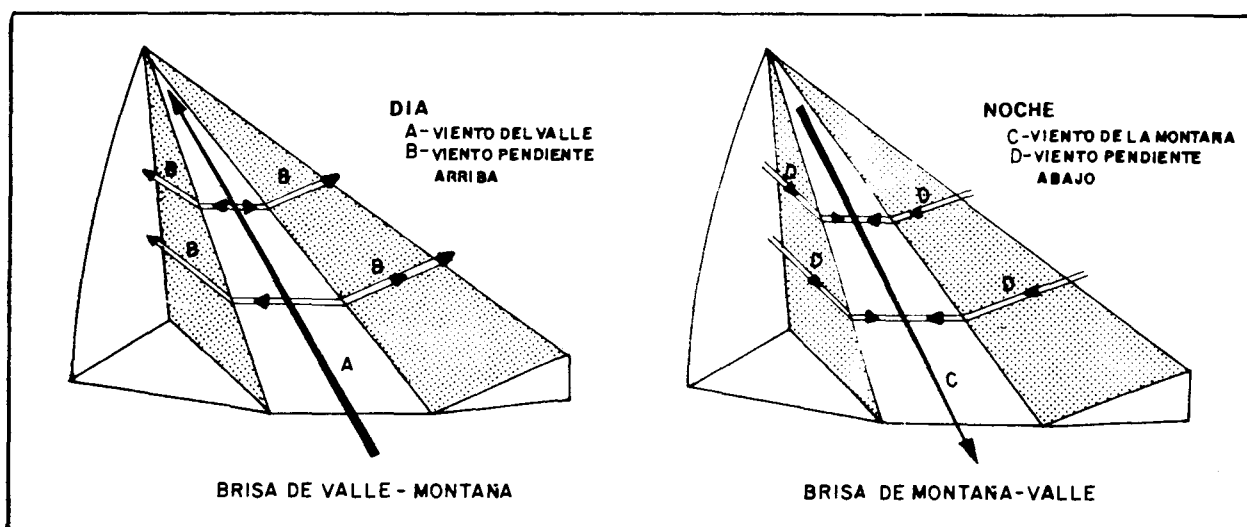


Figura 22. Brisas de valle y montaña (Eslava, 1977, 1986).

ba de la pendiente), evidencia de este último es el desarrollo de nubes cumuliformes en la tarde sobre las cumbres y cimas.

La brisa del valle sopla desde cerca de las 9 ó 10 de la mañana hasta la puesta del sol y alcanza su valor máximo durante la hora más calurosa del día.

Durante la noche, las corrientes superficiales que se forman se dirigen de la montaña hacia el valle y se llaman brisa de montaña o viento catabático; se compone también de dos elementos básicos: viento de la montaña y viento pendiente abajo.

3.7.2.3. Föhn, Chinook o Zonda

El "Föhn", "Chinook" o "Zonda" es un viento fuerte, seco y caliente, que se desarrolla ocasionalmente en la ladera de sotavento de las cordilleras con intensidad variable y puede tener lugar a sotavento de cualquier cordillera. En los países europeos se les llama "Föhn", en Norteamérica "Chinook", en Suramérica "Zonda" (Fig. 23).

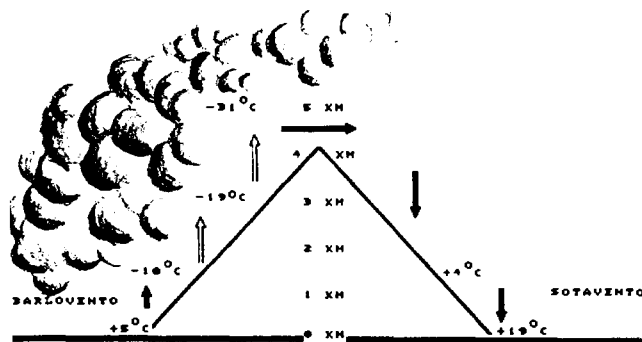


Figura 23. Föhn, Chinook o Zonda.

Los cambios bruscos, la combinación de calor, sequedad excesiva y vientos fuertes rafagosos, origina en los humanos desagradables reacciones fisiológicas y psicológicas: son muy comunes la irritabilidad, los dolores de cabeza, etc. Estos vientos secan la tierra, los árboles y los cultivos, creando condiciones favorables para los incendios de bosques. Los efectos se intensifican considerablemente si del lado de barlovento el movimiento ascendente del aire está acompañado de precipitación: cuando el

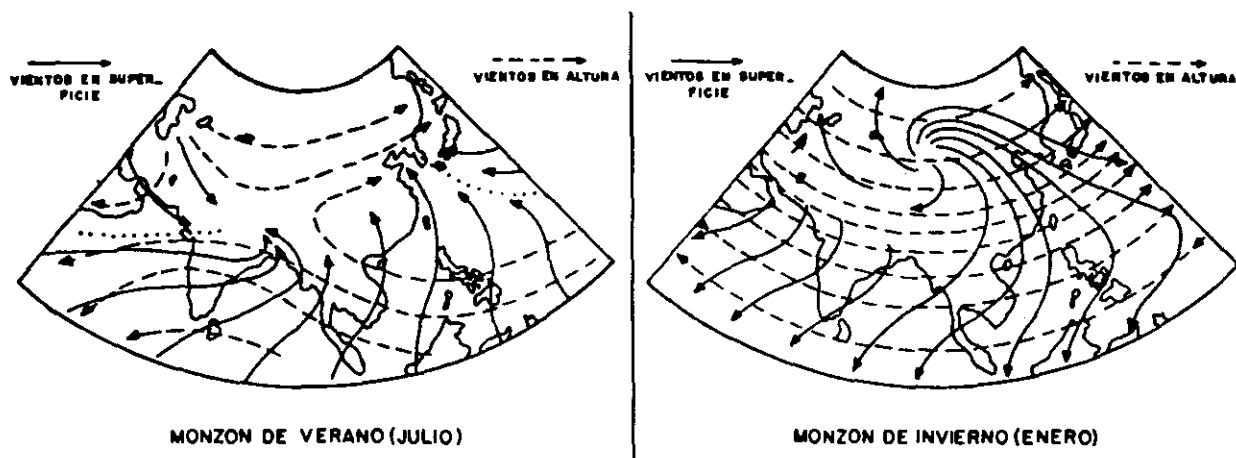


Figura 24. Monzón (Eslava, 1977).

aire, no saturado, asciende en ese sector se enfría 10°C por cada kilómetro y si está saturado, se enfría unos 6°C por cada kilómetro; cuando desciende en sotavento se calienta unos 10°C por cada kilómetro.

La llegada de estos vientos se hace notoria por una gran elevación de la temperatura y un descenso de la humedad; el cambio es particularmente brusco cuando hay aire frío y húmedo en las tierras bajas antes de la llegada del aire caliente.

3.7.3. Algunos vientos regionales

Para ilustración mencionaremos algunos de los vientos regionales, entre ellos el más dramático e histórico de los vientos regionales persistentes: el monzón.

3.7.3.1. Monzón

El monzón es una palabra derivada del árabe "mausim" (estación). En los términos más sencillos, el monzón es una brisa marina y terrestre amplificada: en vez de limitarse a estrechas franjas costeras, avanza y retrocede sobre centenares de miles de kilómetros y, en lugar de seguir el ritmo del día y la noche, está relacionado con el ciclo de verano e invierno (Fig. 24).

La tierra se calienta en verano y se enfría en invierno, pero la temperatura del océano adyacente permanece relativamente constante; resulta que, en verano se levantan sobre la tierra grandes corrientes convectivas y el aire del océano se desplaza hacia el continente, creando el prolongado monzón de verano, con alto contenido de humedad.

Durante el invierno, cuando los continentes están más fríos que el océano, el proceso se invierte y se crea el monzón de invierno, con casi nulo contenido de humedad.

Vientos semejantes al monzón existen en muchas partes del mundo, pero los monzones mejor

definidos son dos sistemas asiáticos divididos por los Himalayas: uno es el monzón de Asia Oriental, viento predominante en el Japón y China Continental; el otro es el monzón del Asia Meridional, engendrado por el calentamiento y enfriamiento de la gran Península de la India, que se proyecta hacia el interior del Océano Indico.

3.7.3.2. Vientos Alisios

Los vientos Alisios que soplan sobre las regiones Ecuatoriales y Tropicales son, por su mecánica, semejantes a los monzones. Son vientos de convección en gran escala que soplan persistentemente, del noreste en el hemisferio norte y del sureste en el hemisferio sur (Fig. 20).

Cuando el aire en las "latitudes de los caballos" desciende a la tierra, se divide volviendo una corriente al Ecuador y la otra hacia los polos; la corriente ecuatorial forma los vientos Alisios, suaves vientos que impulsaron a Colón hacia América y que son los más constantes y persistentes de la Tierra.

Los vientos Alisios y los predominantes del oeste, contribuyeron al tráfico de esclavos desde el siglo XVI hasta fines del XIX (Fig. 25). Las naves se movían con los vientos Alisios del noreste, de Europa a África, llevando mercancías que entregaban a cambio de esclavos; seguían luego con su cargamento humano con los Alisios del sureste y noreste hasta América, donde cambiaban los esclavos por ron, algodón, etc.; después volvían a Europa para repetir el ciclo.

3.7.2.3. La Zona de Confluencia Intertropical

Como ya mencionamos, la región ecuatorial es el sitio de reunión de los vientos Alisios. Los dos sistemas de vientos Alisios (del noreste y sureste) se encuentran a lo largo de la Zona de Confluencia Intertropical (ITC). En ella los vientos son generalmente débiles y predominan las calmas.

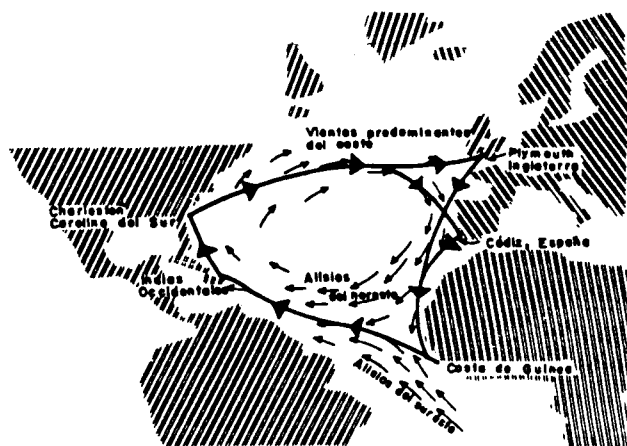


Figura 25. Vientos Alisios

Las posiciones de los vientos en enero y julio (invierno y verano astronómicos del hemisferio norte) presentan pequeñas variaciones sobre los océanos Atlántico y Pacífico Oriental y grandes sobre África y Suramérica (Fig. 26).

En el sector Asiático, las grandes variaciones que se presentan son ocasionadas por la presencia del monzón de invierno y verano.

La localización geográfica de Colombia, ubicada en el extremo noroccidental de América del Sur, entre aproximadamente 4° de latitud sur y algo más de 13° de latitud norte, en conjunto con la influencia que ejerce la Zona de Confluencia Intertropical (ITC), condicionan las propiedades físicas de la atmósfera que definen el tiempo y el clima. Actúan también sobre las características climáticas de Colombia, todas las condiciones físicas que le son propias (forma, orientación, rango de altitudes, topografía, vegetación, presencia tierra-agua, no continentalidad, distancia al litoral, etc.) y que producen o modifican los elementos que crean el clima.

En parte, con base en los análisis efectuados por Lessman & Eslava (1985), se pueden concluir las siguientes características generales de la ITC

que fijan el mecanismo general de los climas para Colombia.

La mencionada situación geográfica de Colombia, hace que casi toda su extensión quede condicionada a la influencia de la ITC. Por tal razón, las condiciones y variaciones, a través del tiempo, de las masas de aire que influyen y definen el tiempo y el clima en Colombia, están muy ligadas a la presencia de la I.T.C. que es, entonces, el sistema meteorológico que fija el mecanismo general del clima.

La ITC, es una zona de la atmósfera en la que confluyen dos masas de aire con baja presión relativa, se sitúa aproximadamente paralela al Ecuador y está ubicada entre dos núcleos de alta presión atmosférica. Esta zona, y las masas de aire que confluyen en ella, se desplaza con respecto al Ecuador siguiendo el movimiento aparente del sol, con un retraso de 5 a 6 semanas y una amplitud latitudinal media, aproximada, de 20° en África, 30° en Asia y 20° en América del Sur.

La diferencia de presión entre los núcleos de altas presiones y la ITC, da origen a movimientos horizontales del aire desde los Trópicos hacia el Ecuador; el aire se desvía por el movimiento de rotación de la tierra y soplan finalmente, desde el noreste en el sector ubicado en el norte y desde el sureste en el sur. Las áreas que no están, en un período dado, bajo la influencia de la ITC, se condicionan a los efectos de masas de aire relativamente seco, subsidente y estable, y disfrutan, en términos generales, de buen tiempo, relativamente seco y soleado. Por el contrario, si están bajo la influencia de la ITC, el cielo es nuboso y se presentan abundantes lluvias; algunas veces se originan turbulencias dinámicas y/o térmicas que ocasionan procesos de fuerte convección (ascenso de aire), condensación del vapor de agua (al enfriarse por el ascenso) y precipitación.

En Colombia la ITC fluctúa, aproximadamente, entre 0° de latitud, posición en la que se encuentra en enero-febrero (Fig. 27), y 10° de latitud

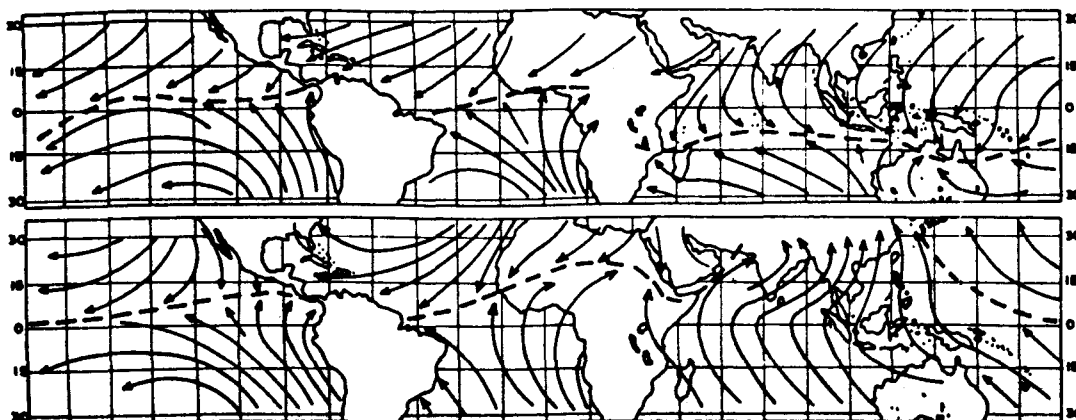


Figura 26. Vientos medios ($\rightarrow\rightarrow\rightarrow$) en la región ecuatorial (Alisios) y ubicación de la ITC (---) en enero y julio.

norte, posición extrema que se puede alcanzar en julio-agosto (Fig. 28).

El desplazamiento ocasiona que en la mayor parte de Colombia se presente, durante el año, un doble máximo y un doble mínimo de precipitaciones y, por supuesto, también de los demás elementos meteorológicos.

Es decir, la ITC, pasa por el centro de Colombia dos veces al año:

- una primera vez entre abril y mayo, cuando se desplaza hacia el norte y ocasiona el primer período lluvioso que va acompañado de un pequeño descenso en las temperaturas medias, con una disminución de las temperaturas máximas y un aumento de las mínimas;
- una segunda vez entre septiembre y octubre, cuando regresa de su posición norte más extrema, alcanzada en julio-agosto, y se dirige al sur, originando el segundo período lluvioso que es el más fuerte y también se acompaña de un descenso en las temperaturas medias, disminución de las temperaturas máximas y aumento de las mínimas.

Los procesos zonales de convección térmica y dinámica, junto con la influencia extensiva de la ITC, juegan una importancia decisiva en el régimen

climático, notándose su acción especialmente en las áreas planas de las regiones septentrionales y orientales de Colombia.

Por otra parte, en la Región del Pacífico, especialmente en la zona norte, parece ser que la ITC cede, en parte, su influencia predominante a un fuerte proceso de circulación ciclónica que se encarga de la formación de sistemas nubosos productores de fuertes y constantes precipitaciones.

Además de los procesos convectivos, térmicos y dinámicos mencionados, y de los ascensos y descensos de aire que guardan una relación directa con la ITC, también se hacen presentes movimientos del aire, horizontales y verticales, determinados por causas locales y condicionados básicamente por la configuración del relieve, la vegetación y la relación tierra-agua que originan estabilización o inestabilización de la atmósfera lo cual ocasiona, a su vez, muy escasas o muy abundantes precipitaciones, respectivamente. También influyen los efectos de las circulaciones locales, como las brisas de montaña-valle y valle-montaña o pendiente-arriba y pendiente-abajo, que demuestran su presencia básicamente porque refuerzan la influencia de los otros procesos o sistemas meteorológicos actuantes y determinan el período del día en el cual se presenta una mayor precipitación y coadyuvan a su producción en las épocas en las cuales esos otros procesos o sistemas meteorológicos no son totalmente condicionantes.

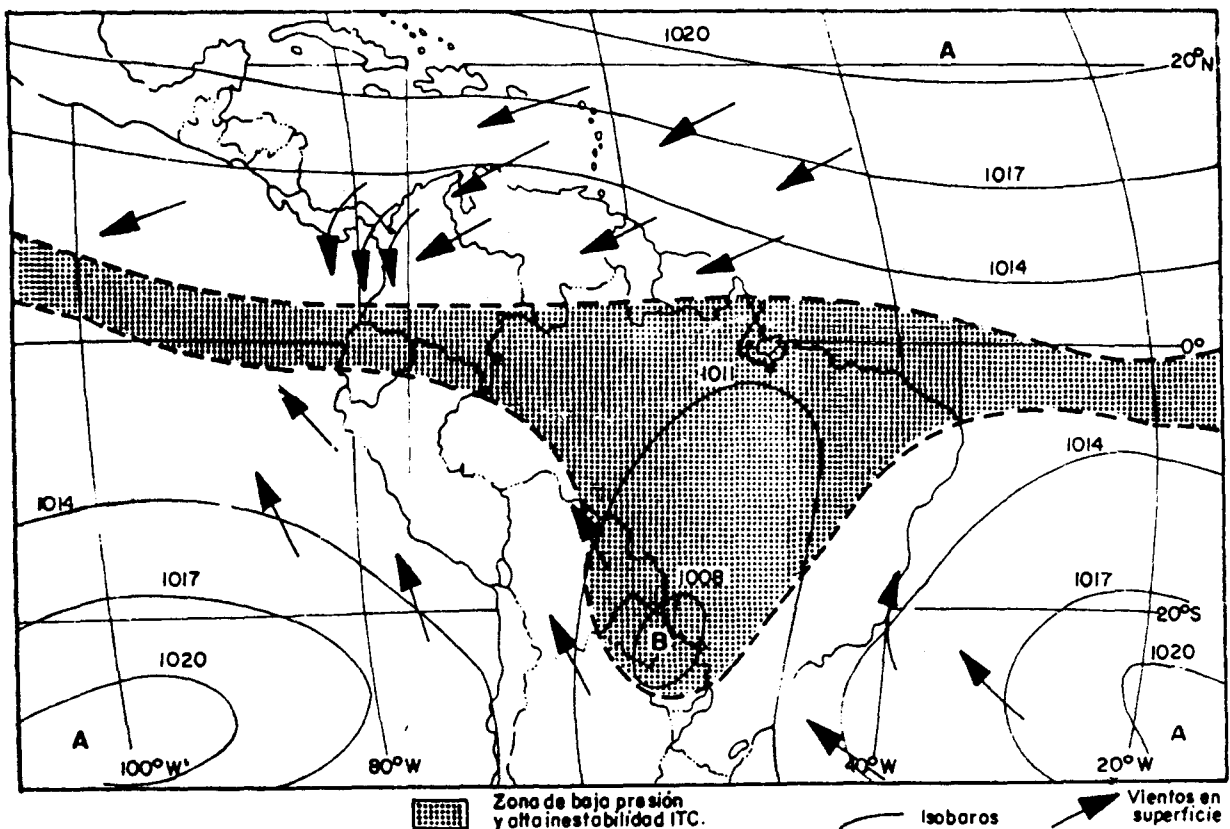


Figura 27. Situación atmosférica en América del Sur, en enero (Frère, Rijks & Rea, 1978).

3.7.2.4. "Upwelling" o Surgencia y Fenómeno "El Niño"

El "Upwelling" o surgencia, es una situación en la cual el agua de mar, profunda, asciende debido, en principio, a la acción de los vientos que soplan paralelamente a la costa. Las regiones de surgencia más importantes se encuentran frente a las costas de California, Perú, Marruecos, África Sudoccidental, Australia Sudoccidental, Somalí y Arabia (cuando sopla el monzón de verano) y, en el golfo de Omán y bahía de Bengala (cuando sopla el monzón de invierno).

Cuando los vientos soplan hacia el Ecuador, a lo largo de las costas occidentales, las aguas superficiales son arrastradas hacia las bajas latitudes (Ecuador) y la fuerza de Coriolis desvía las aguas costeras hacia altamar, por lo cual el agua fría de la profundidad asciende y reemplaza a esas aguas costeras superficiales que han sido desviadas.

Las surgencias, en general, tienen importantes consecuencias meteorológicas y económicas. Por ejemplo, la corriente del oeste del Pacífico Sur (del Perú o de Humboldt) corre paralela a la costa occidental de Sudamérica hasta llegar a unos grados del Ecuador, gira hacia el oeste y se une a la corriente ecuatorial sur. En el lado que mira hacia la costa, el agua superficial se aparta de la misma por el influjo de la fuerza de Coriolis y es reemplazada por agua fría que emerge de las profundidades. Esa agua fría

que surge, va acompañada de fosfatos y otros minerales fertilizantes que son la base de la alimentación de una de las poblaciones de vida marina más ricas del mundo que, a su vez, alimenta a millones de aves que viven de los peces y surte a poderosas flotas pesqueras que operan en esa zona.

Algunos años esa situación no se da y ocurre un desastre, se presenta el fenómeno denominado "El Niño"; la corriente de Humboldt se debilita o se desplaza hacia altamar, por lo cual la surgencia, en las zonas costeras, deja de presentarse. La temperatura de las aguas superficiales costeras se eleva anormalmente y con frecuencia se establece una corriente de agua superficial cálida procedente del norte; situación que es mortal para los peces y demás organismos marinos vivos y aves.

Los cuerpos de peces y aves se descomponen y producen ácido sulfhídrico (H_2S) que es un gas venenoso que despiden olor a huevo podrido, ennegrece la pintura de los barcos y por ello se le llama "el pintor del Callao" derivado del nombre de un puerto del Perú.

"El Niño", es un complejo fenómeno de interacción océano-atmósfera de carácter global, que se origina aperiódicamente en el Pacífico Ecuatorial Occidental. Su nombre se debe a que usualmente se presenta para época de fin de año. Una de las explicaciones meteorológico-oceanográficas más clara y concisa que dan los especialistas al respecto de "El

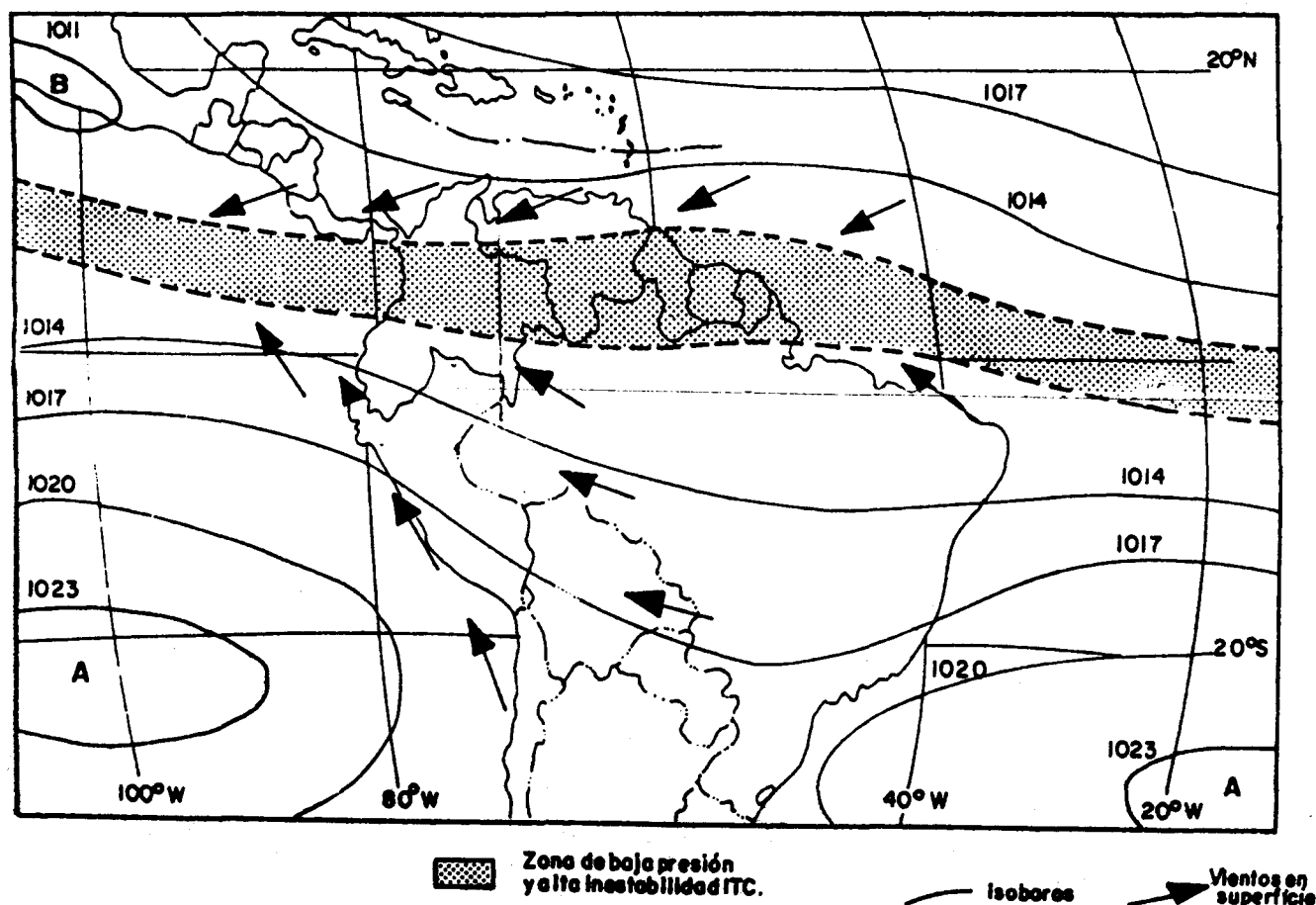


Figura 28: Situación atmosférica en América del Sur, en julio (Frère, Rijks & Rea, 1978).

Niño" es la que se transcribe a continuación, tomada de Montealegre & Zea, 1985.

Lo normal es que en la zona ecuatorial del Océano Pacífico, las masas de aire y las aguas marinas fluyan desde Sudamérica hacia el oeste; este movimiento está asociado con la alta presión atmosférica predominante en la cuenca del Pacífico Sur (Fig. 29). Como compensación a este flujo, surge un gran ascenso de aguas marinas sobre las áreas del Pacífico Sudamericano; ésta "surgencia" trae consigo una gran riqueza biológica a ésta zona; al mismo tiempo que se da acumulación de aguas sobre el Sudeste Asiático que da lugar a un nivel más alto en éste sector que sobre Sudamérica (Fig. 30).

La temperatura de la capa superior marítima en las costas Sudamericanas es menor, porque ésta área recibe aguas frías del sur y de los fondos marinos, mientras que al Sudeste Asiático llegan aguas de mayor temperatura calentadas a través de su recorrido ecuatorial.

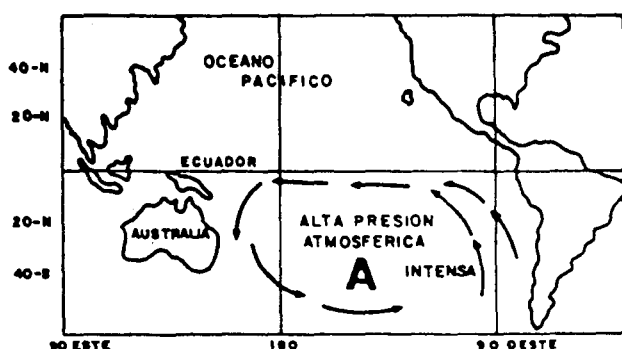


Figura 29. Circulación atmosférica con presión alta e intensa (Montealegre & Zea, 1985).

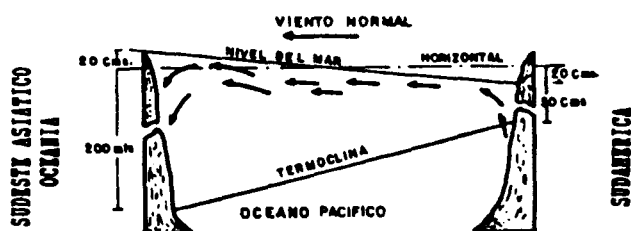


Figura 30. Nivel del mar y termoclina con vientos alisios y normales (Montealegre & Zea, 1985).

Si bien aún se desconoce la dinámica que le da origen, se sabe que "El Niño" se presenta en asociación con el debilitamiento de la alta presión atmosférica del Pacífico Sur. Esto da lugar a una pérdida de velocidad de las aguas marinas y de la atmósfera en la región Tropical cuando se dirigen hacia el Sudeste Asiático, llegando incluso a invertirse el sentido de su movimiento hacia Sudamérica (Fig. 31).

A consecuencia de esto, se registra una invasión de aguas cálidas, acompañada de aumento del nivel del mar y disminución o supresión de la

"surgencia" en Sudamérica, lo cual ocasiona trastornos en el "hábitat" del Pacífico Sudoriental, dando origen a efectos catastróficos, sociales y económicos, a lo largo de la costa Sudamericana (Fig. 32).

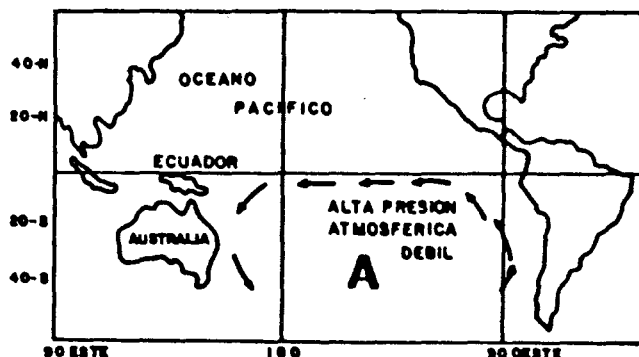


Figura 31. Circulación atmosférica con presión alta y débil (Montealegre & Zea, 1985).

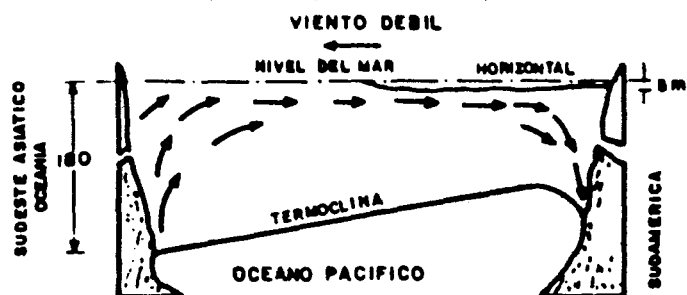


Figura 32. Nivel del mar y termoclina con vientos alisios débiles (Montealegre & Zea, 1985).

El fenómeno "El Niño" ocurre con un período irregular, el cual ha fluctuado en los últimos 45 años, entre 3.5 y 7.5 años. Sus tres últimas ocurrencias se registraron en 1982-1983, 1986-1987 y 1991-1992; ellas ocasionaron marejadas sobre Tumaco (diciembre, 1982 y enero, 1983), perturbaciones en los programas pesqueros, intensas y aperiódicas lluvias e inundaciones en algunas zonas y sequías en otras, una severa oleada de calor en todos los países de la región, al igual que cuantiosas pérdidas en vidas, viviendas, cultivos, recursos pesqueros, vías de comunicación, etc.

4. Diversidad climática o variedad de climas en la tierra

Como una síntesis de todo lo expuesto anteriormente, se puede decir que los valores de los elementos climáticos y, por lo tanto, el clima de un lugar, son el resultado de una serie de procesos muy complejos e intrincados que ocasionan, finalmente, la formación de una gran diversidad de climas.

Por lo que se refiere a la diversidad climática o variedad de climas en la tierra, podemos decir que las primeras explicaciones teóricas que se conocen, respecto a las diferencias climáticas, se deben a los filósofos griegos que hace unos 2.500 años comprobaron que las épocas de invierno eran más frías en

el norte de Grecia y el verano era más caliente al sur de Grecia. Posteriormente, mediante cuidadosas observaciones del ángulo de elevación del sol, idearon una explicación, correcta en principio, de la influencia de la latitud como factor climático. En esa época no se disponía de medios para conocer la variedad verdaderamente gigantesca de climas de la tierra.

Para formarnos una idea primaria, de la existencia de esa gran diversidad climática en el mundo, se han reproducido en la Tabla 4 "algunos" datos de valores extremos, observados, de los elementos climatológicos. En primer lugar se anotan algunos valores mundiales extremos de temperaturas del aire, algunos verdaderamente sorprendentes: por ejemplo, la temperatura máxima observada en la Tierra de 58°C, o un sitio en el cual la temperatura nunca ha superado los 0°C, o nunca ha sido inferior a los 22°C, o un sitio en el cual ella ha descendido hasta valores tan bajos como -88.3°C.

También se aprecian que existen sitios en los cuales la temperatura media casi no cambia a través del año (0.4°C en las Islas Marshall). Lo opuesto también existe, en Siberia un sitio en el cual ella varía durante el año 66°C.

Igualmente, la precipitación media anual presenta una gran variedad de posibilidades desde 0,8 mm en Arica-Chile hasta casi 13.000 milímetros (mm) en Cherrapunji-India (por efectos monzónicos) y Lloró-Chocó-Colombia.

La Fig. 33 muestra los datos mundiales de precipitación extraordinaria, ordenados de acuerdo con el periodo de tiempo en que las diferentes cantidades ocurrieron. Se pueden detallar sitios en la India en los cuales durante un sólo mes han caído cerca de 10.000 mm, como comparación se anota que en Santafé de Bogotá el promedio anual está cerca de 1.000 mm; en el otro extremo del gráfico se aprecia que en Baviera en sólo 9 minutos se registraron casi 130 mm, cantidad que es similar a lo que puede caer en todo el mes de octubre en Santafé de Bogotá. También existen grandes zonas del mundo en las que no se han registrado lluvias en períodos superiores a diez años.

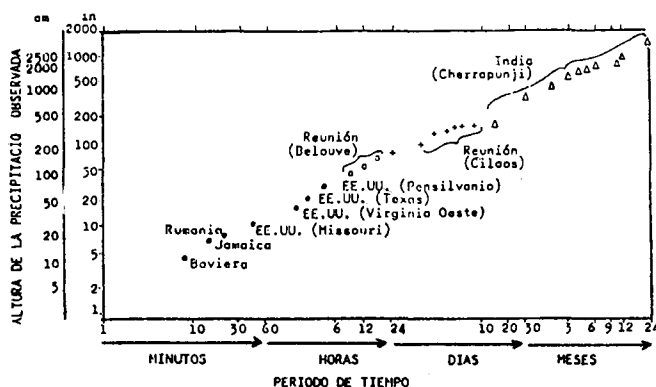


Figura 33. Datos mundiales de intensidad máxima de precipitación para varios periodos de tiempo (Lowry, 1973).

Para terminar estos comentarios recordemos que las innumerables variaciones temporales y espaciales de los diferentes elementos que conforman el tiempo y el clima, dependen básicamente de la interrelación que se da entre ellos mismos y con el conjunto de procesos zonales de convección térmica y dinámica, de la influencia extensiva de los diferentes sistemas meteorológicos, como la ITC, de la presencia de movimientos del aire determinados o condicionados por la geometría Tierra-Sol, la latitud, la altitud, la configuración del relieve, el suelo, la vegetación, etc.

Todos esos formadores, condicionantes o agentes que producen o modifican el clima, ocasionan la verdaderamente grande diversidad climática, la cual se ve reflejada en la naturaleza por los innumerables y diferentes paisajes, formas y tipos de vida, es decir por la Biodiversidad.

5. Diversidad climática de Colombia

En Colombia, además de los procesos convectivos, térmicos y/o dinámicos mencionados, y de los ascensos y descensos que guardan una relación directa con la ITC, también se hacen presentes movimientos del aire, horizontales y verticales, determinados por causas locales y condicionados básicamente por la configuración del relieve que, sólo cuando la acción de la ITC es muy poca o nula, dictan el régimen de los elementos meteorológicos.

La principal acción del relieve, condicionada a su orientación respecto al movimiento del aire, es la que determina la inestabilización de la atmósfera durante el obligado ascenso del aire por efectos orográficos en una vertiente (barlovento) y la estabilización durante su posterior descenso en la otra vertiente (sotavento); inestabilización y estabilización que ocasionan, a su vez, muy abundantes o muy escasas nubosidades y precipitaciones.

También influyen los efectos de las circulaciones locales, como las diferentes brisas, que demuestran su presencia básicamente porque refuerzan la influencia de la ITC y los otros procesos, como el ascenso orográfico, fijando así el periodo del día en el cual se presenta una mayor precipitación y coadyuvando a su producción en los periodos en los cuales la ITC no influye directamente.

Por otra parte, el efecto de factores como la altitud, latitud, topografía, etc., o sea, las condiciones físicas que habitualmente actúan en los diferentes lugares y que producen o modifican el resultado visible o los valores de los elementos que crean el tiempo y el clima, variará de acuerdo a los efectos primarios, secundarios o nulos de la ITC.

La diversidad climática de Colombia, puede visualizarse a través de la aplicación de algunos de los diferentes sistemas de clasificación climática.

En todos los sistemas de clasificación climática, la unión de los análisis resultantes de un con-

Tabla 4
Valores mundiales extremos de temperatura y precipitación

	Máximo	Mínimo
Temperaturas extraordinarias		
* Media anual	+ 30.2°C Massaoua, Erythree	-26.0°C Antártico
* Media del mes más caliente	+ 39.0°C Agosto, Valle de la muerte California, U.S.A.	-15.0°C Diciembre Antártico
* Media del mes más frío	+ 27.8°C Julio, Islas Gilbert Pacífico del SW	≤ -55°C Agosto Antártico
* Variación anual media mensual	66°C Verkjoiansk-Siberia	0.4°C Islas Marshall
* Máxima observada	+ 58.0°C Al'Aziziyah-Libia	0°C Framheim-Antártico
* Mínima observada	+ 22.0°C Moresby-Nueva Guinea	-88.3°C Stn. Vostok-Antártico
Precipitaciones extraordinarias		
* Máxima en 12 meses en el mundo	26.461 mm 08-1860/07-1861 (Cherrapunji, India)	
* Máxima en 12 meses en Colombia	> 26.871 mm 1974, Vigía de Curvarado-Chocó	
* Total medio anual en Asia	12.660 mm Cherrapunji	43,9 mm Aden
* Total medio anual en Centro-Norteamérica	11.684 mm Mt. Waialeale, Kauai, Hawai	30.5 mm Bataques, México
* Total medio anual en Africa	10.287 mm Debundcha, Camerún	< 2,5 mm Wadi-Halfa, Sudán
* Total medio anual en Europa	4.648 mm Crkvice, Yugoslavia	162,6 mm Astrakan, Rusia
* Total medio anual en Suramérica	12.717 mm Lloro-Chocó, Colombia	0,8 mm Arica, Chile
* Promedio anual número Días de lluvia	325 Bahía Félix, Chile	0,2 Assquan, Egipto
* Máxima mensual en el mundo	9.300 mm 07-1981, Cherrapunji	
* Máxima mensual en Colombia	3.569 mm 07-1947, Inst. Chocó, Quibdó	
* Máxima en un minuto	31.2 mm Unionville-U.S.A.	
* Máxima en 24 horas Hemisferio Norte	1.245 mm Paishi, Formosa	
* Máxima en 24 horas	1.870 mm Cilaos, Isla de la Reunión	
* Granizo de mayor Peso encontrado	1.9 kilos Kazajstan, URSS	

Datos extractados de Lowry, 1973; HIMAT, 1981; Núñez, 1987 y Eslava, 1992).

junto de elementos meteorológicos, dos o más, ha permitido a los científicos idear esos sistemas que parametrizan el conjunto fluctuante de esos elementos y que condensan toda esa información, facilitando su uso y reduciendo la gran cantidad de observaciones y datos a una forma de considerar los climas que se pueda interpretar y utilizar en muchas de las diferentes actividades humanas.

Se cree conveniente resaltar algo que, aun cuando es evidente, no se tiene en cuenta cuando se clasifican los climas de una zona, es el hecho de que incluso una clasificación climática muy general implica utilizar muchas más subdivisiones de las que normalmente se aplican por cuestiones operativas. En la actualidad ha tomado auge una tendencia que considera los climas como no adecuada-

mente descritos por las divisiones y subdivisiones de los tipos de climas, o por simples valores medios y extremos de los elementos meteorológicos; esa tendencia creciente considera que el clima hay que analizarlo como una síntesis de las variaciones que día a día experimenta el "tiempo" sobre una región restringida, en términos de las frecuencias y características de sus masas de aire, incluyendo las correspondientes a la atmósfera superior.

Al revisar la bibliografía existente sobre la información y estudios meteorológicos y las clasificaciones climáticas en Colombia, se observa que se han realizado relativamente muy pocos ensayos para determinar los valores medios de los elementos meteorológicos en toda Colombia y definir la clasificación de sus diferentes climas. Se cree que éste hecho se debe no solamente a las innumerables variaciones temporales y espaciales de estos elementos, sino también a los numerosos problemas de orden metodológico que se originan al intentar relacionar las variables meteorológicas entre sí y con los factores climáticos y, además a la dificultad, ya mencionada, para satisfacer mediante una clasificación generalizada el amplio espectro de necesidades que se relacionan con las actividades humanas y el lugar específico donde esas actividades se desarrollan.

Colombia por ser un país altamente montañoso, presenta una gran variedad de climas, particularmente en la zona andina. Esta característica hace difícil y saturaría cualquier descripción detallada, que se quiera realizar, de cada uno de los sistemas de clasificación climática.

Bajo las anteriores aclaraciones y consideraciones se describirán los resultados tratando de agrupar por grandes clases de climas.

Los análisis que se presentan a continuación se basan, en parte, en los resultados de los trabajos de Eslava, López & Olaya (1986a, b, c, d).

5.2. Clasificación climática según Caldas-Lang

El sistema de clasificación climática establecido por el sabio Francisco José de Caldas en 1802, aplicado al trópico americano, se basa únicamente en la variación altitudinal de la temperatura (Tabla 5-a). Por su parte, Lang en 1915 estableció su clasificación basado en el cociente que se obtiene al dividir el valor de la precipitación anual (mm) por la temperatura media anual ($^{\circ}\text{C}$) (Tabla 5-b), este cociente se llama Índice de efectividad de la precipitación o factor de lluvia de Lang.

El sabio Francisco José de Caldas, teniendo en cuenta la influencia de la altura en la variación de temperatura, determinó los pisos térmicos en la región Andina-Tropical. Lang, en 1915, se basó en el cociente entre la precipitación anual en mm y la temperatura media anual en $^{\circ}\text{C}$. Con base en él definió 6 clases de climas, desde desiertos hasta superhúmedos.

En 1962, Schauffelberguer combinó los modelos propuestos por Caldas & Lang, obteniendo 25 tipos climáticos.

La unión de los dos sistemas caracteriza las unidades climáticas con base en los elementos climatológicos principales y que tienen mayores efectos. El sistema unificado Caldas-Lang define 25 tipos climáticos que se denominan teniendo en cuenta primero el valor de la temperatura media anual (piso térmico según Caldas) y a continuación

Tabla 5.
Modelo climático de Caldas-Lang

a) Pisos térmicos (Caldas)				
Piso Térmico	Clave	Rango de altura (m)	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Variación de la altitud por condiciones locales
Cálido	C	0 a 1000	$T \geq 24$	Límite superior ± 400
Templado	T	1001 a 2000	$24 > T \geq 17.5$	Límite superior e inferior ± 500
Frío	F	2001 a 3000	$17.5 > T \geq 12$	Límite superior e inferior ± 400
Páramo Bajo	Pb	3001 a 3700	$12 > T \geq 7$	
Páramo Alto	Pa	3701 a 4200	$T < 7$	
b) Grado de humedad (Lang)				
Factor de Lang (P/T)		Clase de Clima		Símbolo
0 a 20.0		Desértico		D
20.1 a 40.0		Arido		A
40.1 a 60.0		Semiárido		sa
60.1 a 100.0		Semihúmedo		sh
100.1 a 160.0		Húmedo		H
> a 160.0		Superhúmedo		SH

con el valor de la precipitación media anual se define el factor de Lang (grado de humedad según Lang).

De acuerdo con los límites climáticos obtenidos al aplicar el sistema combinado de Caldas-Lang se pueden destacar las siguientes generalidades (Fig. 34):

- en la región del Caribe, sobresale la Sierra Nevada de Santa Marta por su variedad climática, debida a los pisos térmicos y los diferentes grados de humedad; aquí se dan desde climas cálidos hasta páramo alto y desde semihúmedos hasta superhúmedos;
- la llanura del Caribe propiamente dicha, es de clima cálido y únicamente varía la humedad; desde cálido desértico hasta cálido superhúmedo. La Bahía de Santa Marta, de acuerdo con los datos, se tipifica como de clima cálido desértico pero la realidad la muestra más adecuadamente como cálido semiárido;
- las características principales de la región Pacífica son sus altas temperaturas y la abundante humedad; el clima predominante es el cálido superhúmedo, únicamente se distingue la Serranía del Baudó con un clima templado superhúmedo y la costa nariñense en la cual disminuye la humedad hasta el nivel de semi-húmedo;
- el relieve de la región Andina, origina una gran variedad de climas: cálidos, templados, fríos y paramunos en todos los grados de humedad;
- en la Orinoquia solamente se presentan dos clases climáticas: cálido húmedo en el Piedemonte Llanero y cálido semihúmedo en toda la llanura colombiana;
- la Amazonia se caracteriza por un clima cálido húmedo, consecuencia de su condición selvática;
- el archipiélago de San Andrés y Providencia es un clima cálido semihúmedo.

5.2. Clasificación climática de Emmanuel De Martonne

En 1926, el climatólogo Francés E. De Martonne, consciente de la dificultad para medir la evaporación, formuló un índice de aridez, en el cual utilizó los valores medios anuales de la precipitación (mm) y temperatura (°C):

$$I_M = P / (T + 10)$$

En 1935 introdujo una modificación a su fórmula original, para adaptarla a la apreciación de aridez, quedando finalmente como:

$$I_M = \frac{1}{2} ((P/T + 10) + (12 \times Ps/Ts + 10))$$

Ps = Precipitación del mes más seco, Ts = Temperatura del mes más seco.

Con base en ese índice De Martonne establece seis (6) clases o tipos climáticos, de acuerdo con la Tabla 6.

Tabla 6
Clases de climas según De Martonne

Índice de aridez (I_M)		Clase de clima
0	a 5.0	F Árido
5.1	a 10.0	E Semiárido
10.1	a 20.0	D Subhúmedo
20.1	a 35.0	C Húmedo
35.1	a 100.0	B Húmedo lluvioso
Mayor	a 100.0	A Húmedo lluvioso, sin diferencias estacionales, todo el año.

Asignando, a cada uno de los rangos una clave alfabética, de A hasta F, se logró llevar a un mapa la delimitación de los tipos climáticos (Fig. 35).

- el clima A, húmedo lluvioso sin diferencias estacionales, abarca las zonas más lluviosas del país: Costa Pacífica, Serranía de la Macarena y áreas alrededor de Mocoa, Quetame y Guayabetal;
- la clase climática B, húmedo lluvioso, es la más predominante y se encuentra en la Amazonia, Piedemonte Llanero, partes bajas y medias de la región Andina, Golfo de Urabá, sur de la Costa Pacífica y parte del área del Catatumbo;
- el clima C, húmedo, básicamente se encuentra en la Orinoquia, Valle del Alto Magdalena, sector oriental de la cordillera Oriental, Alto Cauca, parte de la región del Caribe, San Andrés y Providencia y algunos sectores del sureste del Departamento de Nariño;
- el clima D, subhúmedo, disperso desde la cordillera Oriental hasta la Costa Atlántica, se presenta fundamentalmente en pequeños sectores de la región del Caribe, cuenca baja y alta del río Bogotá, límite de la meseta Cundiboyacense con la región del Tequendama, Cúcuta y cañón del río Margua;
- el clima semiárido (E) no se encontró, en Colombia, lo cual indica que de presentarse debe hacerlo en áreas muy restringidas. Esta clase es transicional entre los subhúmedos y los áridos, en cuyas zonas limítrofes los valores son cercanos, pero no iguales a los correspondientes a éste rango de semiárido;
- el clima árido, F, solamente se encontró en la Alta Guajira. En la Bahía de Santa Marta, los

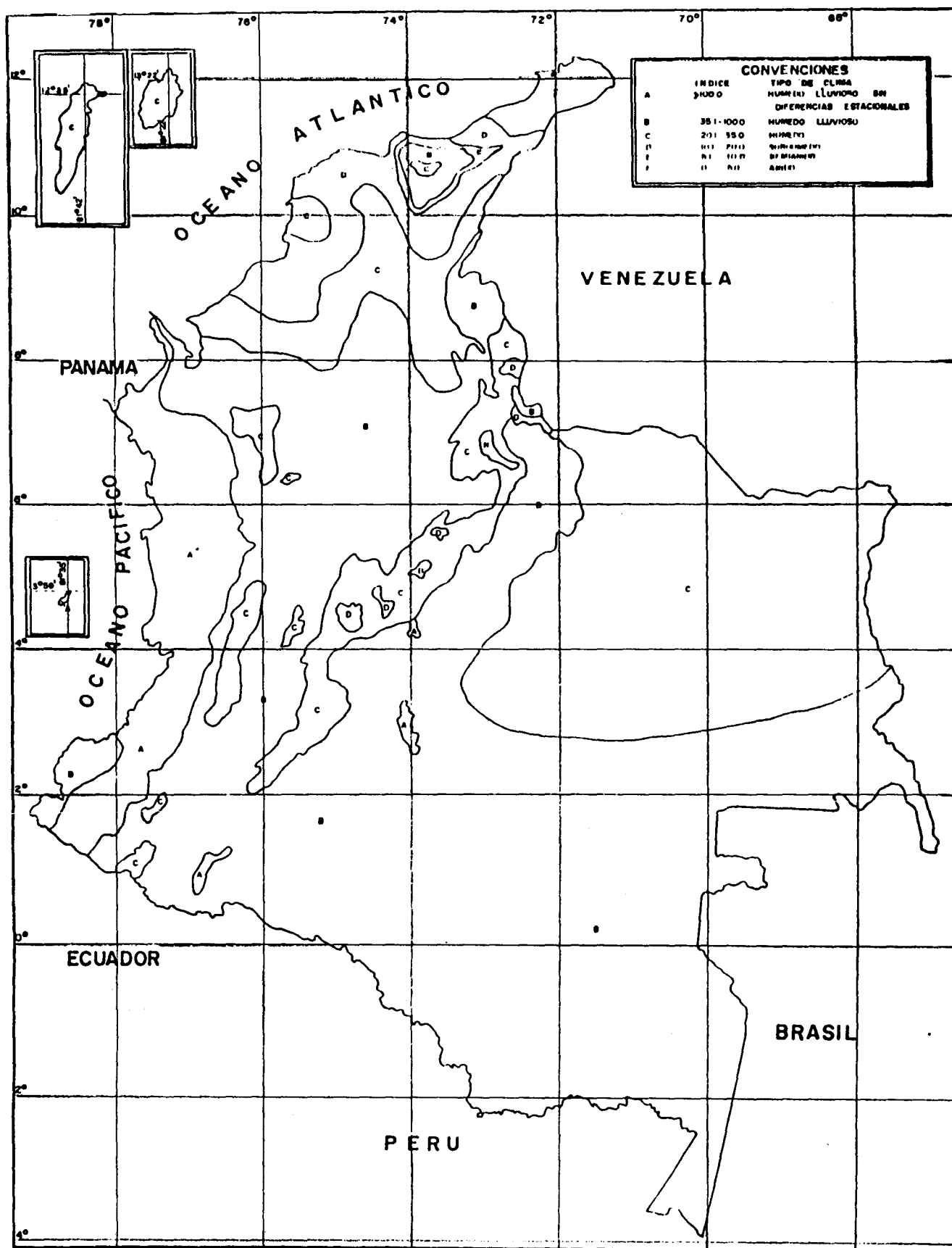


Figura 35. Distribución de los climas de Colombia. Sistema de Clasificación de E. de Martonne (Eslava, López & Olaya, 1986).

valores encontrados corresponden a éste rango, sin embargo las condiciones reales la muestran como de tipo subhúmedo.

5.3. Clasificación climática de Thornthwaite

El sistema de clasificación climática de Thornthwaite, establecido en 1948, se basa en un modelo expuesto por él mismo en 1931. El introdujo el concepto de evapotranspiración potencial e hizo una regresión entre mediciones de evapotranspiración y temperatura y determinó una fórmula para el cálculo de la evapotranspiración potencial en función de la temperatura, teniendo en cuenta la latitud. En ésta clasificación se da más importancia al índice de humedad que al índice de aridez, razón fundamental para determinar la primera letra de la clasificación.

En este sistema de clasificación climática predominan los conceptos de humedad que se reflejan en la utilización de índices que se definen teniendo en cuenta la precipitación media anual (P), la evapotranspiración potencial anual (Ep), el déficit o insuficiencia de agua anual (D) y el exceso de agua anual (Ex) (Tabla 7):

$$\text{Índice de humedad} = I_h = (Ex/Ep) \times 100$$

$$\text{Índice de Aridez} = I_a = (D/Ep) \times 100$$

$$\text{Factor de Humedad} = F_h = I_h - 0.6 \times I_a = (100 Ex - 60D)/Ep$$

$$\text{Índice de eficiencia termal} = E_p$$

$$\text{Coeficiente de concentración estival} = CE = (E_{pi}/E_p) \times 100$$

(E_{pi} = Evapotranspiración potencial de tres meses consecutivos con la temperatura media mensual más alta).

Thornthwaite asumió 5 rangos de 0 a 100 y uno superior 100 para los climas húmedos; de igual forma dividió el intervalo de 0 a -60 en tres rangos iguales para los climas secos. Para la segunda y demás letras, considera la variación estacional de la humedad efectiva, índices de humedad y áridez, el carácter térmico o índice de eficiencia termal y su concentración estacional.

El resultado de este sistema es tal vez el más difícil para describir debido a la variada y extensa gama de climas que se presentan en Colombia, por su característica montañosa.

Para facilitar la visualización de resultados, fue necesario abreviar la clasificación a la primera letra del sistema. A pesar de ello, sigue siendo complicado por la variedad de climas que se presentan en una misma región (Fig. 36):

- en la región del Caribe se presenta toda la variedad de climas, excepto el superhúmedo (A) y el moderadamente húmedo (B₂);
- en la región Pacífica es normal encontrar el clima superhúmedo (A), a excepción del ex-

Tabla 7
Modelo climático de Thornthwaite

a) Primera letra definida por el Factor de humedad

Fh	Símbolo	Tipo Climático
> a 100.1	A	Superhúmedo
80.1 a 100.0	B ₄	Muy húmedo
60.1 a 80.0	B ₃	Húmedo
40.1 a 60.0	B ₂	Moderadamente húmedo
20.1 a 40.0	B ₁	Ligeramente húmedo
0.1 a 20.0	C ₂	Semihúmedo
-20.0 a 0.0	C ₁	Semiseco
-40.0 a -20.1	D	Semiárido
-60.0 a -40.1	E	Árido

b) Segunda letra definida por los Índices de aridez y humedad

Índice	Símbolo	Grado de Humedad
<i>Ia</i>		
<i>Deficiencia de agua</i>		
0.0 a 16.7	r	Poca o nada
16.7 a 33.3	s	Moderada en verano
16.7 a 33.3	w	Moderada en invierno
> a 33.3	s ₂	Grande en verano
> a 33.3	w ₂	Grande en invierno
<i>Ih</i>		
<i>Superávit de agua</i>		
0 a 10	d	Poco o nada
10 a 20	s'	Moderado en verano
10 a 20	w'	Moderado en invierno
> a 20	s' ₂	Grande en verano
> a 20	w' ₂	Grande en invierno

c) Tercera letra definida por el Índice de eficiencia termal

Ep (mm)	Símbolo	Clima
< a 142	E'	Hielos
142 a 285	D'	Tundra
285 a 427	C' ₁	Microtermal
427 a 570	C' ₂	Microtermal
570 a 712	B' ₁	Mesotermal
712 a 855	B' ₂	Mesotermal
855 a 997	B' ₃	Mesotermal
997 a 1140	B' ₄	Mesotermal
> a 1140	A'	Megatermal

d) Cuarta letra definida por el Coef. de concentración estival

Coeficiente de Concentración estival	Símbolo
< a 48.0	a'
48.0 a 51.9	b' ₄
51.9 a 56.3	b' ₃
56.3 a 61.6	b' ₂
61.6 a 68.0	b' ₁
68.0 a 76.3	c' ₂
76.3 a 88.0	c' ₁
> a 88.0	d'

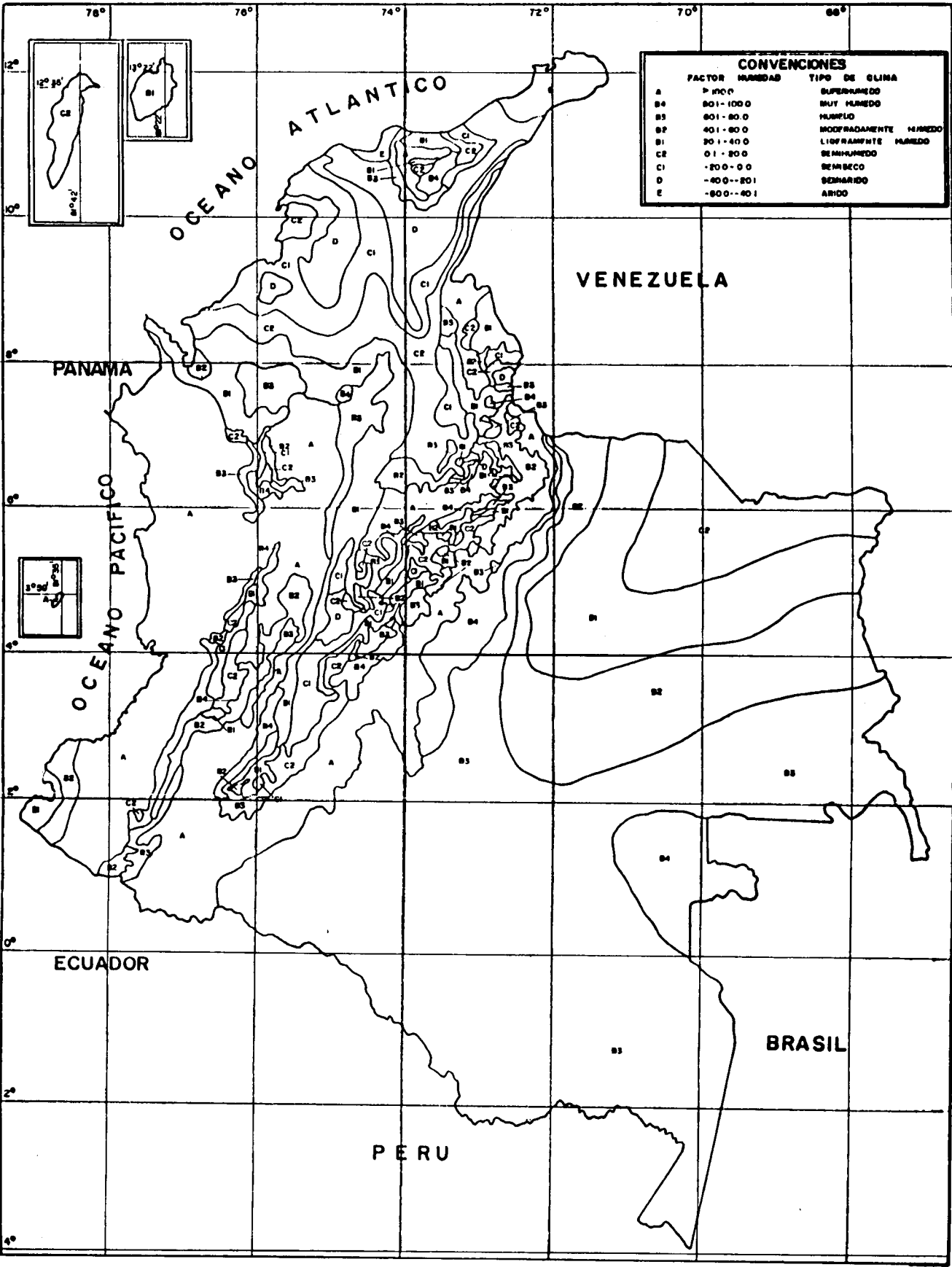


Figura 36. Distribución de los climas de Colombia. Sistema de Clasificación de Thornthwaite (Eslava, López & Olaya, 1986).

tremo sur en el que el grado de humedad disminuye a moderado y ligeramente húmedo (B_2 y B_1);

- en la región Andina y como consecuencia del variado régimen de lluvias, el factor de humedad determina la presencia de toda la gama de climas desde el semiárido (D) hasta el superhúmedo (A);
- en la Orinoquia se presentan ordenadamente los climas B_3 , B_2 , B_1 y C_2 , en franjas desde el Piedemonte Llanero y en sentido noreste hasta Venezuela;
- en la Amazonia se dan dos climas bien definidos, el húmedo (B_3) que predomina en toda la región, y el húmedo (B_4) que se da alrededor de Mitú;
- San Andrés y Providencia presentan climas diferentes, pero de rango secuencial, debido a la humedad. Providencia es menos seco y corresponde a un clima ligeramente húmedo (B_1) y San Andrés a un semihúmedo (C_2).

5.4. Clasificación climática según W. Köppen

En 1923, Köppen publicó su clasificación climática en la que definió cinco grandes clases climáticas a las que designó con las letras A, B, C, D y E; ésta distribución la escogió teniendo en cuenta, entre otras cosas, que la temperatura de 18°C es la más óptima para la actividad humana, la de 10°C por ser la que durante el mes más caliente marca el límite entre las zonas frías y polares y, la de -3°C por ser la temperatura del aire más alta a la que puede conservarse la nieve sobre el suelo en invierno; así mismo, subdividió estas clases para obtener en total 13 tipos fundamentales de clima, resultantes de que exista o no una temporada seca y otra húmeda, e igualmente de la relación de esas épocas con la estación caliente o fría (Tabla 8).

Particularmente, en la región Andina encontramos una gran variedad de climas, según el sistema Köppen, lo que dificulta cualquier descripción detallada.

Bajo ésta consideración describiremos los resultados, efectuando un análisis regional (Fig. 37).

5.4.1. Climas tropicales lluviosos o megatermales, A

Se localizan en más del 80 % del territorio nacional, en las llanuras, valles y sectores de baja montaña:

- el clima tropical lluvioso de selva, Afi, se encuentra distribuido en la Costa Pacífica, Golfo de Urabá, Amazonia, Piedemonte Llanero y parte del Alto y Medio Magdalena. También

se localiza en pequeñas regiones como la cabecera del Alto Cauca, la zona cafetera, el Alto Magdalena (hasta Gigante), sureste de Santander, Catatumbo y cuencas ríos Cucutilla y Peralongo;

- el clima tropical lluvioso de sabana, Awi, predomina en la región Caribe, Noreste de la Orinoquia, Valle del Cauca, Huila, Cundinamarca y Tolima. También se localizan áreas pequeñas en Boyacá, Santander, Antioquia, Norte de Santander, Nariño y Cauca;
- el clima tropical lluvioso de Bosque, Ami, se presenta fundamentalmente en la Orinoquia, zona transicional entre las regiones del Caribe y Andina, Huila, Tolima, Cundinamarca, Nariño, Cauca y San Andrés y Providencia. Este clima aparece en áreas pequeñas ubicadas en la cuenca media del río La Vieja, el embalse Calima, valle del río Medellín y otras zonas de Antioquia, Santander, Norte de Santander, Bolívar y sur de la Sierra Nevada de Santa Marta.

5.4.2. Climas secos, B

Básicamente existe en la región del Caribe y en un área que equivale a menos del 2% de la superficie total del país:

- el clima seco estepario, BS, se encuentra en la Ciénaga del Guájaro, límites entre Atlántico y Bolívar, Tenerife y Chivolo (Magdalena), valle del río Cesar, valle del río Ranchería (límites Cesar y Guajira) y noreste y sureste de la Alta Guajira;
- el clima seco desértico, BW, es exclusivo de regiones como el noroeste de la Alta Guajira y Bahía de Santa Marta.

5.4.3. Climas templados lluviosos o mesotermiales, C

Se localizan predominantemente desde la media hasta la alta montaña y equivalen a un 15% del área total del país:

- el Cs, clima templado húmedo de verano seco, se presenta en la meseta Cundiboyacense, alrededores de los páramos de Rusia y Guantiva, altiplanicie nariñense y por el occidente de la Cordillera Central.
- el Cf, clima templado húmedo con lluvias de moderada intensidad todo el año, se encuentra en los límites de Nariño y Putumayo, oriente de la Cordillera Central, la Cordillera Oriental hasta la Serranía de los Motilones, Cordillera Occidental hacia el Pacífico, Sierra Nevada de Santa Marta y altiplanicie antioqueña.

Tabla 8
Modelo climático de Köppen (modificado de Lowry, 1973)

Nombre del tipo de clima	Clave	Precipitación (cm)		Temperatura (°C)	
		Estación* de la máxima	Cantidades	Mes más frío	Mes más cálido
1. Tropical lluvioso de selva	Af	Todo el año	Mes más seco > 60 mm	Más de 18	
2. Tropical lluvioso de sabana	Aw	Invierno Paño ≤ 2500 mm	Mes más seco < 60 mm	Más de 18	
3. Tropical lluvioso de bosque	Am	Verano o Invierno Paño > 2500 mm	Mes más seco > 60 mm	Más de 18	
4. Seco de estepa	BS	Invierno Irregulares	P < 2T P < 2 (T + 7)		
5. Seco desértico	BW	Verano	P < 2 (T + 14)		
		Invierno	P < T		
		Irregulares	P < (T + 7)		
6. Templado húmedo (mesotérmico)	Cf	Todo el año	P < (T + 14)	-3 a 18	
7. Templado húmedo de invierno seco (mesotérmico)	Cw	Verano	Ni Cw ni Cs	-3 a 18	
8. Templado húmedo de verano seco (mesotérmico)	Cs	Invierno	Mes más húmedo de verano es 10 veces más húmedo que el más seco del invierno	-3 a 18	
			Mes más húmedo de invierno es 3 veces más húmedo que el más seco del verano		
9. Boreal o microtérmico	Df	Todo el año	Como Cf	Menos de -3	
10. Boreal o microtérmico de invierno seco	Dw	Verano	Como Cw	Menos de -3	
11. Frío de tundra	ET				0 a 10
12. Frío de nieve perpetua	EF				Menos de 0
13. Frío de alta montaña o polar de altura	EB			Más de 0	Menos de 10

* Corresponde a invierno y verano astronómico: Hemisferio Norte de octubre-marzo y abril-septiembre; Hemisferio sur de abril-septiembre y octubre-marzo, respectivamente.

A los tipos C y D se les asigna un tercer símbolo (a, b, c, d) de acuerdo con las siguientes reglas: a. cuando el mes más cálido tiene una temperatura superior a 22°C; b. cuando el mes más cálido tiene una temperatura inferior a 22°C; c. cuando la temperatura del mes más cálido es inferior a 22°C y hay menos de cuatro meses con temperaturas superiores a 10°C; d. cuando la temperatura del mes más frío es inferior a -38°C.

Cuando la diferencia entre el mes más cálido y el más frío es menor a 5°C, se asigna una i como símbolo complementario (i = isothermal).

— el Cw, clima templado húmedo de invierno seco, no se encontró en ningún sitio.

5.4.4. Climas boreales, D

No se encontraron en Colombia. Son el clima boreal húmedo seco en invierno (Dw) y clima boreal húmedo con lluvias todo el año (Df).

5.4.5. Clase de climas E

Originalmente, denominado por Köppen como polar; actualmente se considera más adecuado denominarlo "frío", en razón a que se presen-

ta no sólo en los polos. Es el que más disperso se encuentra en la Tierra, porque se localiza tanto en los polos como en las altas montañas ecuatoriales.

De acuerdo a la temperatura se distinguen el clima frío de Tundra (ET), el clima frío de nieve perpetua (EF) y el clima frío de alta montaña o polar de altura (EB).

En Colombia, sólo se encuentra éste último (EB) que predomina en las altas montañas de los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta, equivale aproximadamente al 2% de la superficie total del país.

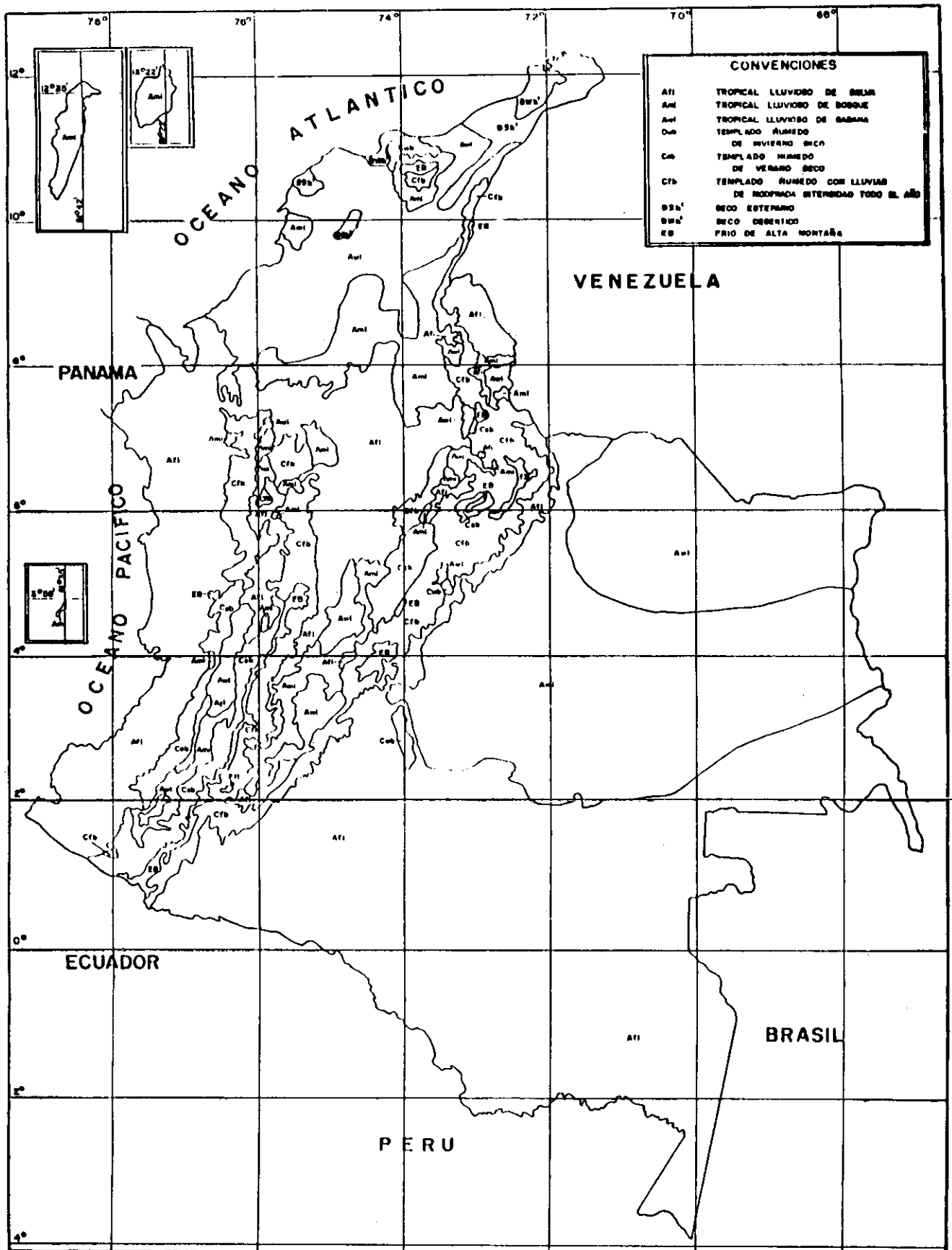


Figura 37. Distribución de los climas de Colombia. Sistema de Clasificación de W. Köppen (Esalva, López & Olaya, 1986).

Conclusiones

En el mundo, en general, existe una gran diversidad climática y en Colombia, en particular, por sus características altamente montañosas, existe un verdadero mosaico climático, dentro del cual cada tipo climático se confunde imperceptiblemente con sus vecinos impidiendo una precisión absoluta en el trazado de los límites.

Las regiones del Pacífico, Orinoquia y Amazonia son las más, relativamente, homogéneas (las menos diversas climáticamente), como consecuencia del comportamiento térmico y pluvial y su topografía.

La región del Caribe presenta un menor grado de homogeneidad que es ocasionado por la presencia de la Sierra Nevada de Santa Marta que se convierte en un factor muy importante en la variación espacial (horizontal y vertical) de la temperatura y precipitación.

La región Andina, por su parte, presenta una muy amplia diversidad de climas causada por la variedad de pisos térmicos, por la influencia de la Cordillera de los Andes, y de cada uno de sus tres ramales, en el régimen de temperatura y precipitación y por las muy diversas condiciones y factores climáticos locales.

También se concluye que cualquier alteración en las condiciones naturales, ocasionará una variación, fluctuación o cambio en el estado del tiempo y/o en el clima; puesto que se alteran las condiciones de balance radiativo existentes al modificar, por ejemplo, los flujos de radiación entrante o saliente o el albedo.

Obviamente, que las posibles alteraciones de las condiciones naturales deben analizarse con la óptica de impulsar las políticas y prácticas nacionales que formen parte de la estrategia colombiana para la conservación y el desarrollo.

Bibliografía

- Donn, W.L. 1975. *Meteorology*. 4a. Ed. 518 pp. McGraw hill, New York.
- Eslava, J. 1977. El movimiento del aire (Mscr). Reproducido en *Calendario Meteorológico 1978*, Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras, pp. 17, 35, 53, 71, 89, 107, 125, 143, 161, 179, 197, 215. Santafé de Bogotá.
- . 1986. Características principales del movimiento del aire en Colombia. *Trimestre Geográfico* (8): 3-14. Asociación Colombiana de Geógrafos, Santafé de Bogotá.
- . 1990a. Variación temporal de la temperatura del aire en Bogotá. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 17 (68): 65-74, Santafé de Bogotá.
- . 1990b. Variación temporal de la presión atmosférica en Bogotá. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 18 (69): 175-181. Santafé de Bogotá.
- . V. López & G. Olaya. 1986a. Los climas de Colombia (Sistema de W. Köppen). *Atmósfera* 5: 35-81. Sociedad Colombiana de Meteorología, Santafé de Bogotá.
- . & ----- . 1986b. Los climas de Colombia (Sistema de C.W. Thornthwaite). *Atmósfera* 6: 33-76. Sociedad Colombiana de Meteorología, Santafé de Bogotá.
- . & ----- . 1986c. Los climas de Colombia (Sistema de Caldas-Lang). *Atmósfera* 7: 41-77. Sociedad Colombiana de Meteorología, Santafé de Bogotá.
- . & ----- . 1986d. Los climas de Colombia (Sistema de E. De Martonne). *Atmósfera* 8: 47-79. Sociedad Colombiana de Meteorología, Santafé de Bogotá.
- . 1992a. La precipitación en la Región del Pacífico colombiano. (Lloró: ¿El sitio más lluvioso del mundo?). *Zenit* 3: 7-33. Asoc. Colomb. Ing. Geogra. Santafé de Bogotá.
- . 1992b. Características climatológicas de la Región del Pacífico Colombiano. (Mscr). Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá.
- Frére, M., J.O. Rijks & J. Rea. 1978. *Estudio Agroclimológico de la zona Andina*. 297 pp. Organización Meteorológica Mundial, Ginebra.
- Himat - Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras. 1981. *Calendario Meteorológico 1981*. Publ. Esp. 008. HIMAT, Santafé de Bogotá.
- Lessman, H. & J. Eslava. 1985. Las precipitaciones anormales ocurridas en Colombia durante los años 1970 y 1971. *Atmósfera* 3: 1-28. Sociedad Colombiana de Meteorología, Santafé de Bogotá.
- Lowry, W.P. 1973. *Compendio de apuntes de climatología para la formación de personal meteorológico de la clase IV*. (Tr. Jacobo López de Rego). 167 pp. Organización Meteorológica Mundial, Ginebra.
- McIntosh, D.H. & A.S. Thom. 1983. *Meteorología Básica* (Tr. Joaquín Catalá de Alemany). 365 pp. Alhambra, Madrid.
- Montealegre, E. & J. Zea. 1985. Fenómeno "El Niño" (Mscr.). Citado en *Calendario Meteorológico 1987*, pp. 217-219. Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras, Santafé de Bogotá.
- Núñez, M.N. 1987. Clima, evolución y futuro. *Boletín informativo TECHINT* 247: 3-43. TECHINT, Buenos Aires.

Retallack, B.J. 1973a. Compendio de apuntes para la formación de personal meteorológico de la clase IV. Vol. I. Ciencias de la Tierra. (Tra. **Jacobo López de Rego**). 219 pp. Organización Meteorológica Mundial, Ginebra.

----- . 1973b. Compendio de apuntes para la formación de personal meteorológico de la clase IV. Vol. II.

Meteorología. (Tra. **Jacobo López de Rego**). 357 pp. Organización Meteorológica Mundial, Ginebra.

Sellers, W.D. 1972. Physical Climatology. 272 pp. The University of Chicago Press. Chicago.

DEDUCCION DEL FILTRO DE KALMAN EN EL CASO DE MODELOS DE ESTADOS GAUSSIANOS SINGULARES

por

Fabio H. Nieto*

Resumen

Nieto, F.H.: Deducción del Filtro de Kalman en el caso de modelos de estados Gaussianos singulares. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 539-544, 1993. ISSN 0370-3908.

En ciertos modelos de estados para series temporales, los términos de error tienen distribución multinormal singular. En este artículo se presenta la deducción matemática del Filtro de Kalman para estos modelos.

Palabras claves: Distribución multiformal singular, modelo de estados, Filtro de Kalman.

Abstract

In some state space models for time series, the error terms have singular multinormal distribution. In this paper the mathematical deduction of the Kalman Filter for these models is presented.

Key words: Singular multinormal distribution, state space models, Kalman Filter.

1. Introducción

Un modelo de estados¹ para una serie cronológica multivariada $\{Y_t\}$ de dimensión n consiste del siguiente par de ecuaciones

$$\left. \begin{aligned} Y_t &= Z_t \alpha_t + \varepsilon_t \\ \alpha_t &= T_t \alpha_{t-1} + \eta_t \end{aligned} \right\} \quad t = 1, 2, \dots \quad (1.1)$$

donde para cada $t \geq 1$, α_t es un vector (no observable) de dimensión m , Z_t y T_t son matrices conocidas de dimensiones $n \times m$ y $m \times m$, respectivamente, y $\{\varepsilon_t\}$ y $\{\eta_t\}$ son sucesiones de vectores aleatorios de dimensiones n y m , respectivamente.

Las hipótesis estadísticas usuales para el modelo (1.1) son las siguientes:

- i) Las sucesiones $\{\varepsilon_t\}$ y $\{\eta_t\}$ son cada una mutuamente independientes y además $\varepsilon_t \sim N(0, H_t)$, $\eta_t \sim N(0, Q_t)$ para cada $t \geq 1$.
- ii) $E(\varepsilon_t \eta_s^T) = 0$ para cada $t, s \geq 1$. Aquí y en lo sucesivo la " " denotará transposición de matrices.
- iii) $\alpha_0 \sim N(a_0, P_0)$, y para cada $t \geq 1$, α_0 es independiente estocásticamente de ε_t y η_t .

Se supone además que H_t y Q_t para $t \geq 1$ y a_0, P_0 son conocidos.

En la mayoría de artículos y textos sobre el modelo de estados y el Filtro de Kalman se asume que las matrices H_t y Q_t son definidas positivas, puede consultarse por ejemplo Meinhold y Singpurwalla (1983), West y Harrison (1989) o Harvey (1989) que al parecer son los más sobresalientes en el ámbito estadístico. En estos trabajos el Filtro de Kalman se deduce usando la teoría sobre la distribución multinormal convencional. En algunos (pocos además) se permite que esas matrices sean definidas no negativas, es el

* Profesor Asociado, Departamento de Matemáticas y Estadística, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, D.C.

1. En este artículo la frase inglesa state space model será traducida como modelo de estados.

caso de **Anderson y Moore (1979)**, **Kohn y Ansley (1983)** y **Catlin (1989)** y la deducción del Filtro de Kalman se hace utilizando la teoría de espacios con producto interno. **Harvey (1989)** afirma que para cubrir el caso de matrices H_t y Q_t definidas no negativas se pueden reemplazar las matrices inversas que aparecen en las ecuaciones clásicas (covarianzas definidas positivas) por inversas generalizadas. Sin embargo no se indica allí una justificación sobre la afirmación, ni se propone una referencia donde se pueda consultar la demostración de esa proposición. A juicio del autor del presente trabajo, esa es una deficiencia de tipo didáctico de su texto. Una afirmación análoga a la de **Harvey (1989)** aparece en el libro de **Aoki (1990)**, Secc. 5.2, con la misma deficiencia destacada antes.

El propósito del presente trabajo es presentar una deducción del Filtro de Kalman en el caso en que los vectores aleatorios ε_t y η_t tengan distribución multinormal singular, lo que implica que H_t y Q_t sean definidas no negativas. De esta forma se evita el uso de la teoría de espacios con producto interno y se suple la deficiencia didáctica del trabajo de **Harvey**.

El trabajo está organizado de la siguiente manera: En la sección 2 se presentan algunos resultados básicos sobre la distribución multinormal singular con sus demostraciones. Algunos de estos resultados sólo se citan sin demostración o se omiten, en algunos textos clásicos sobre Análisis Estadístico Multivariante, por ejemplo **Mardia y otros (1979)** o **Anderson (1984)**. Esto se puede considerar como otro hecho destacable del presente trabajo. En la sección 3 se presenta la deducción del filtro de Kalman.

2. Algunos resultados sobre la distribución multinormal singular.

En esta sección se sigue, aunque no necesariamente se repite, el enfoque de **Anderson (1984)** sobre la distribución multinormal singular (o degenerada).

Definición 1. Un vector aleatorio X de dimensión $p > 1$ con $E(X) = \mu$ y $\text{Var}(X) = \Sigma$ tiene distribución multinormal *singular* si existe una matriz A de dimensión $p \times r$, un vector aleatorio Y de dimensión r con distribución multinormal y un vector λ de dimensión p , con $r(<p)$ el rango de Σ , tales que $X = AY + \lambda$.

Por notación se escribe $X \sim N_s(\mu, \Sigma)$ para indicar que X tiene distribución multinormal singular con media μ y matriz de covarianzas Σ .

En lo sucesivo y a menos que se diga lo contrario, la dimensión de X y el rango de Σ se seguirán tomando iguales a p y r , respectivamente.

Algunas observaciones sobre la definición anterior son pertinentes:

a) En general se podría definir la distribución multinormal en esa forma pues en el caso Σ de rango completo se puede tomar $A = I_p$, $Y = X$ y $\lambda = 0$. De hecho **Anderson (1984)** lo hace así.

b) Y tiene distribución multinormal significa que $T = \text{Var}(Y)$ es definida positiva y su densidad está dada por

$$f(y) = k \exp\{-(1/2)(y - v)'T^{-1}(y - v)\}, y \in \mathbb{R}^n,$$

donde k es una constante y $E(Y) = v$.

c) La relación entre μ y v , y entre Σ y T está dada por $\mu = Av + \lambda$ y $\Sigma = ATA'$.

Definición 2. Al vector Y de la definición 1 se le denomina la *parte no singular* de X .

Definición 3. Sean X_1 y X_2 vectores aleatorios con distribución multinormal *singular* cada uno. X_1 y X_2 se denominan independientes (estocásticamente) si sus partes no singulares son independientes estocásticamente.

A continuación se presentan los resultados que serán utilizados en la sección 3.

Teorema 2.1 Si $X \sim N_s(\mu, \Sigma)$ entonces $Z = DX \sim N_s(D\mu, D\Sigma D')$ donde D es una matriz de dimensión $q \times p$ con $q \leq p$.

Demostración. Ver **Anderson (1984)**, pág. 33.

Teorema 2.2 Si $X \sim N_s(\mu, \Sigma)$, entonces la función característica de la distribución de X está dada por

$$\phi(t) = \exp(it'\mu - (1/2)t'\Sigma t), t \in \mathbb{R}^p$$

donde i es el número complejo tal que $i^2 = -1$.

Demostración. Como $X \sim N_s(\mu, \Sigma)$ entonces existen una matriz A con el número de columnas igual al rango de Σ , un vector aleatorio $Y \sim N(v, T)$ y un vector λ tal que $X = AY + \lambda$.

Entonces,

$$\begin{aligned} \phi(t) &= E[\exp(it'X)] \\ &= E[\exp[it'(AY + \lambda)]] \\ &= E[\exp(it'AY) \exp(it'\lambda)] \\ &= \exp(it'\lambda) \exp(it'Av - (1/2)t'ATA't) \\ &= \exp(it'\mu - (1/2)t'\Sigma t) \end{aligned}$$

para cada $t \in \mathbb{R}^p$.

Se recuerda en este punto que toda distribución de probabilidad está *completamente identificada* por su función característica.

Lema 2.3 Si $X_1 \sim N_s(\mu_1, \Sigma_1)$, $X_2 \sim N_s(\mu_2, \Sigma_2)$ y X_1 y X_2 son independientes entonces $Z = X_1 + X_2 \sim N_s(\mu_1 + \mu_2, \Sigma_1 + \Sigma_2)$.

Demostración. De las hipótesis se obtiene que

$$X_1 = A_1 Y_1 + \lambda_1 \text{ y } X_2 = A_2 Y_2 + \lambda_2$$

para algunas matrices A_1, A_2 , algunos vectores λ_1, λ_2 y $Y_i \sim N(\mu_i, \Sigma_i)$, $i = 1, 2$.

Entonces,

$$\begin{aligned}\phi_Z(t) &= E\{\exp[it'(X_1 + X_2)]\} \\ &= E\{\exp(it'X_1 + it'X_2)\} \\ &= \exp[it'(\lambda_1 + \lambda_2)] E\{\exp(it'A_1 Y_1) \exp(it'A_2 Y_2)\} \\ &= \exp[it'(\lambda_1 + \lambda_2)] \exp(it'A_1 v_1 - (1/2)t'A_1 T_1 A_1' t) \\ &\quad \exp(it'A_2 v_2 - (1/2)t'A_2 T_2 A_2' t) \\ &= \exp[it'(\mu_1 + \mu_2) - (1/2)t'(\Sigma_1 + \Sigma_2)t]\end{aligned}$$

Por lo tanto, $Z = X_1 + X_2 \sim N_s(\mu_1 + \mu_2, \Sigma_1 + \Sigma_2)$.

Teorema 2.4 Si X y Y son vectores aleatorios con distribución multinormal singular cada uno y X y Y son independientes entonces $Z = DX + EY$ tiene distribución multinormal singular donde D y E son de dimensión $m \times p$ y $n \times q$, respectivamente, con $m \leq p$, $n \leq q$ y q es la dimensión de Y .

Demostración. Por el teorema 2.1, DX y EY tienen distribución multinormal singular. Sean $X_1 = DX$ y $X_2 = EY$. Se puede demostrar que las partes no singulares de X_1 y X_2 son independientes estocásticamente, luego X_1 y X_2 son independientes. Aplicando el Lema 2.3 se obtiene que $Z = X_1 + X_2$ tiene distribución multinormal singular.

Corolario. Si $X_1, \dots, X_k$ tienen distribución multinormal singular y sus partes no singulares conforman un conjunto mutuamente independiente entonces $Z = D_1 X_1 + \dots + D_k X_k$ tiene distribución multinormal singular para todo $k \geq 1$ donde A_i es una matriz de dimensión $m_i \times p_i$, $m_i \leq p_i$, $i = 1, \dots, k$.

Demostración. La demostración se obtiene procediendo por inducción sobre k .

Definición 4. Una sucesión $\{X_i\}$ de vectores aleatorios se denomina *mutuamente independiente* si para cualquier subconjunto finito el correspondiente conjunto de partes no singulares es mutuamente independiente.

Teorema 2.5 El vector aleatorio X tiene distribución multinormal singular si y solo si para cada $t \in \mathbb{R}^p$, $t'X$ tiene distribución normal o $t'X$ tiene distribución degenerada.

Demostración. Supóngase que $X \sim N_s(\mu, \Sigma)$. Sea $t \in \mathbb{R}^p$. Existen dos posibilidades acerca de t : (a) $t'\Sigma t > 0$,

o, (b) $t'\Sigma t = 0$. En el caso (a), $t'X \sim N(t'\mu, t'\Sigma t)$, puesto que su función característica está dada por

$$\begin{aligned}\phi_{t'X}(s) &= E\{\exp[is(t'X)]\} \\ &= E\{\exp[i(st')X]\} \\ &= \phi_X(st) \\ &= \exp[ist'\mu - (1/2)(st')\Sigma(st)] \\ &= \exp[is(t'\mu) - (1/2)s^2(t'\Sigma t)]\end{aligned}$$

para cada $s \in \mathbb{R}$.

En el caso (b), $t'X = t'\mu$ con probabilidad 1, por tanto $t'X$ tiene distribución degenerada.

Recíprocamente supóngase que para cada $t \in \mathbb{R}^p$, $t'X$ está distribuido normalmente o $t'X$ tiene distribución degenerada. Sean $\mu = E(X)$ y $\Sigma = \text{Var}(X)$. En el primer caso $\text{Var}(t'X) = t'\Sigma t > 0$ y para este t se tiene que

$$\begin{aligned}\phi_X(t) &= E\{\exp(it'X)\} \\ &= E\{\exp(i1(t'X))\} \\ &= \phi_{t'X}(1) \\ &= \exp(it'\mu - (1/2)t'\Sigma t)\end{aligned}$$

Si $t'X$ tiene distribución degenerada entonces $t'\Sigma t = \text{Var}(t'X) = 0$ y su función característica está dada por

$$\phi_{t'X}(s) = \exp[is(t'\mu)], \quad s \in \mathbb{R}.$$

Entonces para este t

$$\begin{aligned}\phi_X(t) &= \phi_{t'X}(1) \\ &= \exp(it'\mu) \\ &= \exp(it'\mu - (1/2)t'\Sigma t).\end{aligned}$$

Teniendo en cuenta que

$$\mathbb{R}^p = \{t : t'\Sigma t > 0\} \cup \{t : t'\Sigma t = 0\},$$

donde la unión es disyunta, se concluye que $X \sim N_s(\mu, \Sigma)$.

El siguiente es un resultado sobre distribuciones univariadas.

Teorema 2.6. Si X y Y son variables aleatorias tales que $X \sim N(\mu, \sigma^2)$ y Y tiene distribución degenerada entonces $X + Y \sim N(\mu + c, \sigma^2)$ donde $P_1(Y = c) = 1$.

Demostración. Sea Ω el espacio muestral en el que X y Y están definidas. La función de distribución acumulada de $X + Y$ está dada por

$$\begin{aligned}F_{X+Y}(z) &= P_1(X + Y \leq z) \\ &= P_1(\{\omega \in \Omega : X(\omega) + Y(\omega) \leq z\})\end{aligned}$$

$$= \Pr(\{\omega \in \Omega : X(\omega) \leq z - c\})^2$$

ya que $P_r(\{\omega \in \Omega : Y(\omega) \neq c\}) = 0$. Ahora,

$$P_r(X \leq z - c) = \int_{-\infty}^{z-c} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left\{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2\right\} dx.$$

Haciendo $y = x + c$, la anterior integral se convierte en

$$\int_{-\infty}^z \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left\{-\frac{1}{2}\left(\frac{y-\mu-c}{\sigma}\right)^2\right\} dy.$$

En consecuencia $X + Y \sim N(\mu + c, \sigma^2)$.

3. Deducción del Filtro de Kalman.

Considérese el modelo de estados (1.1) pero ahora con las siguientes hipótesis estadísticas:

- i) $\varepsilon_t \sim N_s(0, H_t)$, $\eta_t \sim N_s(0, H_t)$ para cada $t \geq 1$.
- ii) Las sucesiones $\{\varepsilon_t\}$ y $\{\eta_t\}$ son cada una mutuamente independientes y ε_t y $\{\eta_s\}$ mutuamente independientes (estocásticamente) para cada $t \geq 1$.
- iii) $\alpha_0 \sim N_s(a_0, P_0)$ y α_0 , $\{\varepsilon_t\}$ y $\{\eta_t\}$ mutuamente independientes.

En lo sucesivo el modelo (1.1) con las anteriores hipótesis se llamará el *modelo de estados gaussiano singular*.

Teorema. Si una serie cronológica multivariada $\{Y_t\}$ obedece el modelo de estados gaussiano singular entonces la distribución de α_t dadas las observaciones $Y_1, \dots, Y_t$ es multinormal singular con media

$$a_t = a_{t|t-1} + P_{t|t-1} Z_t' F_t' (Y_t - Z_t a_{t|t-1}) \quad (3.1)$$

y matriz de covarianzas

$$P_t = P_{t|t-1} - P_{t|t-1} Z_t' F_t' Z_t P_{t|t-1}, \quad (3.2)$$

para cada $t \geq 1$, donde

$$a_{t|t-1} = T_t a_{t-1}, \quad (3.3)$$

$$P_{t|t-1} = T_t P_{t-1} T_t' + Q_t, \quad (3.4)$$

$$F_t = Z_t P_{t|t-1} Z_t' + H_t \quad (3.5)$$

y F_t' indica la pseudoinversa de F_t .

Demostración. Se procede por inducción sobre t . El vector de estado en $t = 1$ está dado por

$$\alpha_1 = T_1 \alpha_0 + \eta_1.$$

Luego por el teorema 2.4, α_1 tiene distribución multinormal singular con media $a_{1|0} = T_1 a_0$ y matriz de covarianzas $P_{1|0} = T_1 P_0 T_1' + Q_1$. La notación $1|0$ indica que la distribución de α_1 depende (en un sentido funcional) de la información en $t = 0$ (representada únicamente por el conocimiento de la distribución de α_0).

Con el fin de obtener la distribución de α_1 condicional sobre el valor que tome Y_1 se debe tener en cuenta que:

$$\begin{aligned} Y_1 &= Z_1 \alpha_1 + \varepsilon_1 \\ &= Z_1 (T_1 \alpha_0 + \eta_1) + \varepsilon_1 \\ &= (Z_1 T_1) \alpha_0 + Z_1 \eta_1 + \varepsilon_1 \end{aligned}$$

Sea $V_1 = (\alpha_1' Y_1')'$ y sea X un vector de dimensión $m + n$ tal que $X = (X_1' X_2')'$ donde X_1 y X_2 son de dimensión m y n respectivamente. Entonces:

$$\begin{aligned} X' V_1 &= (X_1' X_2') \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ Y_1 \end{pmatrix} \\ &= X_1' \alpha_1 + X_2' Y_1 \\ &= (X_1' T_1 + X_2' Z_1 T_1) \alpha_0 + (X_1' + X_2' Z_1) \eta_1 + X_2' \varepsilon_1 \end{aligned}$$

Del teorema 2.5 y posiblemente el 2.6 se sigue que V_1 tiene distribución multinormal singular. La media esta dada por

$$\begin{bmatrix} a_{1|0} & (Z_1 a_{1|0})' \end{bmatrix}$$

y la matriz de covarianzas por

$$\begin{pmatrix} P_{1|0} & P_{1|0} Z_1' \\ Z_1 P_{1|0} & Z_1 P_{1|0} Z_1' + H_1 \end{pmatrix}.$$

Aplicando los resultados de Marsaglia (1964) se obtiene que la distribución de α_1 condicional sobre un valor particular de Y_1 es multinormal singular con media

$$a_1 = a_{1|0} + P_{1|0} Z_1' F_1' (Y_1 - Z_1 a_{1|0})$$

y matriz de covarianzas

$$P_1 = P_{1|0} - P_{1|0} Z_1' F_1' Z_1 P_{1|0}$$

donde

$$F_1 = Z_1 P_{1|0} H_1' + H_1.$$

Ahora se supone que el teorema es válido para $t - 1$, es decir que $\alpha_{t-1} \sim N_s(a_{t-1}, P_{t-1})$, y se demuestra para t . Se puede demostrar que bajo las

² $\{\omega \in \Omega : X(\omega) + Y(\omega) \leq z\} = \{\omega \in \Omega : Y(\omega) = c, X(\omega) + Y(\omega) \leq z\} \cup \{\omega \in \Omega : Y(\omega) \neq c, X(\omega) + Y(\omega) \leq z\}$
 Por tanto
 $P_r(\{\omega \in \Omega : X(\omega) + Y(\omega) \leq z\}) = P_r(\{\omega \in \Omega : Y(\omega) = c, X(\omega) + Y(\omega) \leq z\}) + P_r(\{\omega \in \Omega : Y(\omega) \neq c, X(\omega) + Y(\omega) \leq z\})$

hipótesis del modelo tanto α_{t-1} y η_t como α_t y ε_t son independientes estocásticamente*. Así que procediendo como en el caso $t = 1$ se obtiene la demostración del teorema.

Algunas observaciones son importantes en este punto:

- (a) A las ecuaciones (3.3) y (3.4) se les llama las ecuaciones de predicción y a las ecuaciones (3.1) y (3.2) las de actualización y estas constituyen estrictamente el Filtro de Kalman.
- (b) La notación $t|t-1$ indica que la distribución de α_t antes de observar Y_t depende determinísticamente de toda la información hasta $t-1$, representada por α_0 , P_0 y los valores observados de $Y_1, \dots, Y_{t-1}$.
- (c) Bajo las hipótesis del modelo, antes de observar $Y_1, \dots, Y_{t-1}$, este conjunto de vectores aleatorios y η_t son mutuamente independientes.
- (d) Se puede demostrar que $\hat{\alpha}_t$ es el estimador óptimo, en el sentido de error cuadrático medio, de α_t dados $Y_1, \dots, Y_t$ y que P_t es la matriz de covarianzas del error de estimación.

4. Conclusión

La única modificación que se debe realizar al Filtro de Kalman convencional para obtener su versión análoga en el caso de modelos de estados gaussianos singulares es la de reemplazar las inversas convencionales por las pseudoinversas correspondientes. La comprobación de esta afirma-

ción se alcanzó utilizando teoría sobre distribuciones multinormales singulares. Esta vía evita el uso de la teoría de espacios con producto interno para deducir el Filtro cuando sólo se asume que $H_t = \text{Var}(\varepsilon_t)$ y $Q_t = \text{Var}(\eta_t)$ son definidas no negativas.

Referencias

- Anderson, T. W. (1984). *An Introduction to Multivariate Statistical Analysis*, John Wiley and Sons, Inc, New York.
- Anderson, D. O. and Moore, J. B. (1979). *Optimal Filtering*, Prentice-Hall, Inc., New Jersey (U. S. A.).
- Aoki, M. (1990). *State Space Modeling of Time Series*, Springer-Verlag, Berlín.
- Catlin, D. (1989). *Estimation, Control and the discrete Kalman Filter*, Springer-Verlag, Berlín.
- Harvey, A. C. (1989). *Forecasting, Structural Time Series Models and the Kalman Filter*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kohn, R. and Ansley, C. F. (1983). Fixed interval estimation in state space models when some of the data are missing or aggregated, *Biometrika*, Vol. 70, 3, pp 683 - 8.
- Mardia, K. V., Kent, J. J. and Bibby, J. M. (1979). *Multivariate Analysis*, Academic Press, Inc., London.
- Marsaglia, G. (1964). Conditional Means and Covariances of Normal Variables with Singular Covariance Matrix, *Journal of the American Statistical Association*, 59, pp. 1203 - 1204.
- Meinhold, R. J. and Singpurwalla, N. D. (1983). Understanding the Kalman Filter, *The American Statistician*, Vol. 37, N°2.
- West, M. and Harrison, P. J. (1989). *Bayesian Forecasting and Dynamic Models*, Springer-Verlag, Berlín.

* α_i es una combinación lineal de $\alpha_0, \eta_1, \dots, \eta_i$ para cada $i \geq 1$.

***Erythrina* LECTINS - A REVIEW**

STRUCTURAL AND PHYSICOCHEMICAL PROPERTIES

by

Gerardo Pérez-Gómez*

Resumen

Pérez-Gómez, G.: *Erythrina* lectins- A review. Structural and physicochemical properties. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 545-554, 1993. ISSN 0370-3908.

Este trabajo presenta una revisión de las principales propiedades físicoquímicas y características estructurales de las lectinas aisladas de semillas del género *Erythrina*. Las lectinas muestran un alto grado de similitud y son una herramienta muy valiosa para estudiar interacciones proteína-carbohidrato.

Palabras clave: Leguminosae, *Erythrina*, lectinas.

Abstract

This article reviews the main physicochemical properties and structural features of the lectins isolated from seeds of the *Erythrina* genus. The lectins show a close similarity among them and are an invaluable tool to study protein-carbohydrate interactions.

Key word index: *Leguminosae*, *Erythrina*, lectin, properties, structure.

Introduction

The *Erythrina* genus was systematically examined for the first time in the 40's due to the presence of curare-like alkaloids whose chemistry, biosynthesis and pharmacology have subsequently been studied (Dyke and Quésy, 1981). Botanical surveys have showed that ca 71 out of 106 *Erythrina* species are native of America where they grow as shrubs and trees in tropical and sub-tropical zones (Krukoff and Barneby, 1973; Krukoff, 1982).

The *Erythrina* genus has great potential economic interest as the plants frequently are N-

fixers (Cardozo, pers. commun.); some species grow in arid zones and could be a source of proteins for humans or animals. In this regard the nutritional value of the proteins of the edible species *E. edulis* has been studied (Pérez et al, 1979). Research is currently done on the use of this species in animal nutrition (Acero, pers. commun.). Among the proteins being studied the trypsin inhibitors, which are common in *Erythrina*, as well as the chymotrypsin inhibitors, have received some attention (Hernández, de Sanabria and Pérez, unpublished results; Joubert and Sharon, 1985; Shieh et al, 1990).

The presence of lectins in the *Erythrina* genus was pointed out many years ago by several workers (Makela, 1957; Boyd et al, 1961; Martin and

* Biochemistry Laboratory. Department of Chemistry, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, Colombia.

Bomchil, 1966; Lee et al, 1977) but no attempts were made to isolate them. In a preliminary study the lectin from *E. edulis* seeds was partially purified and some of its properties were described (Montes de Gómez and Pérez, 1974) but further purification was hindered by lack of a suitable support. Later, systematic studies were conducted on the *Erythrina* genus and currently the lectins from 18 species have been isolated and characterized to various degrees (Table 1). Since ca 70 lectins have been purified from leguminous plants, the *Erythrina* genus is therefore the most extensively studied in this regard and sufficient data is available to establish comparisons.

The following abbreviated names for the *Erythrina* lectins are used:

ECorL, lectin from *E. corallodendron*; ECL, *E. cristagalli*; ECafL, *E. caffra*; ECosL, *E. costaricensis*; EEL, *E. edulis*; EFL, *E. flabelliformis*; EHL, *E. humeana*; EIL, *E. indica*; ELatL, *E. latissima*; ELysL, *E. lysistemon*; EPL, *E. perrieri*; ERL, *E. rubrinervia*; ESubL, *E. suberosa*; ESL, *E. stricta*; EVL, *E. variegata*; EVesL, *E. vespertilio*; EZL, *E. zeyheri*

RBC: red blood cells

Isolation

The *Erythrina* lectins have been purified exclusively from seeds and there is no information about attempts to detect/isolate them from other parts of the plant.

Table 1
Occurrence of lectins in *Erythrina* genus

Species	Yield mg/100 g flour)	Reference
<i>E. indica</i> *	120	Horejsi et al, 1980
<i>E. corallodendron</i> *	n.d.	Gilboa-Garber and Mizrahi, 1980
<i>E. corallodendron</i>	125–166	Lis et al, 1985
<i>E. latissima</i>	166–200	Lis et al, 1985
<i>E. caffra</i>	133–166	Lis et al, 1985
<i>E. flabelliformis</i>	n.d.	Lis et al, 1985
<i>E. humeana</i>	n.d.	Lis et al, 1985
<i>E. perrieri</i>	n.d.	Lis et al, 1985
<i>E. striata</i>	n.d.	Lis et al, 1985
<i>E. zeyheri</i>	n.d.	Lis et al, 1985
<i>E. indica</i>	40	Bhattacharyya et al, 1986
<i>E. lithosperma</i>	40	Bhattacharyya et al, 1986
<i>E. arborescens</i>	40	Bhattacharyya et al, 1986
<i>E. suberosa</i>	2	Bhattacharyya et al, 1986
<i>E. variegata</i> *	540	Datta and Basu, 1981
<i>E. variegata</i>		Fukuda et al, 1990
<i>E. cristagalli</i>	166	Iglesias et al, 1982
<i>E. edulis</i> *	n.d.	Montes de Gómez and Pérez, 1974
<i>E. edulis</i>	121	Perez, 1984
<i>E. vespertilio</i>	220	Kortt, 1986
<i>E. rubrinervia</i>	152	Péña et al, 1988
<i>E. costaricensis</i>	103	Perez, (unpublished results)
<i>E. costaricensis</i>	n.d.	Nanne and Aragón, 1991
<i>E. bogotensis</i> , <i>E. glauca</i>		Makela, 1957
<i>E. poeppigiana</i> , <i>E. sumatrana</i> ,		Boyd et al, 1961
<i>E. berteriana</i>		Boyd et al, 1961
<i>E. falcata</i>		Martin and Bomchil, 1966
<i>E. guineensis</i>		Lee et al, 1977

* Partially characterized

The purification scheme generally used involves extraction of defatted flour with 1% NaCl or PBS, fractionation with 50–60% saturated ammonium sulphate and affinity chromatography. As the lectins are inhibited by galactose, several types of supports have been used such as O-galactosyl polyacrylamide gels (Horejsi et al, 1980; Pérez, 1984; Peña et al, 1988), acid-treated Sepharose 4B (Gilboa-Garber and Mizrahi, 1981; Yamasaki et al, 1992), acid-treated Sepharose 6B (Bhattacharyya et al, 1981; Datta and Basu, 1981) and galactose or lactose coupled to Sepharose 6B with divinyl sulphone (Iglesias et al, 1982; Lis et al, 1985; Kortt, 1986).

The reported yields of the lectins vary between 2–540 mg/100 g flour but for most species the range is 100 to 160 mg/100 g flour. The achieved degrees of purification are between 19.5 to 114.8 as calculated from the specific titers obtained with the affinity-purified proteins (Gilboa-Garber and Mizrahi, 1981; Datta and Basu, 1981; Iglesias et al, 1982; Pérez 1984; Peña et al, 1988).

Physicochemical properties

Molecular properties

The *Erythrina* lectins have several common structural features as shown in Table 2:

- All are dimeric proteins with molecular weights in the range of 56000 to 68000, with

identical subunits of Mr between 26000–32000. In some instances, one subunit appears to be slightly heavier than the other; this difference may arise during the post-transcriptional processing of the lectins that is likely to occur in the seeds. Experimental evidence supporting this hypothesis has recently been obtained by Yamasaki et al (1992) with the isolation of three isolectins from *E. variegata* seeds. The alternative explanation implicating proteolytic cleavage occurring during extraction or purification steps, is not likely to occur in view of the results obtained with ERL (Peña et al, 1998).

- All are glycoproteins with 2.8–11.2% of neutral sugars which, in the studied lectins, consist of fucose, xylose, mannose and glucosamine (N-acetylglucosamine) (Table 3). The presence of xylose indicates that the oligosaccharide core is different from that of animal N-glycoproteins. It may be similar to the structure present in bromelain and suggested for the carbohydrate unit of the lectins of *Sophora japonica*, *Vicia graminea* and *Wistaria floribunda* (Lis et al, 1985; Goldstein and Poretz, 1986). The structure of the oligosaccharide has been elucidated by Ashford et al (1991). It consists of the heptasaccharide Man α 6 (Man α 3) (Xyl β 2) Man β 4GlcNAc β 4 (L-Fuc α 3) GlcNAc β N-linked to AsN 17 of each subunit (Adar et al, 1989) which is part of the characteristic sequon NXT (see Table 8). Chemical modification of the carbohydra-

Table 2
Molecular properties of *Erythrina* lectins

	ERL ₍₁₎	EIL ₍₂₎	ECL ₍₃₎	EEL ₍₄₎	ECorL ₍₅₎	EVesL ₍₆₎	ECosL ₍₇₎	EVL ₍₈₎
Mr protein	62	68.2	56.8	56	60.2	59	58	52.5
(kDa)								48.5
Mr subunits	29.5	30	26	27	28	32	29.5	36
(kDa)		33	28					33
Bands in SDS-PAGE	1	2	2	1	1	1	1	2
Bands in alkaline PAGE	2	1	1	2	n.d.	3	n.d.	n.d.
%Neutral sugars	10	11.2 ⁽⁹⁾	2.8	7.8	5.5	9.7	6.5	n.d.
Ca atoms/mol	16	2.9–3.5 ⁽⁹⁾	1.9	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Mn atoms/mol	1	1.8–2.3 ⁽⁹⁾	1	traces	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
pI	5.19	4.83	n.d.	5.40	n.d.	4.8	5.7	n.d.
	5.02	5.09		5.50		5.3	5.9	
	5.12	5.44					6.13	
							6.50	

(1) Peña et al, 1988

(2) Bhattacharyya et al, 1981

(3) Iglesias et al, 1982

(4) Pérez, 1984

(5) Lis et al, 1985

(6) Kortt, 1986

(7) Nanne and Aragón, 1991

(8) Yamasaki et al, 1992

(9) Bhattacharyya et al, 1986

Table 3.
Carbohydrates of *Erythrina* lectins

Lectin	Ratio of monosaccharide / subunit				Reference
	Fucose	Xylose	Mannose	Glucosamine	
ECorL	1.0	1.0	3.3	2.5	Lis et al, 1985
ELatL	1.0	1.2	3.0	0.8	Lis et al, 1985
ECafL	1.0	1.1	3.8	1.1	Lis et al, 1985
ECL	1.0	1.0	3.5	1.9	Iglesias et al, 1982
EVesL*	0.5	2.5	7.5	2.0	Kortt, 1986
EIL+	3.0	3.7	8.8	2.9	Bhattacharyya et al, 1986

* 25 mols Galactose/mol protein are also present

+ 3.3 mols Arabinose/mol protein and 1.7 mols Galactose/mol protein are also present

te unit does not alter the erythroagglutinating properties of EEL showing that it is not essential for the lectin activity (Montes de Gómez and Pérez, 1974).

- The lectins examined have varying amounts of Ca²⁺ and Mn²⁺. "Demetallization" by usual procedures, using 0.1 M EDTA and 1.0 M AcOH, does not decrease the metal content of the proteins, suggesting that metal ions are tightly bound to the lectins (Iglesias et al, 1982; Bhattacharyya et al, 1986; Peña et al 1988).

— The lectins are microheterogeneous as observed by isoelectric focusing and this is probably due to partial deamidation of AsN and GIN residues. At least in one instance the existence of isolectins has been explained by varying degrees of glycosilation which presumably originate differences in affinity for acid-treated Sepharose 4B (Yamasaki et al, 1992) .

Interactions with animal cells

Human erythrocytes of groups A, B, O are agglutinated with similar specific titers by most

Table 4.
Agglutination of animal erythrocytes by *Erythrina* lectins

	Rabbit		Cow		Dog		Sheep		Ref.
	NT	T	NT	T	NT	T	NT	T	
ERL	6-12	n.d.	—	—	—	6-12	—	—	*
ECorL	—	n.d.	n.d.	n.d.	—	62.5&	125&	125&	%
ECorL	5-20	0.25-1.0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	—	—	#
EPL	250-500	12.5-25	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	—	—	#
EIL	3.9	0.24	250	62.5	—	4.9	n.d.	n.d.	**
ECL	10	0.25-0.50	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	—	—	##
EVesL	+	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	%%
EVL	—	n.d.	—	n.d.	—	n.d.	—	n.d.	@
EEL EL	+	+	+	+	—	+	—	n.d.	@@
ECosL	+	n.d.	n.d.	n.d.	—	n.d.	—	n.d.	%%/%

Data taken or calculated from references. Values are expressed as minimal agglutination concentrations (ug/ml).

&: Papain-treated erythrocytes.

NT: Non- trypsinized erythrocytes

T: Trypsinized erythrocytes

* Peña et al, 1988

% Gilboa-Garber and Mizrahi, 1981

%% Nanne and Aragón, 1991

Lis et al, 1985

** Bhattacharyya et al, 1981

Iglesias et al, 1982

%% Kortt, 1986

@ Datta and Basu, 1981

@@ Perez, 1984; Montes de Gómez and Pérez, 1974.

Erythrina lectins with a slight preference for O cells; EIL and ESubL showed significantly higher activity towards the O group (Bhattacharyya et al, 1981; Datta and Basu, 1981). Sudakevitz et al (1991) have shown that EIL and ECorL exhibit H/Hi blood group preference and were not inhibited by the saliva from ABO (H) secretors. Trypsinization of cells usually increases the susceptibility to agglutination by 4–67 fold. The minimal concentrations of lectins necessary for agglutination are in the range 3 to 15 $\mu\text{g/ml}$.

Table 4 shows the agglutination of animal erythrocytes by *Erythrina* lectins. In all cases, excepting EVarL, rabbit erythrocytes were agglutinated whereas dog and sheep RBCs were not. Horse erythrocytes, whenever tested, have showed a consistent lack of agglutinability (Data and Basu, 1981; Pérez, 1984). Agglutination of guinea pig RBCs has been reported with *E. guineensis* and *E. edulis* (Lee et al, 1977; Montes de Gómez and Pérez, 1974); EIL even at 20 mg/ml did not agglutinate guinea pig erythrocytes (Bhattacharyya et al, 1981).

The *Erythrina* lectins differ significantly in their mitogenic ability as shown by Table 5. ECorL and ECL exhibited specificity towards human T lymphocytes; the former requiring treatment of lymphocytes with neuraminidase. Lis et al (1985) have reported mitogenic activity for most of the *Erythrina* lectins studied by them but no data about the doses required for stimulation is available.

Table 5
Mitogenic activity of *Erythrina* lectins

Species	Dose for maximum stimulus ($\mu\text{g/ml}$)	Reference
<i>E. corallodendron</i>	50	Gilboa-Garber and Mizrahi, 1980.
<i>E. cristagalli</i>	100	Iglesias et al, 1982
<i>E. humeana</i>	non-mitogenic	Lis et al., 1985
<i>E. zeyheri</i>	non-mitogenic	Lis et al, 1985
<i>E. edulis</i>	non-mitogenic	Peña et al, 1988

Information on interactions with other cell types is scarce. Mouse thymocytes or splenocytes were not stimulated by *Erythrina* lectins (Lis et al, 1985). ECL specifically recognized feline monocytes, discriminating them from feline lymphocytes; in contrast ECorL behaves similarly towards the two cell classes (Whitehurst et al, 1990).

Carbohydrate binding

All the *Erythrina* lectins are inhibited by the galactosyl moiety with varying strength as indicated in Table 6. Common mono-, di- or trisaccharides devoid of galactose (not included in the Table), showed no inhibitory ability even at 100 mM.

The most potent inhibitors of agglutination are N-acetyllactosamine and biantennary or

Table 6
Carbohydrate inhibition of agglutination by *Erythrina* lectins

Carbohydrate	Relative inhibitory activity					
	ERL*	EEL**	ECL+	EIL#	EVesL&	ECorL%
D-galactose	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
N-Acetylgalactosamine	2.5	5.1	2.0	2.0	5.0	1.9
Methyl- α -D-galactoside	2.2	4.4	2.8	2.0	2.0	1.5
Methyl- β -D-galactoside	2.2	2.2	1.0	4.0	1.0	1.0
p-Nitrophenyl- α -D-galactoside	n.d.	n.d.	3.0	2.0	10.0	1.6
p-Nitrophenyl- β -D-galactoside	8.3	8.4	6.7	8.0	20.5	3.2
D-Galactosamine	—	0.3	0.7	0.1	0.3	n.d.
D-Lactose	3.7	14.9	6.7	4.0	8.0	2.7
N-Acetyllactosamine	n.d.	n.d.	33.7	n.d.	n.d.	19.0
D-Melibiose	3.6	1.8	n.d.	2.0	2.0	n.d.
D-Raffinose	—	0.5	1.9	1.0	1.0	n.d.

* Data taken from Peña et al, 1988

** Data calculated from Pérez, 1984

+ Data calculated from Iglesias et al, 1982

Data calculated from Bhattacharyya et al., 1981

& Data calculated from Kortt, 1986

% Data taken from Lis et al, 1985

triantennary oligosaccharides containing two or three terminal N-acetylglucosamines (Lis et al, 1985). The strong inhibition of all *Erythrina* lectins with p-Nitrophenyl-D-galactoside suggests that a hydrophobic binding site is close to the carbohydrate binding site. This has been confirmed by structural studies on ECorL (Shaanan et al, 1991). The carbohydrate specificity of ECL has been studied in detail by quantitative precipitin reaction, hapten-inhibition assays and spectrofluorometry. It was shown that the lectin has an extended binding site that accommodates N-Acetylglucosamine with a significant thermodynamic contribution of the 2-acetamido group of N-acetylglucosamine (Kaladas et al, 1982; de Boeck et al, 1984).

The requirement of free C'-3, C'-4 and C'-6 hydroxyls in the galactosyl residue is a general feature of the carbohydrates that inhibit the *Erythrina* lectins as can be deduced from Table 6. It is noteworthy to point out that there are some differences between the lectins in regard to their inhibition by galactosamine and raffinose.

Structural properties

Primary structure

The amino acid composition of the *Erythrina* lectins (Table 7) shows the characteristic small

Table 7
Amino acid composition of the *Erythrina* lectins

Amino acid	EVesL*	ECL**	EIL#	ERL%	ECorL+
Lys	22	20	18	22	19
His	12	8	10	6	9
Arg	13	11	11	7	11
Asp	65	62	63	65	60
Thr	43	43	44	28	41
Ser	48	47	51	71	47
Glu	52	55	61	64	58
Pro	39	39	34	23	39
Gly	40	39	38	47	41
Ala	43	40	40	22	40
Cys	0	0	0	8	0
Val	44	42	42	20	33
Met	6	6	6	6	4
Ile	31	30	29	17	29
Leu	38	37	37	18	36
Tyr	20	20	22	10	18
Phe	28	28	29	11	28
Trp	9	11	13	16	n.d.

Results are expressed as residue/mol

* Taken from Kortt, 1986

** Taken from Iglesias et al, 1982

Taken from Horejsi et al, 1980

% Taken from Peña et al, 1988

+ Taken from Lis et al, 1985

content of methionine and the absence, with the exception of ERL, of cysteine observed with most lectins. As a whole, the number of residues/mol is similar between the examined lectins, the acidic and hydroxy amino acids being predominant.

Table 8 shows the N-terminal sequence of some studied lectins where ECorL is representative of nine *Erythrina* lectins (not included in Table 8) analyzed by Lis et al (1985); these lectins have identical N-terminal sequences down to the ninth residue. A high degree of homology is evident among the lectins shown in Table 8; Glu at position 2 and 12, Ser at position 7 and Phe at positions 6, 8 and 11 are invariant. Most of these residues are also highly conserved in the sequences of lectins from various tribes; Phe at positions 6 and 11 is the most striking example.

In some lectins Val is replaced by Ala as N-terminal and interestingly the sequence Asn-Leu-Thr of ECorL, where the glycosylation site has been assigned (Adar et al, 1989), is replaced by Ser-Leu-Thr in EVesL.

Among the *Erythrina* lectins only ECorL has been completely sequenced (Adar et al, 1989) and it exhibits an extensive homology with lectins from the tribes *Vicieae*, *Diocleae* and *Lotoideae* (Sharon and Lis, 1990; Pérez et al, 1991). It is remarkable that from the nine amino acids involved in metal binding in ConA seven are conserved not only in ECorL but in the rest of lectins as well. This suggests that the metal binding site should be the same in all lectins. In contrast, only two out of the five amino acids of ConA involved in carbohydrate binding, are conserved in the other lectins.

The sequence of *E. corallodendron* lectin cDNA was determined by Arango et al (1990). These authors compared the deduced amino acid sequence to the chemically-determined sequence of the lectin and found a very high homology between them except at seven positions corresponding to variable regions of the legume lectins. The deduced sequence shows at the N-terminus a putative signal leader peptide and at the C-terminus a short peptide (12 amino acids) which suggests a post-transcriptional modification of the protein. In this respect the processing of the *Erythrina* lectins would be very similar to that observed for pea lectin (Higgins et al, 1983).

Tertiary structure

Table 9 shows the crystalline parameters of ECorL and ERL. The crystals were obtained by vapour diffusion in hanging drops equilibrated against solvents that differ in their composition (Saper et al, 1987; Rojas and Pérez, 1990; Shaanan et al, 1991). In the absence of carbohydrate the two lectins show the same behaviour as they crystallize in the hexagonal space group $P6_1$, ($P6_5$);

Table 8
N-terminal sequence of *Erythrina* lectins

	Sequence																								Reference			
	1								10								20											
ECorL	V	E	T	I	S	F	S	F	S	E	F	E	P	G	N	D	N	L	T	L	Q	G	D	S	L	P	...	*
																		###										
EVesL	V	E	T	I	S	F	S	F	S	E	F	E	A	G	N	D	S	L	T	L	Q	G	A	S	L	P		**
EIL	V	E	V	L(F)	F(A)	F																						***
EPL	V	E	T	I	S	F	S	F	S	K	F	E	A	G														****
EFL	A	E	T	I	S	F	S	F	S	E	F	E	P	G	N													****
ECosL	A	E	T	M	T	F																						*****
EVL	V	E	T	I	S	F	S	F	S	E	F	E	A	G	N	D	X	L	T	L	Q	G	A	A	L	I	...	*****

###: Glycosilation site

* : Adar et al, 1989

** : Kortt, 1986

*** : Bhattacharyya et al, 1986

**** : Lis et al, 1985

***** : Perez (unpublished results), 1991

***** : Yamasaki et al, 1992

the unit cells have the same dimensions and in both cases there is one dimer of Mr 60000 in the assymetric unit. The crystals diffract to at least 2.5Å and are stable; therefore they are suitable for high-resolution X-ray analysis. If ECorL is crystallized as the lectin-lactose complex (Shaanan et al, 1991) the crystals are monoclinic C2 and contain one monomer in the assymetric unit. The three-dimensional structure of ECorL, solved at 2 Å resolution with an R value of .190, is very similar to those described for ConA, pea, fava bean and *Griffonia simplicifolia* lectins (Sharon and Lis, 1990). The main structural element is β -sheet and the folding of the polypeptide chains in the carbohydrate binding site is very similar in all lectins; the galactosyl moiety is estabilized at this site by means of hydrogen bonds and hydrophobic interactions. A distinctive feature is the well-ordered N-linked heptasaccharide chain that constrains the protein to acquire a quaternary structure different to that observed with mannose/glucose-binding lectins. Comparison of the tertiary structures of

lectins illustrate the fact that carbohydrate-binding sites are flexible enough to orientate the specific ligands (sugars) with respect to the amino acid residues involved in the binding.

Recently Rojas et al (1992, unpublished results) have solved the tertiary structure of *E. rubrinervia* lectin at 3Å resolution with an R value 0.21. The protein has a conformation very similar to that determined for *E. corallodendron* lectin; refinement of the model awaits the determination of its primary structure.

Concluding remarks

The considerable amount of available information about *Erythrina* lectins has allowed to establish the general features of this class of proteins and comparison with ConA, the most extensively studied lectin, has revealed unsuspected common characteristics that may well be valid for lectins from other tribes.

Table 9
Crystalline parameters of *Erythrina* lectins

	<i>E. corallodendron</i> *	<i>E. rubrinervia</i> **	<i>E. corallodendron</i> ***
Space group	P 6 ₁ (P 6 ₅)	P 6 ₁ (P 6 ₅)	C 2
Unit cell dimensions			
a (Å)	136.3	135.1	84.40
b (Å)	136.3	135.1	73.05
c (Å)	83.2	83.0	71.40
β			113.42°
Crystal dimensions (mm)	1.0 x 0.4 x 0.4	0.6 x 0.3 x 0.2	
Subunits per assymetric cell	2	2	1

* Saper et al, 1987

** Rojas and Pérez, 1990

*** Shaanan et al, 1991

In spite of the close homology existing between the *Erythrina* lectins, they show several differences in their ability to interact with animal cells. This may result from fine, yet undetected, variations in tertiary structure. More information on this field will probably help to clarify the point.

Studies on the biosynthesis of these proteins are virtually nonexistent and it is foreseeable that research will be done in this field. For example, to establish the glycosylation pattern, if and how post-transcriptional events lead to the mature protein and how the lectin is channeled to protein bodies will help to propose a general biosynthetic pattern for lectins.

Last but not least, to establish if "in vivo" these proteins are associated with other seed proteins and how the complex works, may throw new light on the physiological function (s) of lectins.

Acknowledgments

Useful discussions with Drs M. Richardson and S. Phillips are gratefully acknowledged. I wish to thank D. Pérez for his help in typing the manuscript. This work was supported by Colciencias and the Departamento de Química, Universidad Nacional.

References

- Adar, R., M. Richardson, H. Lis & N. Sharon, 1989. The amino acid sequence of *Erythrina corallodendron* lectin and its homology with other legume lectins. *FEBS Lett.*, 257, 81-85.
- Arango R., S. Rozenblatt & N. Sharon, 1990. Cloning and sequence analysis of the *Erythrina corallodendron* cDNA. *FEBS Lett.*, 264 109-111.
- Ashford D.A., R.A. Dwek, T.W. Rademacher, H. Lis & N. Sharon. 1991. The glycosylation of glycoprotein lectins. Intra- and inter-genus variation in N-linked oligosaccharide expression. *Carbohydr. Res.*, 213, 215-227.
- Bhattacharyya, L., P.K. Das, & A. Sen. 1981. Purification and properties of D-galactose-binding lectins from some *Erythrina* species: Comparison of properties of lectins from *E. indica*, *E. arborescens*, *E. suberosa* and *E. lithosperma*. *Arch. Biochem. Biophys.*, 211, 459-470.
- Bhattacharyya, L., A. Ghosh & A. Sen, 1986. A comparative study on lectins from four *Erythrina* species. *Phytochemistry* 25, 2117-2122.
- De Boeck, H., F.G. Loontjens, H. Lis, & N. Sharon, 1984. Binding of simple carbohydrates and some N-acetylglucosamine-containing oligosaccharides to *Erythrina cristagalli* agglutinin as followed with a fluorescent indicator ligand *Arch. Biochem. Biophys.*, 234, 297-304.
- Boyd, W.C., E. Wazczenko-Zacharczenko & S. Goldwasser, 1961. *Transfusion* 1, 374.
- Datta, T.K. & P.S. Basu, 1981. Identification, isolation and some properties of lectin from the seeds of Indian coral tree (*Erythrina variegata* (Linn.) var. *orientalis* (Linn.) Merrill) *Biochem. J.*, 97, 751-753.
- Dyke S.F. & S.N. Quessy, 1981. *Erythrina* and related alkaloids in *The Alkaloids* (Manske R.H.F., Rodrigo R.G.A., eds.) Vol. 18, p 1-98 Academic Press, New York.
- Fukuda N., T. Hidaka & H. Yomo, 1990. Isolation and characterization of a lectin from *Erythrina variegata* (Linn.) var *orientalis* seeds *Agr. Biol. Chem. Tokyo*, 54, 413-418.
- Gilboa-Garber, N. & L. Mizrahi, 1981. A new mitogenic D-galactosephilic lectin isolated from seeds of the coral-tree *Erythrina corallodendron*. Comparison with *Glycine max* (soybean) and *Pseudomonas aeruginosa* lectins. *Can. J. Biochem.*, 59, 315-320.
- Goldstein, I.J. & R.D. Poretz, 1986. Isolation, physicochemical characterization, and carbohydrate-binding specificity of lectins, in *The Lectins* (Liener I.E., Sharon N. and Goldstein I.J., eds), p. 161, Academic Press, Orlando.
- Higgins T.J.V., P.M. Chandler, G. Zurawski S.C. Button & D. Spencer, 1983. The biosynthesis and primary structure of pea seed lectin *J. Biol. Chem.*, 258, 9544-9549.
- Horejsi, V., M. Ticha, J. Novotny, J. & J. Kocourek, 1980. Studies on lectins. XLVII. Some properties of D-galactose binding lectins isolated from the seeds of *Butea frondosa*, *Erythrina indica* and *Momordica charantia*. *Biochem. Biophys. Acta*, 623, 439-448.
- Iglesias, J.L., H. Lis, H., & N. Sharon, 1982. Purification and properties of a D-galactose/N-acetyl-D-galactosamine-specific lectin from *Erythrina cristagalli* *Eur. J. Biochem.* 123, 247-252.
- Joubert, F.J. & N. Sharon, 1985. Proteinase inhibitors from *Erythrina corallodendron* and *Erythrina cristagalli* seeds *Phytochemistry* 24, 1169-1179.
- Kaladas, P.M., E.A., Kabat, J.L. Iglesias, H. Lis, & N. Sharon. 1982. Immunochemical studies on the combining site of the D-galactose/N-acetyl-D-galactosamine specific lectin from *Erythrina cristagalli* seeds. *Arch. Biochem. Biophys.*, 217, 624-637.
- Kortt, A.A. 1986. Characterization of a lectin from the seeds of *Erythrina vespertilio* *Phytochemistry*, 25, 2371-2374.
- Krukoff, B.A., 1982. Notes on the species of *Erythrina* XIX *Phytologia* 51, 440-457.
- Krukoff, B.A., & R.C. Barneby, 1973. Notes on the species of *Erythrina* VII. *Phytologia* 27, 108-141.

- Lee, D.W., G.S. Tan & F.Y. Liew, 1977. A survey of lectins in Southeast Asian leguminosae *Planta Med.*, 31, 83-93.
- Lis, H., J.F. Joubert & N. Sharon, 1985. Isolation and properties of N-acetylglucosamine-specific lectins from nine *Erythrina* species *Phytochemistry*, 24, 2803-2809.
- Makela, O., 1957. Studies in hemagglutinins of leguminosae seeds *Ann. Med. Exp. Biol. Fenn.*, 35, suppl. 11, 1-133.
- Martin, T., & G. Bomchil, 1966. Haemagglutinins in argentinean leguminosae seeds *Vox Sang.*, 11, 54-58.
- Montes de Gómez, V. & G. Pérez, 1974. Attempts of purification, specificity and inhibition of the lectin from *Erythrina edulis* *Abstr. Sixth Annual Miami Winter Symp.*, p. 88.
- Nanne, C.I. & F. Aragón, 1991. Aislamiento, purificación y caracterización de una lectina de la semilla del poró, *Erythrina costaricensis* (Leguminosae) *Rev. Biol. Trop.*, 39, 15-21.
- Peña, C., F. Villarraga, & G. Pérez, 1988. A lectin from the seeds of *Erythrina rubrinervia* *Phytochemistry*, 27, 1045-1048.
- Pérez, G., C. de Martínez, & E. Díaz, 1979. Evaluación de la calidad de la proteína de la *Erythrina edulis* (Balú) *Arch. Lat. Nutr.*, 29, 193-207.
- Pérez, G., 1984. Isolation and characterization of a lectin from the seeds of *Erythrina edulis* *Phytochemistry*, 23, 1229-1232.
- Pérez, G., C. Pérez, B. Sousa-Cavada, R. Moreira & M. Richardson, 1991. Comparison of the amino acid sequence of the lectins from seeds of *Dioclea lehmanni* and *Canavalia maritima* *Phytochemistry*, 30, 2619-2621.
- Rojas, C. & G. Pérez, 1990. Preliminary crystallographic study of the *Erythrina rubrinervia* lectin. *J. Mol. Biol.*, 214, 21-22.
- Saper, M.A., H. Lis, N. Sharon & B. Shaanan, 1987. Crystallization and preliminary X-ray diffraction studies of the lectin from *Erythrina corallodendron* *J. Mol. Biol.*, 193, 823-824.
- Shaanan B., H. Lis & N. Sharon, 1991. Structure of a legume lectin with an ordered N-linked carbohydrate in complex with lactose. *Science*, 254, 862-866.
- Sharon, N., & H. Lis, 1990. Legume lectins. A large family of homologous proteins *FASEB J.*, 4, 3198-3208.
- Shieh, H.S. et al, 1990. Crystallization of a chymotrypsin inhibitor from *Erythrina caffra* seeds. *J. Mol. Biol.*, 212, 15-16.
- Sudakevitz D., N. Gilboa-Garber, C. Levene, R. Sela & L. Bhattacharyya 1991. *Erythrina* lectins detect the H/HI blood groups ZBL. *Bakt.*, 275, 343-350.
- Whitehurst, C.E., N.K. Day & N. Gengozian, 1990. Sugar competition assays reveal high affinity receptors for *Erythrina cristagalli* lectin on feline monocytes *J. Immunol. Methods*, 131, 15-24.
- Yamasaki N., M. Kimura O. Yamaguchi & M. Araki, 1992. Isolation and characterization of isolectins from *Erythrina variegata* seeds. *J. Chromat.*, 597, 207-211.

UNA NUEVA ESPECIE DE *Anthirrea* (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE: MORPHINAE), DE LA CORDILLERA OCCIDENTAL DE COLOMBIA

por

M. Gonzalo Andrade-C.*

Resumen

Andrade-C., M.G.: Una nueva especie de *Anthirrea* (Lepidoptera: Nymphalidae: Morphinae), de la Cordillera Occidental de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 555-558, 1993. ISSN 0370-3908.

Se nomina y describe una especie nueva de *Anthirrea* Boisduval, 1870 de la Cordillera Occidental; se ilustra su genitalia y se anexa una fotografía del Holótipo.

Abstract

A new specie of *Anthirrea*, from Occidental Mountain is described; illustration of its genitalia and a photograph of the Holotype is included.

Introducción

La subfamilia Morphinae con los géneros *Morpho* Fabricius, *Anthirrea* Boisduval y *Caerois* Hübnér es endémica para el Neotrópico; en Colombia se encuentran 15 especies de los tres géneros, siendo el país con el más alto número de especies para esta subfamilia.

Las plantas hospedantes de las especies de la subfamilia Morphinae pertenecen a las familias Arecaceae, Fabaceae, Menispermaceae, Mimosaceae, Poaceae y Sapindaceae, (De Vries, 1987).

El género *Anthirrea* presenta un amplio rango de distribución, se encuentra en Guatemala, Costa Rica, Panamá, Venezuela, Colombia, Ecuador,

Perú y Brasil. Las especies colombianas de este género viven entre los 200 m y los 1740 m, aunque la mayoría se encuentran en zonas montañosas y son de costumbres umbrófilas.

Durante la realización del inventario de mariposas se colectó un ejemplar en el Alto de Pisonés ubicado en la Cordillera Occidental a los 5° 30' de Latitud Norte y los 76° 10' de Longitud Oeste; este lugar es bastante interesante desde el punto de vista zoogeográfico, ya que se podría definir como una zona de transición biótica en donde se superponen dos grupos de especies, uno procedente de las zonas bajas del Chocó y el otro de la zona andina y subandina; en ninguna otra comunidad o tipo de vegetación es tan manifiesta esta disposición de los elementos bióticos como en esta área, ya que se entremezclan características edáficas (abundancia de materia orgánica), fisiográficas (pendientes pronunciadas), y de luminosidad, además de las precipitaciones generalmente superiores a los 1500 mm.

* Instituto de Ciencias Naturales-MHN, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, D.C., Colombia.



Figura 1. Vista dorsal y ventral del Holótipo de *Anthirrea isabelae*, ICN-L 8992.

Para la Cordillera Occidental colombiana se han registrado aproximadamente 450 especies de mariposas, lo cual la hace una de las zonas de mayor diversidad y a la vez menos estudiada.

Materiales y Métodos

La descripción de los colores de las alas se hizo con referencia a la Tabla de coloración de Ridgway (1912); la disección de la genitalia se realizó según la técnica descrita por Clarke (1941). Las abreviaturas utilizadas son las siguientes: AA = ala anterior; AP = ala posterior; CD = celda discal;

Cu1 = vena cubital uno; Cu2 = vena cubital dos; M1 = vena media uno; M2 = vena media dos; M3 = vena media tres; Rs = vena subradial; 1A = vena anal uno; las áreas y márgenes descritas coinciden con Andrade-C (1990).

Anthirrea isabelae Andrade-C. sp. nov.

(Figs. 1, 2A-2C)

Holótipo. Adulto macho, ICN-L 8992, Gen. No. 426, en la colección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional

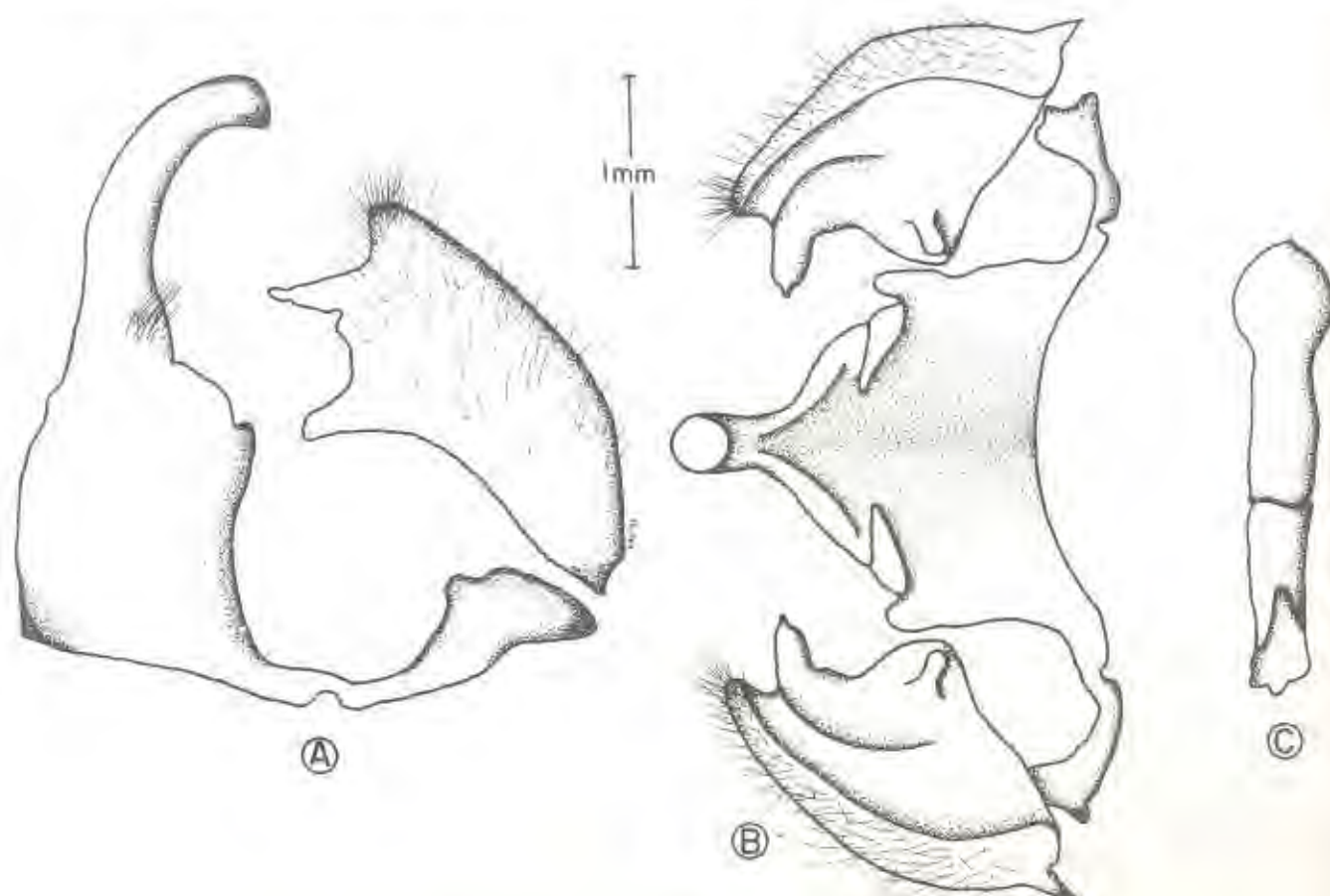


Figura 2. Genitalia del macho de *Anthirrea isabelae*. A. Vista lateral de la valva izquierda y del uncus. B. Vista ventral interna de las valvas y del uncus. C. Vista lateral del edeago.

de Colombia, Santafé de Bogotá; G. Andrade-C., Leg., (GAC 3470), junio-4-1992, 1740 m.

Localidad Típica. Alto de Pisones, Municipio de Mistrató, Inspección de Policía de Geguadas, Departamento de Risaralda, Colombia.

Etimología. El epíteto específico alude a la profesora Isabel S. de Arévalo, eminente entomóloga del Instituto de Ciencias Naturales, que ha dedicado gran parte de su vida al estudio de los insectos en Colombia y en especial a los Agromyzidae (Diptera).

Descripción del Holótipo

MACHO.— AA, tamaño (55 mm), en vista dorsal, desde el área basal hasta el área media es de color "Chestnut-Brow"; desde el área media hasta el área marginal "Sepia", el área marginal y el margen costal "Argus Brown"; posee tres ocelos, el primero, ubicado entre M1 y M2 color "Ontario Violet" con una mancha "White" pequeña en el centro, el segundo, entre M3 y Cu1 y el tercero entre Cu1 y Cu2, estos dos "Ontario Violet" con una mancha "White" pequeña, con un borde "Sepia" y una mancha "Orange" que rodea los dos últimos ocelos y parte del primero. —AA en vista ventral "Antique Brown" con dos manchas "Light Ochraceous-Salmon" en la CD posee pequeños puntos "Light Ochraceous-Salmon" sobre el color "Antique Brown". —AP en vista dorsal, desde el área basal hasta el área media "Chestnut-Brow"; desde el área media hasta el área marginal "Sepia", el área marginal y margen anal "Argus Brown"; posee ocho ocelos, los cuatro primeros "Orange" ubicados así: el primero, grande, entre Rs y M1, el segundo, grande, entre M1 y M2, el tercero, grande, entre M3 y Cu1, el cuarto muy pequeño, entre Cu1 y Cu2; los cuatro últimos "Ontario Violet" con una mancha "White", el primero, pequeño, entre M1 y M2, el segundo, grande, entre M3 y Cu1, el tercero, grande, entre Cu1 y Cu2, el cuarto pequeño, entre Cu2 y 1A. —AP en vista ventral "Antique Brown" con el área basal "Light Ochraceous-Salmon", también posee pequeños puntos "Light Ochraceous-Salmon" sobre "Antique Brown".

HEMBRA. — Desconocida

Distribución y Ecología

El hábitat del ejemplar tipo permite presumir que *Anthirrea isabelae* esté restringida a bosques andinos primarios; la especie hasta el presente se conoce únicamente en el Alto de Pisones, ubicado en el departamento de Risaralda a 1740 m de altitud, se le observa volando en el crepúsculo más o menos entre las 17 y 19 horas; sus orugas se alimentan de *Calyptreryne* sp. y de *Geonoma longivaginata* (Arecaceae). Al parecer, es la especie del género que tiene el rango altitudinal más alto, ya que *Anthirrea pterocopa* Godman & Salvin habita entre los 700 y los 1400 m, *Anthirrea miltiades* (Fabricius) llega hasta los 400 m, *Anthirrea philaretus* Felder ocupa la franja comprendida entre 900 y 1400 m, y *Anthirrea tomasia* Butler llega hasta los 500 m.

Agradecimientos

A la Corporación Autónoma Regional de Risaralda CARDER, entidad que financió el proyecto "Inventario de las mariposas Lepidoptera: Rhopalocera para el departamento de Risaralda"; a Favio González por sus comentarios críticos sobre el manuscrito.

Bibliografía

- Andrade-C., M.G., 1990. Clave para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera de Colombia. *Caldasia* 16 (77): 197-200.
- Clarke, G.J.F., 1941. The preparation of slides of the genitalia of Lepidoptera. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*. 36 (4): 149-161.
- De Vries, Ph. J., 1987. The butterflies of Costa Rica and their Natural History, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press. 327 pp.
- Ridgway, R., 1912. Color standards and color nomenclature. Published by the author, Washington, D.C. 43 pp. 52 plates.

UNA NUEVA ESPECIE DE *Hyla* DEL GRUPO *larinopygion* (AMPHIBIA: ANURA: HYLIDAE) DEL SUR DE LA CORDILLERA CENTRAL DE COLOMBIA

por

María Cristina Ardila-Robayo, Pedro M. Ruiz-Carranza
& Sonia H. Roa-Trujillo*

Resumen

Ardila-Robayo, M.C., P.M. Ruiz-C. & S.H. Roa-T.: Una nueva especie de *Hyla* del Grupo *larinopygion* (Amphibia: Anura: Hylidae) del sur de la Cordillera Central de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 559-566, 1993. ISSN 0370-3908.

Se nomina y describe una nueva especie de *Hyla* grupo *larinopygion* (*Hyla caucana*) de los bosques nublados de subpáramo en el sur de la Cordillera Central de Colombia, con información novedosa sobre la morfología larval; se amplía el conocimiento de la distribución de *H. larinopygion*.

Palabras clave. Amphibia, Anura, Hylidae, Grupo *Hyla larinopygion*, nueva especie, taxonomía, Sur Cordillera Central, Colombia.

Abstract

A new species of *Hyla* Group *larinopygion* is nominated and described from the cloud forest of the subparamo in the south of the Cordillera Central, Colombia. Larval's morphological characters are given. The distribution of *H. larinopygion* is amplified.

Key words. Amphibia, Anura, Hylidae, Group, *Hyla larinopygion*, new specie, taxonomy, South Cordillera Central, Colombia.

Introducción

Como lo anotan Duellman (1989), Ruiz-C. & Ardila-R. (1991), el grupo *Hyla larinopygion* es uno de los cuatro grupos naturales de *Hyla* restringidos a los Andes en selvas nubladas al norte de la Depresión de Huancabamba (Andes septentrionales del Perú). Con la especie aquí descrita se eleva a 8 el número de especies de este grupo: *H. larinopygion* Duellman, 1973 de la Cordillera Central

("Oriental" *sic in* Duellman l.c.) en el Departamento del Cauca, Colombia; *H. lindae* Duellman & Altig, 1978 del N y S de los Andes orientales del Ecuador; *H. pantosticta* Duellman & Berger, 1982 de las laderas amazónicas de los Andes en el sur de la Cordillera Oriental de Colombia y nororiente del Ecuador; *H. sarampiona* Ruiz-C. & Lynch, 1982 del flanco occidental de la Cordillera Occidental al S de Colombia; *H. pacha* Duellman & Hillis, 1990 del Sureste del Ecuador; *H. psarolaima* Duellman & Hillis, 1990 de la vertiente oriental del Macizo Central Colombiano y Este de los Andes ecuatorianos; *H. ptychodactyla* Duellman & Hillis, 1990 del suroccidente de los Andes del Ecuador.

* Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, D.C., Colombia.

Hyla caucana sp. nov. (Fig. 1)

Hyla sp. A. Duellman & Hillis, 1990: 16 (en clave, 17 cita en el texto, basada en un paraipo, KU 189598)



Figura 1. *Hyla caucana* sp. nov. Vista lateral, macho adulto, paratopónimo.

Holotipo. Hembra adulta depositada en la colección batracológica del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, número ICN 7071, coleccionada por Pedro M. Ruiz-C., octubre 30 de 1980.

Localidad típica. COLOMBIA, Departamento de Cauca, Municipio de Páez (Belalcázar), km 34.5 carretera Belalcázar a Tacueyó, hacienda Montenegro, flanco oriental de la Cordillera Central, 2° 50' latitud N, 76° 4' longitud W de Greenwich; 2400 m.

Paratopótipos. Hembra adulta ICN 7240. Machos adultos: ICN 7002, 7056, 7072-6, 7238, 7241-8, 7250-2, 7055, 7239 y 7253 (cráneos coloreados), KU 189598 (Ex ICN 7249) coleccionados con el holotipo, por P.M. Ruiz-C., P. Bernal, J.M. Renjifo, octubre 27-30 de 1980.

Paratípos. Machos adultos: Departamento de Cauca, Municipio Inzá, vereda Río Sucio, Km. 66-67 carretera Popayán a Inzá, 2660-2700m, ICN 11682, 12148, cols. P. Bernal, J.V. Rueda, P.M. Ruiz-C., marzo 24 y noviembre 26 de 1982.

Etimología. El epíteto específico de la nueva especie es un gentilicio alusivo al Departamento del Cauca, de donde procede la serie típica.

Diagnos. *Hyla* del grupo *larinopygion*, reconocible por la siguiente combinación de caracteres: 1) borde ulnar ventral externo con hilera de pequeños tubérculos; 2) apéndice dérmico del talón triangular de mediano tamaño; 3) superficies dorsales de cabeza y tronco café a café rojizo con barras transversas o pequeñas manchas café oscuro y pecas amarillas; flancos troncales, superficies anterior

y posterior del antebrazo y de los muslos, pierna y pie ocultos con barras enteras o incompletas naranja o amarillo intenso con interespacios negros; discos digitales manuales y pediales amarillos; 4) gula café oscuro, vientre y superficies ventrales de los miembros negros uniforme y densamente punteados de blanco, manchitas naranja en gula y vientre; 5) tamaño grande (LRC = $\bar{x}$ = 63.8 mm, N = 2 en las hembras y $\bar{x}$ = 58.7, N = 22 en los machos).

Del Grupo *Hyla larinopygion* tres especies tienen los discos digitales manuales y pediales amarillos: *H. lindae*, *H. caucana* e *H. pantostieta*, pero *H. lindae* es de color dorsal y ventral café oscuro, mientras que en *H. caucana* el color del dorso es café a café rojizo con barras transversas café oscuro, el color ventral de fondo es negro con abundantes puntos blancos y los flancos, muslos, pierna y pie ocultos con barras naranja. *H. pantostieta* tiene las superficies dorsales densamente moteadas de naranja y las superficies ventrales contrastantes crema y negro.

Descripción. Cuerpo moderadamente robusto; cabeza ligeramente más ancha que larga; anchura cefálica equivalente al 33.0-37.0% ($\bar{x}$ = 35.0%, S = 0.957, N = 22) de la longitud rostro-cloacal (LRC) en los machos y al 33.3-35.0% ($\bar{x}$ = 34.14%, N = 2) en las hembras; rostro subacuminado en vista dorsal, algo truncado a redondeado en perfil lateral, excede en corta distancia el nivel del labio inferior; *canthus rostralis* redondeado, sigmoideo, bien definido; región loreal moderadamente cóncava; labios redondeados obtusamente abultados; ojos dirigidos anterolateralmente; narinas muy ligeramente protuberantes, situadas lateralmente, distancia ojo-narina equivalente al 75.0-92.0% ($\bar{x}$ 82.4%, S = 6.264, N = 23) del diámetro anteroposterior de la órbita en los machos y al 75.8-87.3% ($\bar{x}$ = 81.5, N = 2) en las hembras; superficie dorsal de la cabeza plana, con ligero declive hacia adelante, distancia interorbital equivalente al 24.1-29.6% ($\bar{x}$ = 26.4%, S = 1.887, N = 21) de la anchura cefálica en los machos y al 24.6-26.7% ($\bar{x}$ = 25.7%, N = 2) en las hembras; tímpano dirigido posterodorsalmente, pliegue supratimpánico bastante grueso, con curvatura del extremo posterior de la órbita a la base de inserción del brazo, oculta el borde superior del tímpano, diámetro anteroposterior del tímpano equivalente al 40.7-61.4% ($\bar{x}$ = 51.1%, S = 5.790, N = 22) del diámetro anteroposterior de la órbita en machos y al 43.1-44.8% ($\bar{x}$ = 43.9%, N = 2) en las hembras.

Brazo delgado, antebrazo moderadamente robusto (no hay diferenciación sexual), borde ventrolateral externo ulnar con hilera de tubérculos pequeños, aislados o formando fino reborde; mano grande, dedos relativamente largos con ribetes dérmicos, discos manuales ca. 1.6 veces la anchura de la parte media del dígito correspondiente, redondos, con reborde dérmico; diámetro transversal del disco del dedo III equivalente al 41.7-63.5% ($\bar{x}$ = 50.1%, S = 5.71, N = 22) del diámetro

anteroposterior de la órbita en machos y al 44.8–46.0% ($\bar{x}$ = 45.37%, N = 2) en las hembras; tubérculos subarticulares distales redondos, bastante grandes y prominentes, basales redondos protuberantes, *ca* 1/4 el diámetro de los distales; 1–2 hileras de 5–6 tubérculos supernumerarios, granulares pequeños, se disponen a lo largo de cada metacarpal y de los ribetes dérmicos digitales; tubérculo palmar grande, entero algo cordiforme, o conjunto de 2–3 tubérculos total o parcialmente separados, tubérculo prepolical grande, ovoide, dos veces más largo que ancho sostenido por un sólo elemento óseo triangular angosto; palmeadura manual vestigial entre los dedos I–II–III, con fórmula entre los dedos III y IV (*sensu* Savage & Heyer, 1967) $III 2^{1/2} - 2^{1/2} IV$; excrecencia nupcial en los machos glandular, pequeña, plana, irregular, clara, en algunos ejemplares es de color café debido a secreciones propias puntiformes.

Miembros posteriores algo robustos, longitud de la tibia equivalente al 47.1–51.1% ($\bar{x}$ = 48.8%, S = 1.251, N = 22) de la longitud rostro-cloacal en los machos y al 48.7–50.4% ($\bar{x}$ = 49.56%, N = 2) en las hembras; longitud del pie (desde el borde posterior del tubérculo metatarsal interno al extremo del dedo IV) equivalente al 44.8–48.7% ($\bar{x}$ = 46.9%, S = 1.072, N = 22) de la longitud rostro-cloacal en los machos y al 48.7–49.3% ($\bar{x}$ = 49.0%, N = 2) en las hembras; tubérculo metatarsal externo no diferenciable de los tubérculos supernumerarios plantares que son pequeños, granulares, y localizados sobre los metatarsales; tubérculos subarticulares distales y basales de tamaño similar, redondos pero de diámetro algo menor que los manuales; un apéndice dérmico triangular de mediano tamaño se sitúa en el ángulo externo del talón; tubérculo metatarsal interno ovoide, plano, diámetro transversal *ca.*

1/2 de su longitud; fórmula modal de la palmeadura pedial: $I 2^- - 2^+ II (1^{1/4} - 1^{1/2}) - 2^{1/2} - 2^{3/4} III (1^{3/4} - 2^-) - 2^{3/4} - 3^+ IV (2^{1/2} - 2^{3/4}) - (1^{1/2} - 1^{3/4}) V$.

Piel de las superficies dorsales lisa a muy finamente labrada; gula y pecho muy finamente granular, superficies ventrales de brazo, antebrazo, y tarso granulares, vientre y superficie posteroventral de los muslos marcadamente areolares con gránulos finos; región pericloacal lateral y ventral con gruesos tubérculos, libres o confluentes, orificio cloacal dirigido posteroventralmente situado a nivel superior de los muslos, un engrosamiento dérmico transversal, se observa arriba de la región anal.

Saco vocal medial, sencillo, subgular; hendiduras vocales más bien cortas, dirigidas desde el borde ventrolateral medio de la lengua hacia la articulación mandibular; lengua redondeada con borde posterior libre no escotado; narinas internas grandes, ovoides, no cubiertas por la porción palatal del arco maxilar; procesos dentígeros vomerinos muy prominentes, totalmente transversos, situados in-

mediatamente atrás de las coanas y algo separados o en contacto en la línea media, con 10–14 (N = 7) dientes.

Morfología craneal. Duellman & Hillis (1990: 3,5) caracterizaron el grupo *Hyla larinopygion* utilizando e ilustrando algunos rasgos craneales y el prepólex de *H. lindae*; Ruiz-C. & Ardila-R (1991: 341) dan a conocer e ilustran la morfología craneal de *H. sarampiona* comparándola con *H. labialis* (Grupo *labialis*) e *H. lynchi* (Grupo *bogotensis*); en el presente trabajo se describe la morfología craneal de *H. caucana* como un aporte al conocimiento de las especies del Grupo, con base en el cráneo de un macho adulto (ICN 7253, LRC = 61.9 mm) (Fig. 2) obtenido por coloración diferencial según la técnica de Dingerkus & Uhler (1977) modificada: cráneo bien osificado, esfenotmoides bien osificado, maxila delgada, su extremo posterior se articula por el borde interno con el cuadradoyugal largo y delgado, *pars facialis* de la maxila amplia, presenta un proceso preorbital triangular que no entra en contacto con los nasales, porción palatal de la maxila y premaxila angosta, proceso palatino de la premaxila corto, agudo; nasales pequeños muy angostos, ampliamente divergentes, no articulados distalmente con la *pars facialis* de la maxila; frontoparietales relativamente angostos, articulados al proótico; fontanela frontoparietal pequeña, ovalada; provómeros grandes, separados medialmente por una distancia algo menor que la amplitud de uno, odontóforos vomerinos muy prominentes, rectos, moderadamente largos localizados a nivel de los palatinos; alas del paraesfenoides cortas, y angostas, sus extremos distales ampliamente separados de la rama medial del pterigoides la cual es corta, proceso cultriforme en forma de amplio huso, su extremo anterior no llega por corta distancia a nivel de los palatinos los cuales son angostos y de tamaño moderado; rama anterior del pterigoides llega sólo al límite del 1/3 anterior con el 1/3 medio de la órbita; rama zigomática del escamoso corta, de extremo agudo y de dirección anteroventral, en un ángulo de *ca* 60°.

Coloración *In vivo*. La serie examinada es muy homogénea; dorsalmente cabeza, tronco, miembros anteriores y posteriores café a café rojizo con barras transversas angostas y ocasionales manchas pequeñas, irregulares, redondeadas o alargadas, café oscuro, dos ejemplares tienen algunas manchas muy reducidas amarillas en cabeza y tronco; superficies anterior de brazo, antebrazo y mano, excluido el dedo IV, axila, flancos troncales, superficie anterior y posterior del muslo, pierna y pie ocultos, excluidos los dedos externos con barras completas o incompletas naranja o amarillo intenso sobre negro, o alternando con barras negras; apéndice glandular pericloacal crema; discos digitales manuales y pediales amarillos. Ventralmente: gula café oscuro con o sin manchas más oscuras poco contrastantes; otras superficies ventrales de fondo negro con un gránulo grueso crema o blanco en el centro de cada areola, pecho, vientre

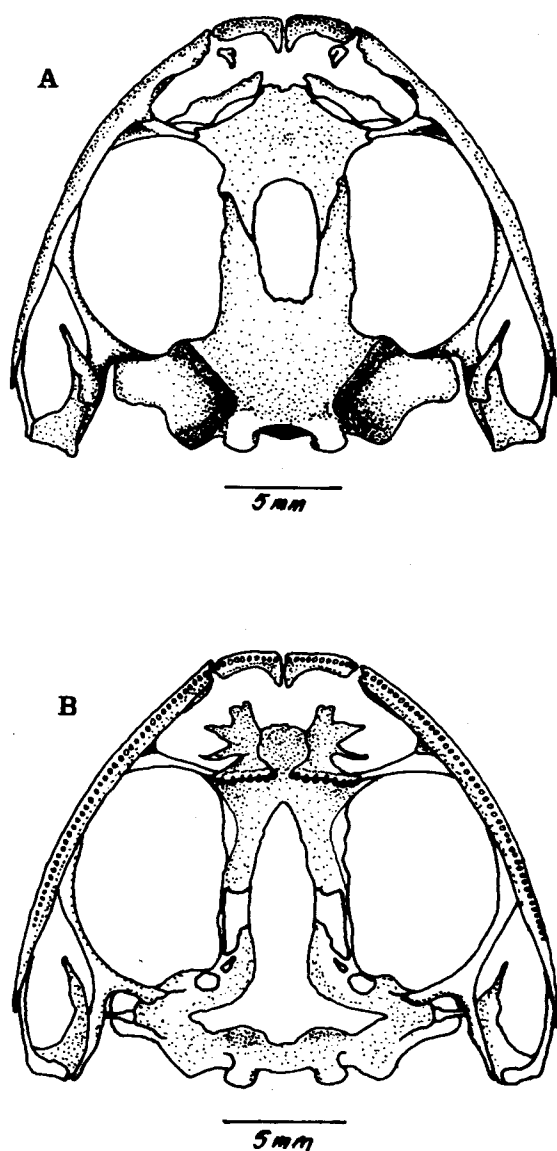


Figura 2. Vistas dorsal (A), ventral (B) del cráneo de *Hyla caucana* sp. nov., ICN 7253, paratopótipo.

en algunos ejemplares con escasas manchitas de tamaño variable naranja; iris amarillo pálido a crema con líneas irregulares café.

Cinco ejemplares juveniles (LRC = entre 27 y 34 mm), coleccionados con los adultos, presentan la siguiente variabilidad cromática: superficies expuestas de cabeza y tronco café a café oscuro; tres con línea vertebral crema (desde el extremo del rostro a la cloaca) y con barras transversas irregulares algo más oscuras (como en los adultos); todos presentan barra café oscuro angostas en los miembros posteriores con interespacios más amplios amarillos; flancos troncales crema con flecos o motas café oscuro sobre amarillo. Ventralmente: amarillentos con motas finas café oscuro en garganta, pecho y vientre, los tres ejemplares más grandes con mayor o menor cantidad de manchas contrastantes; discos, manuales y pediales amarillentos. Región pericloacal glandular blanca. Bordo ventrolateral externo ulnar y tarsal en tres blanco y en

dos sólo con el borde ulnar blanco. Iris crema con líneas irregulares y puntos café oscuro.

Coloración en etanol 70%. Dorsalmente café a café grisáceo con barras algo más oscuras, la coloración crema, amarillo o naranja descrita *in vivo*, se torna crema pálido.

Dimensiones del holótipo. Longitud rostro-cloacal 60.44, longitud cefálica 21.8, anchura cefálica 22.5, diámetro anteroposterior de la órbita 6.9, distancia ojo-narina 5.7, anchura interorbital 6.3, anchura del párpado superior 4.4, distancia entre narinas 4.9, diámetro timpánico anteroposterior 3.0, longitud de la tibia 32.5, longitud del pie 31.4, diámetro del disco del dedo III manual 3.2 mm.

Dimensiones generales. De 22 machos (promedios en paréntesis) y una hembra: longitud rostro-cloacal 55.2–61.9 (58.7), 63.3; longitud cefálica 19.0–21.0 (20.0), 20.0; anchura cefálica 19.4–21.0 (20.5), 21.1; diámetro anteroposterior de la órbita 5.2–6.5 (5.8), 6.7; distancia ojo-narina 4.0–5.7 (4.7), 5.9; anchura interorbital 4.8–6.3 (5.5), 5.8; anchura del párpado superior 4.1–5.3 (4.9), 4.6; distancia entre narinas 4.4–5.0 (4.7), 4.4; diámetro timpánico anteroposterior 2.7–3.5 (3.0), 3.0; longitud de la tibia 26.7–30.7 (28.6), 30.8; longitud del pie 26.1–28.9 (27.5), 31.2; diámetro del disco del dedo III manual 2.4–3.3 (2.9), 3.0 mm.

Distribución y aspectos ecológicos. Conocida de los bosques andinos frecuentemente nublados del flanco oriental al sur de la Cordillera Central a alturas entre los 2400 y los 2720 m, en el Departamento del Cauca, Colombia; la especie vive escondida en la vegetación, a más o menos 2 m sobre quebradas de curso rápido.

Renacuajos. En noviembre 26 de 1982, en el km 67 de la carretera Popayán a Inzá (Cauca), en quebrada cubierta de curso rápido, lecho pedregoso y aguas color canela, ricas en taninos, en el día, Pedro M. Ruiz coleccionó 28 larvas (ICN 12127, 12135, 12142 todas en estadio 25 (*sensu* Gosner, 1960) con las siguientes características (Fig. 3): boca grande dirigida ventralmente, labios bordeados por dos hileras completas de papilas fusiformes; "pico" grande finamente aserrado, la porción superior forma un amplio arco y la inferior una V; cuerpo ovalado, rostro ampliamente redondeado en vista dorsal y redondo en perfil lateral, narinas externas más cercanas al ojo que al extremo rostral (lateral); ojos en posición laterodorsal; espiráculo sinistro, localizado a nivel de la línea media, ca. 1/2 de longitud del cuerpo, dirigido posterodorsalmente, tubo cloacal corto, dextrorso; aleta caudal dorsal no prolongada sobre el cuerpo, y ligeramente más ancha que la ventral, musculatura caudal robusta adelgazándose gradualmente hacia el extremo de la cola, éste es ligeramente redondeado; profundidad de la musculatura caudal, a 1/3 de la longitud de la cola, equivalente al 47.4 – 75.0% ($\bar{x}$ =

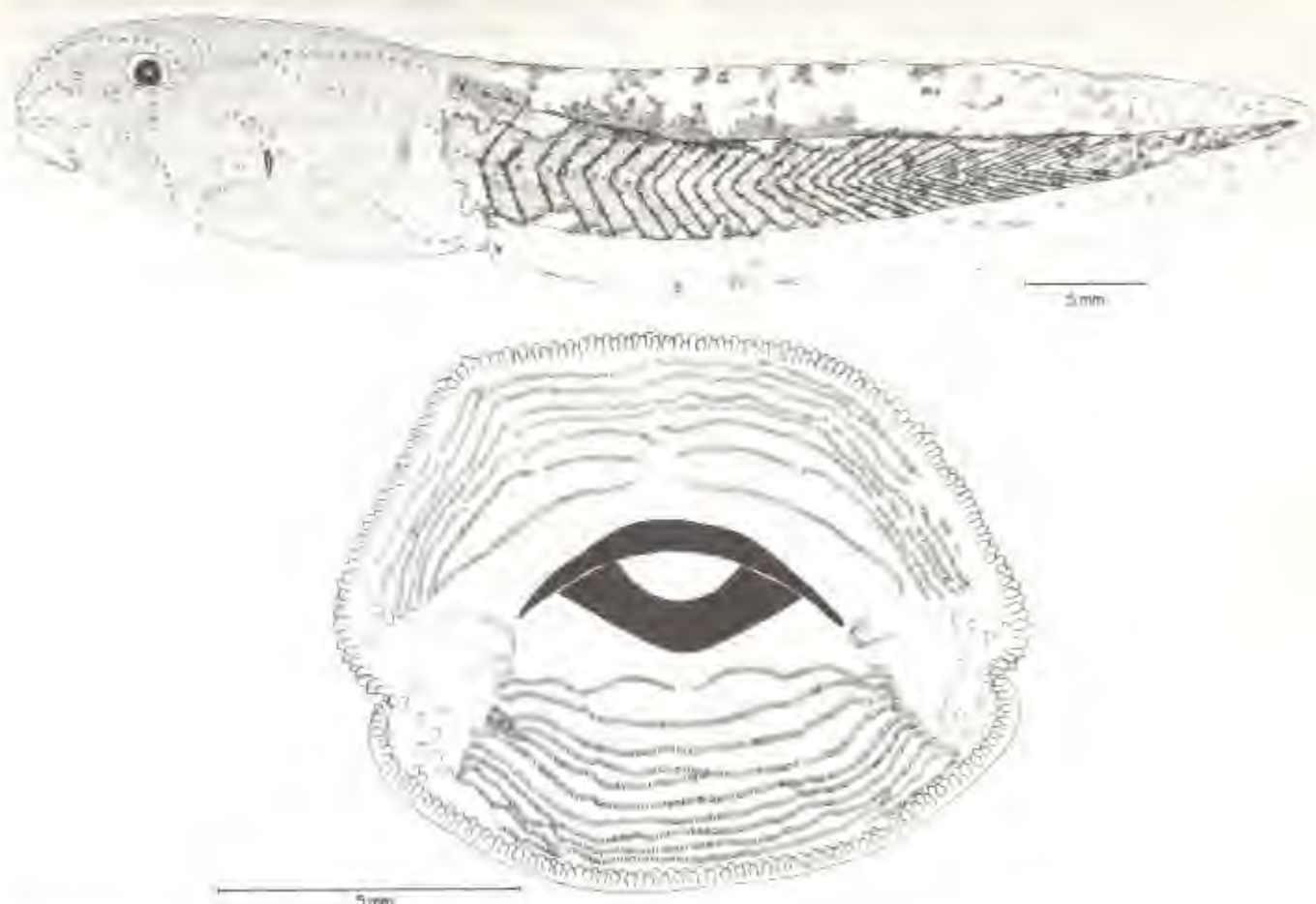


Figura 3. Renacuajos (ICN 12142) de *Hyla caucana* sp. nov. Arriba, vista lateral, estadio 25, longitud total 28.6 mm; abajo, aspecto ventral de la boca, estadio 25, longitud total 96.5 mm.

54.8%, $S = 6.2$, $N = 28$) de la anchura máxima de ésta. En la Tabla 1 presentamos la variabilidad en el número de hileras de denticulos para el estadio 25, correlativa con la longitud total de las larvas.

Hallazgo similar de larvas en estadio 25 con grandes diferencias en la longitud, es comunicado por Ruiz & Lynch, 1982: 653, para 15 renacuajos de *Hyla bogotensis* con una variabilidad de 30.3–82.5 mm en la longitud total y de 3/4–6/6 en la fórmula de hileras de denticulos. Se destaca entonces la necesidad de examinar una serie amplia de renacuajos para dar como elemento diagnóstico de validez la fórmula de los denticulos de las larvas en las especies de *Hyla*.

Color *in vivo*: cuerpo oliváceo a café oscuro; cola con banda angosta café oscuro interrumpida por crema paralela al borde superior de la musculatura caudal; aleta caudal dorsal y ventral crema con mayor profusión de pecas café rojizo en la dorsal, y en menor cantidad en la parte posterior de la cola; iris negro, pupila orlada de dorado. En líquido preservativo (formol 10%) cuerpo y musculatura caudal café, aletas caudales translúcidas con pecas café oscuro.

Longitud corporal 31.7–37.6% ($\bar{x} = 34.5\%$, $S = 1.470$, $N = 28$) de la longitud total; longitud caudal 62.4–68.3% ($\bar{x} = 65.6\%$, $S = 1.495$, $N = 28$)

de la longitud total; la anchura máxima de la cola equivale al 24.6–29.8% ($\bar{x} = 27.3\%$, $S = 1.480$, $N = 28$) de la longitud caudal. Los datos anteriores indican un crecimiento proporcional de la cola y el cuerpo (Tabla 1) en todas las larvas examinadas ($n = 28$) correspondientes al estadio 25. Lo anterior nos lleva a suponer que la serie examinada provendría de una misma postura, sin poder formular explicación acerca de su variabilidad morfométrica 28.6–107.8 mm ($\bar{x} = 61.1$ mm, $s = 19.1$, $N = 28$) de longitud total.

Tabla 1
Variabilidad en la fórmula de hileras de denticulos en las larvas de *Hyla caucana*, en el estadio 25 (sensu Gosner 1960).

N	Variabilidad Long./Total (mm.)	3/4	3/5	4/5	5/8	7/10	8/10	8/11	9/12
9	29.6 – 31.0	2	6	-	1	-	-		
16	56.0 – 75.9		7	7	=	=	1	1	1
3	98.3 – 107.8	-	-	-	-	1	-	1	1
28	28.6 – 107.8	2	13	7	1	1	1	2	1

En el mismo sitio de colección de estas larvas se encontró una hembra adulta ICN 7240 con ca. 120 huevos a término color crema de 1.0 mm de diámetro en promedio.

Dimorfismo sexual. Todos los machos adultos de la serie típica presentan excrescencias nupciales glandulares de color crema, planas, como parches, de forma irregular en la superficie posterodorsal del preplex; en algunos ejemplares pueden estar total o parcialmente cubiertas por finos gránulos de secreción propia de color café. Las hembras adultas de *Hyla caucana* son de mayor tamaño (LRC = 63.3–64.4, N = 2) que los machos adultos (LRC = 55.2–61.9, N = 22). Además, excrescencias nupciales de aspecto similar pero de forma variable, en correspondencia con la especie, hemos observado en *H. lindae*, *H. larinopygion*, *H. sarampiona*, y una especie indescrita, por tanto podríamos asegurar que también estén presentes en *H. pacha*, *H. pantosticta*, *H. psarolaima*, e *H. ptychodactyla*, no obstante Duellman & Berger, 1982 y Duellman & Hillis, 1990 omitan o nieguen expresamente esta característica tan distintiva en las especies del grupo.

Hyla larinopygion Duellman 1973

Hasta fecha reciente el conocimiento de la distribución y variabilidad cromática de la especie era bastante restringido.

Duellman (1973) describe *H. larinopygion* con una hembra de la Quebrada Santa Teresa, entre Popayán y Quintana, departamento del Cauca, 2200 m; Duellman & Altig (1978) tratan la variabilidad morfométrica y el microhábitat de cinco juveniles de la vertiente oriental del Macizo Central colombiano, departamento del Putumayo, 1950 m y la morfometría y la variabilidad cromática de cuatro machos adultos del Noreste del Ecuador en la provincia del Napo, 2600 m.; por último Duellman & Hillis (1990), reportan otro ejemplar del flanco occidental de la Cordillera Central de Colombia, departamento del Quindío, y mediante el uso de características morfológicas y análisis enzimáticos, establecen relaciones filogenéticas para las especies del grupo. A continuación se dan a conocer nuevos registros, variaciones cromáticas y tamaños de esta especie.

De otra parte, en agosto 1978, octubre 1980, febrero a junio 1981, julio 1986, noviembre 1989, Pedro M. Ruiz-C., John D. Lynch *et al.*, realizaron colecciones en los siguientes sectores (véase "material examinado"); al norte de la Cordillera Central en el departamento de Antioquia, municipios de Belmira y Bello, 2620–3100 m fueron hallados once machos adultos de longitud rostro-cloacal 51.3–57.4 mm y una hembra adulta de 59.4 mm; en el flanco occidental de la Cordillera Central, departamento de Antioquia, 2560–2800 m, municipio de Sonsón, se encontraron 10 machos adultos (LRC=53.5–61.9 mm) y 2 hembras adultas (LRC=

61.7 – 65.4 mm); y en los departamentos de Quindío, municipio de Salento y Risaralda, municipios de Apía y Pereira, entre 2300 y 3000 m, tres machos adultos (LRC = 57.2–58.7 mm); en el flanco oriental de la Cordillera Central, departamento del Tolima, municipio de Ibagué, 2600–3000 m, se hallaron tres machos adultos (LRC = 51.1–57.9 mm); M.C. Ardila *et al.*, en junio de 1992, encuentran en el flanco oriental de la Cordillera Occidental, departamento de Risaralda, 2470 m., municipio Santuario, una hembra adulta (LRC = 63.9 mm).

Todos estos ejemplares tienen coloración similar: superficies dorsales café rojizo con escasas manchas irregulares pequeñas o líneas naranja, algunos ejemplares con líneas transversas naranja o café claro sobre el tronco y miembros; flancos troncales, superficie anterior y posterior del muslo, pierna y pie ocultos con barras negras e interespacios azul, azul-grisáceo o amarillo pálido, este último se informa por primera vez como variación para la especie. Superficies ventrales gris oscuro, casi negro, gula algo azulosa o gris claro en algunos; las poblaciones de Sonsón, Quindío, Risaralda y Tolima no presentan el color amarillo en los flancos.

Dos juveniles de Quindío y Tolima, con LRC 29.5 mm y 26.5 mm respectivamente, son de color dorsal café, con bandas transversas muy discretas café oscuro en el tronco pero contrastantes en los miembros; flancos grises con moticas negras; gula, vientre, superficies ventrales crema con escasas pecas negras. Borde ventrolateral ulnar, tubérculo sobre el talón y pliegue supra-anal blancos.

Hyla sarampiona Ruiz-C. & Lynch 1982

Ruiz-C & Lynch (1982: 664-667) describen la especie con base en dos ejemplares machos adultos de la quebrada Sopladero, Parque Nacional Natural Munchique, 33 Km NNE de La Uribe, flanco occidental de la Cordillera Occidental, Cauca, Colombia, 2190 m, cinco machos adultos, topótipos adicionales (LRC = 64.3–68.5 mm), presentan la coloración *in vivo* y preservados como los ejemplares tipos.

Material examinado

***Hyla larinopygion*. COLOMBIA, Antioquia:** Belmira, "El Yermal", 6Km N de Belmira, 2720 m, ICN 9388–89 (machos adultos); vereda "Los Patos", quebrada "Los Patos", 37 Km N de Belmira, 2620 m, ICN 9390–3 (machos adultos); Bello, serranía "Las Valdías" 2800 m, ICN 6345 (macho adulto); 6.6–8.1 Km de San Félix, 2820–3100 m, ICN 9383–6 (machos adultos); ICN 9387 (hembra adulta); Sonsón, 8 Km E de Sonsón, 2780 m, ICN 9394 (cráneo coloreado, hembra adulta); ICN 9395 (macho adulto); 12 Km E de Sonsón, 2560 m, ICN 9396–9 (machos adultos); ICN 9400 (hembra adulta); 17 Km de Sonsón, vía La Dorada, 2800 m, ICN 18597–18601 (machos adultos). **Quindío:** Salento, Hacienda La Corelia, ca. 8 Km E de Salen-

to, 2300 m, ICN 15626 (macho adulto); ICN 15627 (juvenil). Risaralda: Apía, vereda La Cumbre, quebrada Risaralda, 2300 m, ICN 31191 (post-metamórfico); Pereira, carretera Pereira—El Cedral, 2300 m, ICN 23682—3 (machos adultos); Santuario, vereda Los Planes, quebrada "Papayala", 2450 m, ICN 31190 (hembra adulta). Tolima: Ibagué, Nevado del Tolima, ca. 1 hora a pie camino a "El Rancho", 3000 m, ICN 8375 (macho adulto); Ibagué, 11 Km N de Juntas ca a "El Silencio", 2600 m, ICN 9381—2 (machos adultos) ICN 9380 (juvenil).

Hyla sarampiona. COLOMBIA: Cauca: quebrada Sopladero, Parque Nacional Natural Munchique, 33 Km NNE de La Uribe, flanco occidental de la Cordillera Occidental, 2190 m, ICN 7440—1 (machos adultos); IND—AN (Instituto Nacional de los Recursos Renovables y del Ambiente—INDE-RENA—) 4116—8, 4120—21 (machos adultos).

Hyla caucana. COLOMBIA: Cauca: Páez, Km. 34.5 carretera Belalcázar a Tacueyó, hacienda Montenegro, 2400 m, ICN 7002, 7056, 7072—6, 7238, 7241—8, 7250—52 (machos adultos), ICN 7071, 7240 (hembras adultas), ICN 7077—80 (juveniles), ICN 7055, 7239, 7253 (machos = cráneos coloreados); Inzá, vereda Río Sucio, Km 66-67 carretera Popayán a Inzá, 2660—2700 m, ICN 11682, 12148 (machos adultos), ICN 12127, 12135, 12142 (renacuajos).

Agradecimientos

Los materiales del presente estudio fueron obtenidos con fondos del Programa Fauna de Colombia, de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional, Bogotá y de los Convenios ICN—U. Nal.— CRQ Y CARDER. Miguel Barrera y Ruth Estupiñán elaboraron las gráficas.

Bibliografía

- Dingerkus, G. & L.D. Uhler, 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Tech.*, 52 (4): 229-231.
- Duellman, W.E. 1973. Descriptions of new hylid frog from Colombia and Ecuador. *Herpetologica*, 29 (3): 219-227.
- . 1989. New species of hylid frogs from the Andes of Columbia and Venezuela. *Occasional Papers of the Museum of Natural History the University of Kansas*, 131: 1-12.
- . & R. Altig. 1978. New species of tree frogs family Hylidae from the Andes of Colombia and Ecuador. *Herpetologica*, 34 (2): 177-185.
- . & T. Berger. 1982. A new species of Andean treefrog (Hylidae). *Herpetologica*, 38 (4): 456-460.
- . & D.M. Hillis. 1990. Systematics of frogs of the *Hyla larinopygion*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History the University of Kansas*, 134: 1-23.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 83-190.
- Ruiz-C.P.M. & M.C. Ardila-R. 1991. Una nueva especie de *Hyla* grupo *bogotensis* (Amphibia: Anura: Hylidae) de la Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*, 16 (78): 337-342.
- . & J.D. Lynch. 1982. Dos nuevas especies de *Hyla* (Amphibia: Anura) de Colombia, con aportes al conocimiento de *Hyla bogotensis*. *Caldasia*, 13 (64): 647-671.

A NEW CENTROLENID FROG FROM THE ANDES OF WESTERN COLOMBIA

by

John D. Lynch*

Resumen

Lynch, J.D.: A new Centroleneid frog from the Andes of Western Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 567-570, 1993. ISSN 0370-3908.

Se describe e ilustra una nueva especie de rana del género *Cochranella* propia de las elevaciones intermedias de la Cordillera Occidental de Colombia. La especie se distingue por ser muy oscura en vivo, coloración que pasa a café en etanol. La mayor afinidad la presenta con *C. megacheira*.

Abstract

A new centrolenid frog (genus *Cochranella*) is named from intermediate elevations of the Cordillera Occidental of Colombia. The new species is distinctive because of its dark color in life and because it is brown in preservative. The species appears most closely allied to *C. megacheira*.

In 1980, Pedro M. Ruiz and I initiated our investigations of the Colombian centrolenid fauna and we encountered a peculiar species on the western slopes of the Cordillera Occidental in Departamento Cauca, Colombia. This small species was dark in color and its nuptial excrescences were obvious. The peculiarity of the species results from its coloration and its proportions but the species appears to rest within what we (Ruiz and Lynch, 1991) recognize as the genus *Cochranella*.

Materials and Methods

Specimens were measured with dial calipers under a dissecting microscope. Terminology

follows Lynch and Duellman (1973) and Flores (1985). Means are reported ± 1 standard error.

Cochranella ruizi sp. nov.

Fig. 1

Holotype. ICNMHN 7469, an adult male, one of a series collected at Quebrada Sopladero, on the lower edge of the Parque Nacional Natural "Munchique", 33 km by road NNW Uribe, Municipio de El Tambo, Departamento del Cauca, Colombia, 2190 m, on 5 August 1980 by J.D. Lynch.

Paratypes. ICNMHN 7470-71, collected with holotype; ICNMHN 26031-37, 26063, topotypes collected 10-11 October 1990; ICNMHN 26038-40, Quebrada La Torcaza, 25 km NNW Uribe, Parque Nacional Natural "Munchique", Mpio. El Tambo, Depto. Cauca, Colombia, 2520 m; ICNMHN

* School of Biological Sciences, The University of Nebraska, Lincoln, Nebraska 68588 EE.UU.

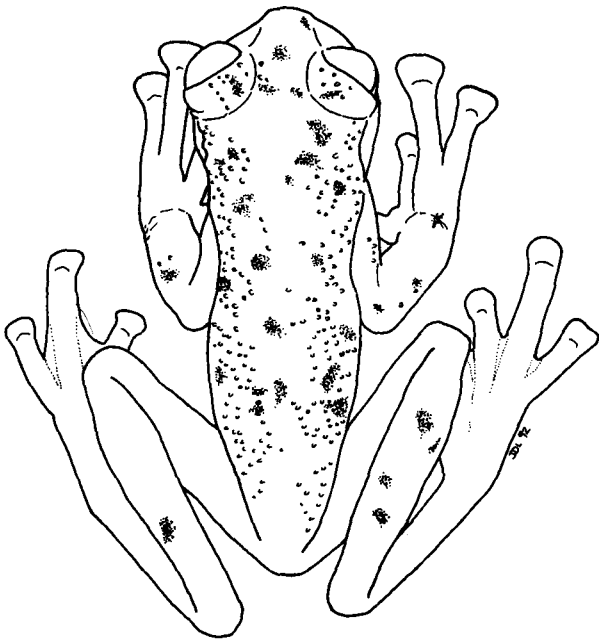


Figure 1. *Cochranella ruizi*, ICNMHN 18180

18180–83, 18185–86 (18185 is cleared and stained skeleton), UVC 7865–68, 10931–32, Campamento Corea, Parque Nacional Natural “Farallones de Cali”, Municipio de Cali, Departamento de Valle del Cauca, Colombia, 2500–2850 m, collected 21–23 January and 26 November 1982 and 12 October 1991; IND–AN 4856–57, casa Corporación Risaralda, Quebrada San Rafael, Parque Nacional Natural Tatamá, 2250, Mpio. de Santuario, Depto. Risaralda, Colombia, collected 7 December 1989; ICNMHN 31345–50, Quebrada Papayala, vereda Los Planes, Mpio. Santuario, Depto. Risaralda, Colombia, 2300–2470 m, collected 11 May 1992.

Referred specimens. ICNMHN 18184, UVC 7864 (Campamento Corea, Depto. Valle del Cauca), UVC 10934–36, Alto Pance (= Campamento Corea), Farallones de Cali, Depto. Valle del Cauca (metamorphosing young); ICNMHN 26041–44 (juveniles, type locality).

Diagnosis. (1) vomerine teeth and odontophores absent; (2) bones pale green; (3) parietal peritoneum cream to white, visceral peritoneum clear, pericardium white; (4) color in life black to yellowish olive green with black spots on head, trunk, and limbs; in preservative, dull olive-brown with black spots; (5) fingers not webbed; (6) modal webbing formula for foot I 1 1/2 – 2 II 1 – 2⁺ III 1–2 1/3 IV 2 1/2 – 2⁺ V; (7) snout truncate in dorsal and lateral views; (8) skin of dorsum smooth except for large spicule-like warts on upper eyelids, side of head, upper flanks, and sometimes limbs in males (rarely in females); (9) no ulnar or tarsal folds; (10) no humeral spine in males; (11) lower 4/5 of tympanum visible, directed posterolaterally; (12) adults medium-sized, 19 males 24.3–26.4

mm, 13 females 23.9–29.5 mm SVL; (13) nuptial excrescence type I.

Only *C. anomala*, *C. balionota*, *C. cochranae*, *C. ignota*, *C. megacheira*, *C. ocellata*, *C. phenax*, *C. pluvialis*, *C. siren*, and *C. truebae* lack vomerine odontophores and have little or no webbing of the hand. Of these, only *C. megacheira* has a pattern of dark spots (ocelli are present in *C. anomala*, *C. cochranae*, *C. ignota*, and *C. ocellata*). *Cochranella ruizi* differs from *C. megacheira* in being olive-brown in alcohol (not lavender). Apparently, *C. ruizi* lacks pigment A (Starret and Savage, 1973) as does *C. anomala* and *C. ignota*. *Cochranella ruizi* also differs from *C. megacheira* in having more extensive webbing of the foot, in being smaller, and in having spicule-like warts rather than rounded tubercles on the dorsum. Each species has large hands.

Description. Head as wide as body; snout truncate in dorsal view; no internarial depression; snout truncate in lateral profile, deep; nostrils directed laterally; loreal region concave; eyes large, directed anterolaterally; supratympanic fold barely obscures upper edge of tympanum; tympanum round to higher than long, directed posterolaterally; no vomerine odontophores or teeth; choanae large, round, not concealed by palatal shelf of maxillary arch; tongue round, posterior edge not adherent to floor of mouth, slightly indented; long vocal slits posterolateral to tongue in males.

Forearm larger in males than in females; no ulnar folds or tubercles; hands large, length of hand (base of palmar callus to tip of finger III) 33–35% SVL; first finger equal in length (or slightly longer than) to second; elongate thenar callus, oval palmar callus; supernumerary palmar tubercles round, not elevated; basal webbing between III and IV; thickened cutaneous ridges along lateral edges of fingers; all fingers with large discs, discs round bearing ventral pads (broader than long); males with large white nuptial pad (type I) on top of thumb.

No tarsal folds or tubercles; inner metatarsal tubercle oval; no outer metatarsal or plantar supernumerary tubercles; basal subarticular tubercles elongate on IV and V, other subarticular tubercles round, non-conical; discs of toes slightly smaller than those of fingers, round; toe webbing (formula following Myers and Duellman, 1982): I (1 1/3 – 2⁺) – (2⁺ – 2⁺) II (1 – 1 1/3) – (2⁺ – 2⁺) III (1 – 1 1/2) – (2 – 2 1/2) IV (2 1/3 – 2 3/4) – (1 3/4 – 2⁺) V.

Skin of dorsum smooth except that males (and sometimes females) have spicule-like warts on upper eyelid and along upper flanks (Fig. 1); some males are spiculate over all dorsal surfaces of body (including face) and upper surface of shank and forearm; throat smooth, venter coarsely areolate; pair of large flat warts on ventral surface of thighs at midline; anal opening at upper level of thighs.

Melanophores over all dorsal surfaces, on posterior surfaces of thighs, ventral surfaces of hands and feet, and along edge of chin; most individuals have pattern of distinct darker spots on dorsal surfaces; in preservative, color is dull olive-brown.

Color in life. Dorsum black to dark olive green to yellowish olive green to pale olive with black spots on head, trunk, and limbs; edge of lower jaw brown; venter and inner fingers (I–II) cream to pale yellow; subanal warts white; iris cooper (or metallic reddish-yellow) with black (or bronze) reticulation and horizontal black stripe; parietal peritoneum cream to white; visceral peritoneum colorless; bones pale green; heart not visible; eggs black (fieldnotes, P. M. Ruiz, 10–11 October 1990).

Natural history. The first collection of this species was made in a clump of vegetation growing at the base of (and in the spray-zone for) a waterfall on Quebrada Sopladero at the lower boundary of the Parque Nacional Natural de Munchique. Three males were obtained while I was searching for a *Hyla sarampiona* that was calling in the vegetation. On 10–11 October 1990, Pedro Ruiz secured several individuals along that stream and another six km away. The frogs were perched on leaves and moss, primarily within the spray-zones of small waterfalls (10 cm – 1 m away from water). An amplexant pair (ICNMHN 26038–39) was found on a leaf one meter above the ground on a plant about one meter from the Quebrada Torcaza. Juveniles were dispersed in the same microhabitat as the adults.

Specimens from Risaralda appear to be larger than those from Cauca and Valle del Cauca. Five Risaralda males are 25.7–26.4 mm SVL ($\bar{x}$ = 25.9) and three Risaralda females are 27.0–29.5 mm SVL ($\bar{x}$ = 28.2) in contrast to 14 southern males

(24.3–26.4 mm SVL, $\bar{x}$ = 25.5 $\pm$ 0.2) and 10 southern females (23.9–27.1 mm SVL, $\bar{x}$ = 26.1 $\pm$ 0.3).

Distribution. Intermediate elevations (2190–2850 m) on the western slopes of the Cordillera Occidental (and the eastern slope of the Farallones de Cali) in Cauca, Risaralda, and Valle del Cauca.

Acknowledgments. Specimens were loaned and research space provided by Fernando Castro, Vicente Rueda, and Pedro M. Ruiz. María Cristina Ardila and Pedro M. Ruiz shared their knowledge of this species in the field. Jorge Restrepo assisted in locating material and locality information.

References

- Flores, G. 1985. A new *Centrolenella* (Anura) from Ecuador, with comments on nuptial pads and prepollical spines in *Centrolenella*. *J. Herpetology* 19: 313–320.
- Lynch, J.D. and W.E. Duellman. 1973. A review of the centrolenid frogs of Ecuador with descriptions of new species. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 16: 1–66.
- Myers, C.W. and W.E. Duellman. 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. *American Mus. Novitates* 2752: 1–32.
- Ruiz, C. P.M. and J.D. Lynch. 1991. Ranas Centrolenidae de Colombia I. Propuesta de una nueva clasificación genérica. *Lozania* 57: 1–30.
- Starret, P.H. and J.M. Savage, 1973. The systematic status and distribution of Costa Rican glass-frogs, genus *Centrolenella* (family Centrolenidae), with description of a new species. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 72: 57–78.

RELACIONES FILOGENETICAS DEL SUBGENERO *Ectemnaspis* SUBGRUPO *bicoloratum* (SIMULIIDAE: SIMULIUM)*

por

Daniel Rafael Miranda Esquivel**
Paulina Muñoz de Hoyos***

Resumen

Miranda, D.R. & P. Muñoz de Hoyos: Relaciones filogenéticas del subgénero *Ectemnaspis* subgrupo *bicoloratum* (Simuliidae: Simulium). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (71): 571-577, 1993. ISSN 0370-3908.

Los cromosomas politénicos de tres especies del género *Simulium* subgénero *Ectemnaspis*, subgrupo *bicoloratum*: *Simulium ignescens*, *Simulium tunja* y *Simulium furcillatum*, y las especies *Simulium muiscorum* y *Simulium sensu stricto* (Diptera: Simuliidae) consideradas como grupo ajeno, se analizaron para establecer el patrón standard de bandeamiento. Se observó baja homoplasia para los caracteres estudiados, de los cuales la homosecuencialidad de los cromosomas I y III es la sinapomorfia que delimita al subgrupo *bicoloratum*. Se plantea una hipótesis de parentesco entre las especies estudiadas y un marco citológico de comparación entre las especies de los subgéneros *Ectemnaspis* y *Psilopelmia*.

Abstract

The polytene chromosomes of three species of the subgroup *bicoloratum* (*Simulium*, *Ectemnaspis*): *Simulium ignescens*, *Simulium tunja* and *Simulium furcillatum*, and the species *Simulium muiscorum* and *Simulium sensu stricto* as outgroup were analyzed to create the subgroup standard map. The characters show low homoplasy and the sinapomorphy of homosequential pattern of chromosomes I and III delimitate the subgroup. It is shown a cladistic hypotheses and a cytological frame to compare *Ectemnaspis* against *Psilopelmia*.

Introducción

La clasificación filogenética de la familia Simuliidae ha sido considerada en forma parcial, y los intentos han sido o bien a partir de caracteres morfológicos (ver Coscarón, 1987) o de caracteres citológicos de las citoespecies dentro de una morfoespecie (ver Rothfels, 1979b; 1981a, b; 1987. Conn, 1988).

La filogenia cladística permite crear y/o confirmar HIPOTESIS sobre las relaciones de descendencia entre taxa (OBJETOS) a partir de sus carac-

* El trabajo hace parte del programa de investigación "Biología de los Simúlidos de Colombia", proyecto "Relaciones Filogenéticas del Género *Simulium* en la Sabana de Bogotá", Financiado por COLCIENCIAS y la Universidad Nacional de Colombia.

** Biólogo. Estudiante de Magister Biología. Línea Sistemática. Universidad Nacional de Colombia.

*** Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Apartado 7495, Santafé de Bogotá.

teres (PROPIEDADES) (Sober, 1988). Al generarse un cladograma o árbol de relaciones se crea una medida de relación entre éste y los datos expresada como: índice de consistencia (Farris, 1970) o índice de retención (Farris, 1989). La medida se supone indica el grado de homoplasia o 'ruido' para cada carácter y para el árbol en general (Farris, 1991; Meier et al., 1991).

La clasificación filogenética de simúlidos es crucial ya que algunas especies han sido consideradas como indicadores de calidad de agua (Gaviria & Rodríguez, 1982), y es necesario que exista una filogenia previa al biomonitoreo (Cranston, 1990; Faith & Cranston, 1991), sobre el axioma que los cladogramas son un marco referencial apropiado para la contrastación de las hipótesis sobre las propiedades de los organismos (Felsenstein, 1985; Sober, 1988; O'Hara, et al., 1988; Baum & Larson, 1941; Carpenter, 1987, 1989). Por lo tanto, es necesario dar los pasos pertinentes para que en el futuro las investigaciones con simúlidos, en lo posible, posean un soporte filogenético.

Las citofilogenias de Simuliidae permitirán "validar" los rangos supraespecíficos actuales tales como géneros o subgéneros, que están basados en trabajos sobre morfología (Crosskey, 1987a).

La creación de un standard o patrón de bandeamiento central de un grupo en una citofilogenia es, en opinión de Rohthfels (1987), una forma de aplicar el principio de parsimonia sensu Farris (1983) y el de comparación de grupo ajeno en la forma propuesta por Watrous & Wheeler (1981).

La direccionalidad en una citofilogenia debe ser obtenida a partir de otro tipo de datos (Conn, 1988) tales como morfológicos, enzimáticos, etc; pero en un caso particular con tres especies del grupo *jenningsi* del subgénero *Simulium*, Gordon (1984) determinó el standard utilizando únicamente datos cromosómicos.

En el momento actual, con la posibilidad de mapear las transformaciones de carácter en un cladograma, utilizando alguno de los programas disponibles para filogenia, es posible conocer los caracteres del nodo central (Mickevich & Weller, 1990). En un futuro, por comparación entre estos patrones, será factible crear una citofilogenia para grupos jerárquicamente más altos, quizá a nivel de género y de familia.

El standard puede obtenerse para cualquier grupo monofilético: una morfoespecie, un grupo, un subgénero, etc. La forma más simple sería la obtención de mapas citológicos para las unidades jerárquicamente más bajas (menos inclusivas) y la generación del standard para el grupo jerárquicamente más alto (más inclusivo) que sea monofilético. Así, si el interés es la diagramación del standard de la especie se obtienen los mapas de los distintos citotipos, y a partir de un análisis cladístico

y el mapeamiento de los caracteres, se consigue el punto hipotético central a ellos (Fig. 1).

Existen dos objeciones posibles: la primera, que se deben incluir (o conocer) todos los componentes de la unidad más inclusiva, y la segunda, que se hace una interpretación del cladograma como un árbol filogenético.

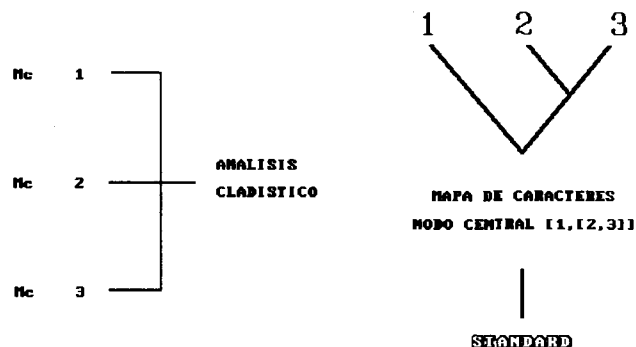


Figura 1. Obtención del standard para una especie de tres citotipos. Mc Mapa citológico

Estas dos consideraciones no son válidas. Si para el caso considerado en la Fig. 1 existiese además una cuarta especie (Fig. 2) hermana de [1], al formar un grupo monofilético entre [1, 4], este nodo debe compartir una serie de caracteres con [-1] y éstos permiten la reconstrucción del standard. Al postular que las sinapomorfias de [1, 4] están incluidas en [1] se debe redibujar la Fig. 1 como el diagrama que se observa en la Fig. 3. Luego, algunas de las apomorfias de [1] pueden ser sinapomorfias de [1, 4] y sobre esta base conducir el análisis.

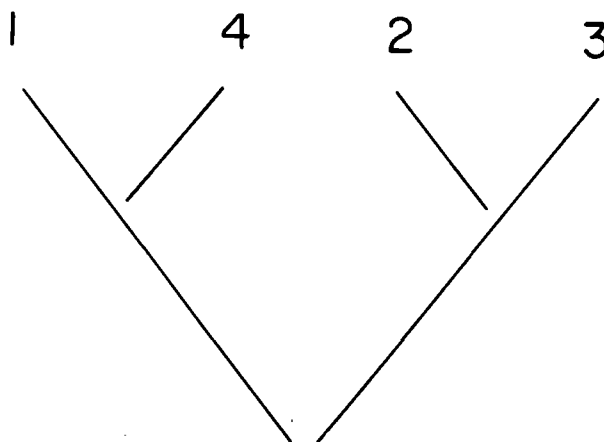


Figura 2. Cladograma para cuatro especies que muestra la inclusión de un cuarto grupo.

Si los elementos considerados fuesen polifiléticos, el standard estaría obviamente errado. Cuando el grupo es parafilético lo que se obtiene es el standard, considerando sólo algunos representantes por rama (Fig. 4). De hecho algunas veces la claridad se logra reduciendo información. Si solamente se posee un representante de cada rama mayor, el

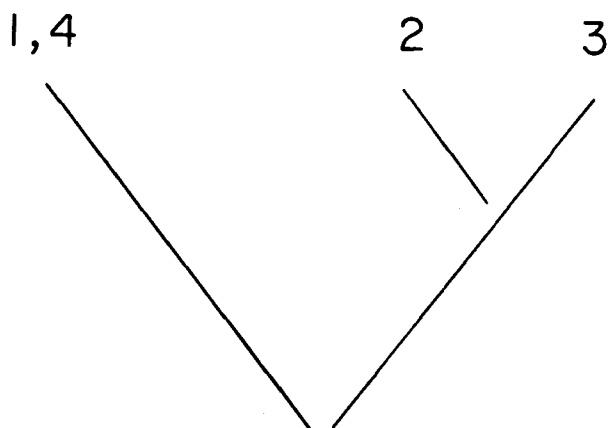


Figura 3. Cladograma para cuatro especies redibujado para considerar el nodo [1, 4].

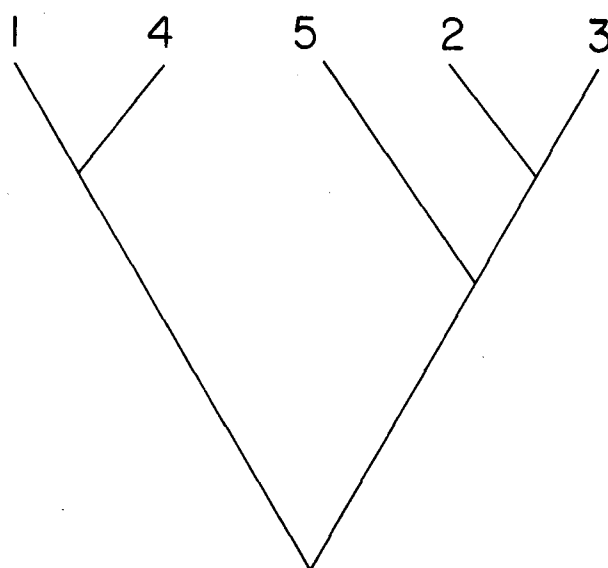


Figura 4. Cladograma para cinco especies, donde el grupo [1, 4, 2, 3] es parafilético al no considerar la especie [5].

análisis cladístico resulta más fácil (Patterson et al., 1979; Henderson, 1989). Este es el caso del análisis de un orden en el cual se consideran unas pocas especies representantes de cada familia aunque ésta posea un gran número de géneros y especies (Coddington, 1990).

La segunda objeción a la interpretación ancestro-descendiente no es correcta, ya que en la Fig. 1 se obtiene la tendencia central a [1, [2, 3]] sin indicar si [1] es el ancestro a [2, 3]; sólo se indican los caracteres del central.

Por ser el patrón de bandeamiento un carácter sometido a menor presión ambiental, el nivel de homoplasia es menor; además, el modelo de especiación en simúlidos es silente a nivel fenotípico (Crosskey, 1987a, Rothfels, 1989), por lo que algunas diferencias entre grupos pueden no existir como en las especies gemelas o crípticas, o estas diferencias pueden no ser conclusivas. De otro lado

las homologías son más fácilmente evaluables con caracteres cromosómicos, por lo menos en simúlidos.

El subgénero *Ectemnaspis* está conformado, según Coscarón (1984, 1987 y 1990), por 38 especies (Coscarón, 1990) distribuidas en 4 subgrupos: *bicoloratum*, *romanai*, *perflavum* y *dinellii*. *Bicoloratum* posee la misma especie tipo que el subgénero *Ectemnaspis*: *Simulium bicoloratum*. Las especies tipo de los otros tres subgrupos son las especies que sirven para denominar el subgrupo, las cuales no determinan ningún subgénero.

En Colombia están registradas 16 especies del subgénero *Ectemnaspis* (sensu Coscarón, 1990), que se hallan en Cundinamarca, Tolima, Boyacá, Valle del Cauca y Chocó.

La mayoría de las especies designadas para Colombia se encuentran en la zona del páramo de Sumapaz, de hecho Wygodzinsky (1973) y Coscarón (1990) consideran que el subgénero *Ectemnaspis* posee un centro de diversificación en la zona Norte de Suramérica que podría corresponder a la zona de páramo de la sabana y en general al altiplano cundi-boyacense.

Tradicionalmente *Ectemnaspis sensu lato* ha sido conformado por las especies 'Rubias' o 'Monas' de simúlidos (Coscarón, 1987), lo que es una posible sinapomorfia que define al grupo, ya que los simúlidos en general son negros.

El subgrupo *bicoloratum* se localiza en la zona alto-andina y de páramo en la Cordillera de los Andes, desde Venezuela atravesando Colombia hasta llegar a Ecuador, en lo que Coscarón (1991) denomina Zona Norandina.

Para el subgénero *Ectemnaspis* y más específicamente para el subgrupo *bicoloratum* existe la descripción citológica de tres especies de los alrededores de la Sabana de Bogotá.

Materiales y Métodos

Tomando como punto de partida una parte del cladograma propuesto por Coscarón (1991) (Fig. 5) y las descripciones citológicas de tres especies del subgénero *Ectemnaspis*: *Simulium ignescens*, *S. tunja* descritos cromosómicamente por Duque (1980) y Duque et al. (1988) y *S. furcillatum* descrito por Campos (1989) y Campos & Muñoz de Hoyos (1990) como representantes de las ramas no resueltas de la politomía se analizó el patrón de bandeamiento.

El grupo ajeno lo conformaron *Simulium muiscorum* [*Simulium (Hemicnetha)* sensu Crosskey (1987b) o *Simulium (Grenierella)* sensu Coscarón (1987)] y *Simulium sensu stricto* de los cuales existen mapas cromosómicos; para *S. muiscorum* (Moreno, 1982) y para *Simulium sensu stricto*

— Las especies de comparación para citología podrían ser o *Simulium ignescens* o *S. furcillatum*.

Es necesario definir el dilema al considerar los límites entre *Ectemnaspis* y *Psilopelmia*, ya que Coscarón considera algunas especies de *Psilopelmia sensu* Crosskey (1978b) como *Ectemnaspis*. Que en última instancia se puede definir en la pregunta: ¿es el color una sinapomorfia?, o en otras palabras ¿son los simúlidos de color un grupo monofilético?

Debido a que la elucidación no parece ser definible únicamente con información morfológica, se hace necesario el caracterizar citológicamente algunas especies del subgénero *Psilopelmia* y compararlas con lo que existe de *Ectemnaspis* para

resolver el problema dentro del contexto cromosómico.

A partir del mapa standard generado y la comparación con mapas de otras especies es fácil reconocer qué pertenece y qué no pertenece al subgrupo *bicoloratum* o a *Ectemnaspis sensu lato*.

Los caracteres cromosómicos presentan en general poca homoplasia lo que indica su valor tanto por ser definibles las homologías como por tener éstas un mayor valor informativo que los datos morfológicos y ser los datos cromosómicos más económicos que los datos moleculares. En estas dos fuentes de información, citología y moléculas, está el futuro de la evaluación de la clasificación filogenética para simúlidos.

Tabla 1.
Lista de estados de los caracteres para las especies analizadas

ESPECIES	F U	T U	I G	M U	S I	S T	CI.
CARACTER Y ESTADOS							
1. b: aus, std, inv.	1	1	2	0	1	1	1.0
2. c: aus, std, inv.	1	0	2	1	1	1	1.0
3. d: std1, std2.	0	1	1	0	0	P	0.5
4. e: aus, std1, std2.	2	2	2	0	1	2	1.0
5. f: aus, std, inv.	1	2	1	0	0	1	1.0
6. g: aus, std1, std2, inv.	1	3	2	1	0	1	1.0
7. k: aus, std1, std2.	1	2	2	0	1	P	0.66
8. l: aus, std1, std2.	2	0	1	0	0	0	1.0
9. m: aus, std1, std2.	2	2	1	0	1	1	1.0
10. o: aus, std1, std2.	2	0	2	0	1	P	0.66
11. p: aus, pres.	1	0	1	1	0	1	1.0
12. r: aus, std1, std2.	1	1	0	2	1	1	1.0
13. s: aus, pres.	1	1	0	0	1	P	0.5
14. t: aus, std1, std2.	1	1	0	2	1	1	1.0
15. u: aus, std1, std2.	0	0	1	1	0	P	0.5
16. v: aus, std1, std2.	2	2	1	1	0	1	1.0
17. w: aus, std1, std2.	2	2	1	0	1	1	1.0
18. x: aus, std1, std2.	1	1	0	2	1	1	1.0
19. y: std1, std2, inv.	1	1	0	1	2	1	1.0
20. z: aus, std, inv.	1	1	2	0	2	2	1.0
21. aa: aus, std, inv.	1	1	0	0	2	0	1.0
22. bb: aus, std, inv.	1	1	0	1	2	1	1.0
23. NOR: I, III.	1	1	0	0	0	0	1.0
24. III L-1: aus, std, inv.	1	0	2	1	1	1	1.0

Bibliografía

- Baum, D.A. & A. Larson, 1991. Adaptation reviewed: A phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Syst. zool.* 40: 1-18.
- Campos, J. 1989. Estudio citológico de *Simulium furcillatum* (Diptera: Simuliidae). Páramo de Chisacá. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- & P. Muñoz de Hoyos, 1990. Los cromosomas politénicos de *Simulium furcillatum* (Diptera: Simuliidae) Chisacá, Cundinamarca, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 17: 715-723.
- Carpenter, J.M. 1987. Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). *Syst. ent.* 12: 413-431.
- . 1989. Testing scenarios: wasp social behaviour. *Cladistics* 5: 131-144.
- Coddington, J.A. 1990. Cladistics and spider classification. *Acta Zool. Fennica* 190: 75-87.
- Conn, J. 1988. A cytological study of the *S. metallicum* complex (Diptera: Simuliidae) from Central and South America. pp: 221-243. En: M.W. Service Ed. *Biosystematics of Haematophagous insects*. Oxford Univ. Press.
- Coscarón, S. 1984. Revisión del Género *Simulium* (*Ectemnaspis*) Enderlein (Simuliidae: Diptera: Insecta). *Rev. Soc. Entomol. Arg.*, Buenos Aires 43: 283-325.
- 1987. El género *Simulium* Latreille en la Región neotropical: Análisis de los grupos supraespecíficos, especies que lo integran y distribución geográfica (Simuliidae: Diptera). *Museu Paraense Emilio Goeldi. Belem*, 111 p, 30 fig.
- 1990. Taxonomía y distribución del subgénero *Simulium* (*Ectemnaspis*) Enderlein (Simuliidae, Diptera, Insecta). *IHERINGIA Ser. Zool.*, Porto Alegre. 70: 109-170.
- 1991. Distribución de Simuliidae neotropicales y su relación con las áreas biogeográficas. Presentación en la Primera Reunión Latinoamericana de Simúlidos, La Cumbre, Córdoba, Argentina. Diciembre 1991.
- Cranston, P.S. 1990. Biomonitoring and taxonomy. *Env. Monit. Assess.* 14: 265-273.
- Crosskey, R. 1987a. The future of black fly taxonomy. pp. 11-38. En: Ke Chung Kim & R.W. Merritt (Eds.). *Black Flies. Ecology, Population Manangement, and Annotated World List*. The Penn. State University.
- 1987b. An annotated checklist of the world black flies (Diptera: Simuliidae) pp. 425-520. En: Ke Chung Kim & R. W. Merritt (Eds.). *Black Flies. Ecology, Population Manangement, and Annotated World List*. The Penn. State University.
- Duque, S. 1980. Estudio citogenético de *Simulium ignescens* Roubaud 1906. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- , P. Muñoz de Hoyos & K. Rothfels, 1988. The polytene chromosomes of *Simulium* (*Ectemnaspis*) *ignescens* Roubaud and the related species *Simulium* "C", both from Colombia. *Can. J. Zool.* 66: 300-309.
- Faith, D.P. & P.S. Cranston. 1991. Could a cladogram this short have arisen by change alone?: on permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* 7: 1-28.
- Farris, J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- . 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. pp. 1-47. En: N.I. Platnick and V.A. Funk. (Eds.) *Advances in Cladistics. Volume 2. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society*. Columbia University Press, New York.
- 1988. Hennig86, ver. 1.5 Manual de usuario.
- 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- 1991. Excess homoplasy rations. *Cladistics* 7: 81-91.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-25.
- 1988. *Phylip. Phylogeny Inference Package* (Version 3.1) Univ. Wash., Seattle.
- Gaviria S. & C. Rodríguez, 1982. Estudio de la calidad del agua del río Bogotá, aguas arriba de Tibitó. E.A.A.B. Mimeógrafo.
- Gordon, A.E. 1984. The cytotaxonomy of three species in the *jenningsi* group of the subgenus *Simulium* (Diptera: Simuliidae) in New York State. *Can. J. Zool.* 62: 347-354.
- Henderson, I.M. 1989. Quantitative panbiogeography: An investigation into concepts and methods. *New Zealan J. Zool.* 16: 495-510.
- Hendy, M.D. & D. Penny. 1982. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Mathematical Biosciences* 59: 277-290.
- Meacham, C.A. & G.F. Estabrook. 1985. Compatibility methods in systematics. *Annu. rev. ecol. syst.* 16: 431-446.
- Meier, R., P. Kores & S. Darwin, 1991. Homoplasy slope ratio: A better measurement of observed homoplasy in cladistic analyses. *Syst. zool.* 40: 74-88.
- Mickevich, M.F. & S.J. Weller. 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics* 6: 137-170.

- Moreno, C.H. 1982. Estudio citogenético de *Simulium* (*Hemicnetha*) *muiscorum* Bueno, Moncada, Muñoz de Hoyos, 1979. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- O'Hara, R.J., D. Maddison & P.F. Stevens. 1988. Crisis in systematics. *Science* 241: 275-276.
- Patterson, C., P.C. Forey, P.H. Greenwood, P.S. Miles, R.B. Jefferies, P. Janvier, & B.G. Gardiner. 1979. The salmon, the lungfish and the cow: A reply. *Nature* 277: 175-176.
- Rothfels, K.H. 1979a. Chromosomal variability and speciation in blackflies. *Insect Cytogenetics Symposia of the Royal entomological Society of London*. Number 10 Ed. R.L. Blackman, G.M. Hewitt y M.B. Ashburner. Oxford.
- 1979b. Cytotaxonomy of blackflies (Simuliidae). *Ann. Rev. Entomol.* 24: 507-539.
- 1981a. Cytological approaches to the study of blackfly systematics and evolution. pp. 67-83. En: Stock M.W. (Ed.) *Applications of Genetics and Cytology in insect Systematics and Evolution*. University of Idaho. Moscow.
- 1981b. Cytotaxonomy: Principles and their application to some Northern species complexes in *Simulium*. pp. 19-29. En: Laird, M. (Ed.) *Blackflies. The future for biological methods in integrated control*. Academic Press. London.
- 1987. Cytological Approaches to black fly Taxonomy. pp. 39-52. En: Ke Chung Kim & R.W. Merritt (Eds.). *Black Flies. Ecology, Population Management, and Annotated World List*. The Penn. State University.
- 1989. Speciation in black-flies. *Genome* 32: 500-509.
- , K.R. Feraday & A. Kaneps. 1978. A cytological description of sibling species of *Simulium venustum* and *S. verecundum* with Standard maps for subgenus *Simulium* Davies (Diptera). *Can. J. Zool.* 56: 1110-1128.
- Sober, E. 1988. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Syst. zool.* 37: 245-255.
- Watrous, L.E. & Q.D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Wygodzinsky, P. 1973. On a species of *Simulium* (*Ectemnaspis*) from the north eastern United States (Diptera). *J. New York Entomol. Soc.* LXXXI: 10-12.

**REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

**INDICE GENERAL DEL VOLUMEN XVIII
Mayo de 1991 — Marzo de 1993**

Fechas de aparición: Número 68 (páginas 1 — 116), mayo de 1991
 Número 69 (páginas 117 — 276), noviembre de 1991
 Número 70 (páginas 277 — 458), mayo de 1992
 Número 71 (páginas 459 — 586), marzo de 1993

Sección editorial

Notas Editorial	páginas
A propósito de una efeméride	463
La Academia, sus orígenes y el Quinto Centenario	121
La Academia Colombiana de Ciencias y el General Santander	281
La Revista de la Academia, once lustros de presencia activa en el mundo científico	5
Notas del Director	105
Palabras del Presidente	
Al inaugurar el "Seminario Konrad Lorenz sobre Etiología"	449
Al serle otorgado por la ACAC el "Premio a la vida y obra de un científico al Dr. Reichel-Dolmatoff	448
Con motivo de la exaltación a la categoría de Académico Honorario del Dr. Reichel-Dolmatoff	448
Con ocasión de un nuevo aniversario	447
Informes	
Del Presidente sobre el desarrollo de las XXVII y XVIII reuniones del Comité General y de la asamblea General de la ICSU	451
Del Secretario sobre el período académico 1990 — 1991	269
Resolución No. 1 de 1991	110
Resolución No. 1 de 1992	578
Constitución de la Academia	111, 271, 453, 579
Antropología	
Estudios de las momias guanés de la Mesa de los Santos	283
Morbilidad oral en cráneos prehispánicos de Aguazuque	291
Astronomía	
Acotaciones sobre el desarrollo temático y tecnológico de la Astronomía	23
Botánica	
El género <i>Montia</i> (Portulacaceae) en el Hemisferio Austral	41
Especie nueva de <i>Diplostephium</i> de Colombia y sinónimos de <i>D. ericoides</i> del Ecuador	123

Estudios botánicos en la Guayana Colombiana 2. Notas sobre <i>Sida serrata</i>	305
Estudios botánicos en la Guayana Colombiana 3. Dos especies nuevas de Euphorbiaceae	469
Estudios botánicos en la Guayana Colombiana 4. Formaciones vegetales del Macizo de Chiribiquete	483
La evolución de la reproducción en las Cormobionta y de las unidades de crecimiento y floración de las Angiospermas	311
Familias del Orden Uredinales con ciclo de vida completamente reducido	131
Miscelánea sobre Flora Neotrópica IV	475
Notas sobre las relaciones genéricas de <i>Clibadium</i> (Asteraceae)	465
Nueva especie de <i>Baccharis</i> (Asteraceae) de Colombia	127
Nueva especie de <i>Trixis</i> (Asteraceae) de Colombia	149
Posición sistemática de una Aristolochiaceae de Colombia y Venezuela	499
Sistemas "in vitro", un complemento en el mejoramiento de las musaceas	323
Una nueva especie de <i>Clibadium</i> (Compositae) para Colombia	301

Ciencias de la Tierra

Climatología y diversidad climática en Colombia	507
Contribución al estudio geoquímico de las arcillas bauxíticas del departamento del Cauca	153
El cambio global y su posible impacto en las industrias petrolera y carbonera	433
Lineamientos río Ariari, Bogotá y Gachalá en los departamentos de Cundinamarca y Meta, Colombia	345
Provenance of the lower Cretaceous sedimentary sequences, Central part, Eastern Cordillera, Colombia	159
Textura y estructura de las rocas maficas y ultramaficas de la isla de Gorgona, Colombia	93
The paleo-Enso record in the lower Magdalena Basin, Colombia	437
Variación de la humedad relativa del aire en Santafé de Bogotá	333
Variación temporal de la presión atmosférica en Bogotá	175
Variación temporal de la temperatura del aire en Bogotá	65
Vulcanismo terciario al sur de la isla de Mompóx, parte sur de la Serranía de San Lucas	359

Historia de la Ciencia

Hermann A. Schumacher y la historia de la ciencia en Colombia	183
La Misión Boussingault (1822 — 1831), sus resultados y su influencia en la ciencia colombiana	15
Francisco José de Caldas y la Botánica	369
Santander y la Academia Nacional	383
Scientific literature in latin by the jesuits in XVII Century China	389
Sebastián López Ruiz y el hallazgo del Azogue en Panamá	191
Sociedades de Naturalistas, la ciencia decimonónica en Colombia	53

Matemáticas

Conjuntos, estructuras y sistemas	211
Deducciones del Filtro de Kalman en modelos Gaussianos	539
El ahorro, la inflación y el rentista	225

Química

Bis 1—3 Benzoaxinas, retrospectiva y perspectivas	49
Cerámicas avanzadas, estado actual y perspectivas	29
<i>Erythrina</i> lectins — structural and physicochemical properties	545
Evaluación de Cobre y Plomo en sedimentos superficiales de dos bahías de la Costa Pacífica Colombiana	239
Herbicidas y medio ambiente	441
Perfiles isoenzimáticos de superóxido dismutasa en cafeto	403
Reacciones del 1. 3. 6. 8. tetrazatriciclo dodecano (TATD): síntesis y análisis estructural de Nitro—N—Nitrosoaminas	247

Zoología

A new Centroleneid frog from western Colombia	567
Estudio bioecológico de la ictiofauna del Lago de Tota (Boyacá-Colombia) con énfasis en la trucha "arco iris"	409
Estudios sobre entomostráceos de Colombia VI. El género <i>Paraimnadia</i>	83
Las rapaces en la naturaleza y en la historia	7
Levantamento e análise da eficiência de fatores bióticos de mortalidade natural de <i>Anthonomus grandis</i> na região de Campinas, SP, Brasil	423
Motilidad, morfología, concentración y número de espermatozoides en reproductores de trucha (<i>Onchorhynchus mykiss</i>).	75
Parasitismo en larvas de simúlidos del río Teusacá; Microsporidios, Nemertinos y hongos	253
Relaciones filogenéticas del subgénero <i>Ectenapsis</i> (Simuliidae)	571
Una nueva especie de <i>Anthrrea</i> (Lepidoptera) de Colombia	555
Una nueva especie de <i>Cissia</i> (Lepidoptera: Nymphalidae — Satyridae) para Colombia	265
Una nueva especie de <i>Hyla</i> del grupo <i>larinopygion</i> (Amphibia, Anura)	559

INDICE DE AUTORES

Albis-Gonzalez, Víctor	269	Miranda, Daniel R.	571
Andrade, Gonzalo	265, 555	Mora, Gilberto	409
Ardila-Robayo, María Cristina	559	Mosa-Osejo, Luis Eduardo	311, 447, 448, 449, 451.
Arriagada, Jorge	301, 465	Moreno, Juan Manuel	159
Bernal de Ramírez, Inés	29, 153	Montes de Gómez, Virginia	403
Buriticá, Pablo	131	Muñoz de Hoyos Paulina	253, 571
Cala-Cala, Plutarco	75, 409	Nieto, Fabio	539
Cardiel, José María	469	Ocampo López, Javier	383
Caro, Fredy	93	Panizzo-Durán, Lorenzo	239, 447
Correal, Gonzalo	283, 291	Peña, Fabio	93
Cuatrecasas, José	123, 127, 475	Perea-Dallos, Margarita	323
Daza, Martha	403	Pérez-Gómez, Gerardo	545
De la Espriella, Ricardo	359	Pierozzi, Ivo	423
Del Río, L.A.	403	Pinto, Juan	93
Díaz-Piedrahita, Santiago	5, 105, 121, 127, 149, 183, 191, 281, 301, 369, 463, 479.	Piñeros, Rernán	75
Dueñas-Jiménez, Hernando	433, 437	Polanco, Héctor	291
Erazo-Acuña, Benjamín	291	Poveda-Ramos, Gabriel	225
Eslava-Ramírez, Jesús A.	65, 175, 333, 507	Quijano-Rico, Marco	403
Espinosa, Armando	15	Restrepo-Forero, Olga	53
Estrada, Javier	483	Rivera-Umaña, Augusto	49, 247
Flórez, Iván	283	Roa, Sonia	559
Fuertes, Javier	305, 483	Roessler, Ewald	83
Galvis, Jaime	359	Romero de Pérez, Gloria	253
Gallo, Gloria Inés	247	Ruiz-Carranza, Pedro	559
Gayón, María Elena	247	Sahade, Jorge	23
Golvers, N.	389	Santafé, Gilmar Gabriel	247
González, Favio	499	Téllez, Luz Stella	409
Habiv, Mohamed	423	Torres Barreto, Alvaro	7
Lesmes, Luis Enrique	239	Torres-Fernández, Orlando	253
Lourteig, Alicia	41	Ujueta, Guillermo	345
Llinás, Rubén	93	Vargas-Zárate, Orlando	153
Lynch, John D.	567	Vasco, Carlos Eduardo	211
Méndez, Mario	153	Vélez-Nauer, Cristina	149