



ISSN 0370-3908  
eISSN 2382-4980

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

Academia Colombiana de Ciencias  
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 43 • Número 169 • Págs. 593-790 • Octubre - Diciembre de 2019 • Bogotá - Colombia



*[The text in this section is mirrored and appears to be bleed-through from the reverse side of the page. It is written in a cursive script and is largely illegible due to the mirroring and fading.]*



ISSN 0370-3908  
eISSN 2382-4980

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

Academia Colombiana de Ciencias  
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 43 • Número 169 • Págs. 593-790 • Octubre - Diciembre de 2019 • Bogotá - Colombia

## Comité editorial

### Editora

- Elizabeth Castañeda, Ph. D.  
Instituto Nacional de Salud,  
Bogotá, Colombia

### Editores asociados

#### Ciencias Biomédicas

- Luis Fernando García, M.D., M.Sc.  
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- Gustavo Adolfo Vallejo, Ph. D.  
Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia
- Luis Caraballo, Ph. D.  
Universidad de Cartagena, Cartagena, Colombia
- Juanita Ángel, Ph. D.  
Pontificia Universidad Javeriana,  
Bogotá, Colombia
- Manuel Franco, Ph. D.  
Pontificia Universidad Javeriana,  
Bogotá, Colombia
- Alberto Gómez, Ph. D.  
Pontificia Universidad Javeriana,  
Bogotá, Colombia
- John Mario González, Ph. D.  
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- Gloria Patricia Cardona Gómez, B.Sc., Ph. D.  
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

#### Ciencias del Comportamiento

- Guillermo Páramo, M.Sc.  
Universidad Central, Bogotá, Colombia
- Rubén Ardila, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia

- Fernando Marmolejo-Ramos, Ph. D.  
Universidad de Adelaide, Adelaide, Australia

#### Ciencias Físicas

- Pedro Fernández de Córdoba, Ph. D.  
Universidad Politécnica de Valencia, España
- Diógenes Campos Romero, Dr. rer. nat.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia
- Román Eduardo Castañeda, Dr. rer. nat.  
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
- María Elena Gómez, Doctor  
Universidad del Valle, Cali
- Gabriel Téllez, Ph. D.  
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- Jairo Roa-Rojas, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia
- Ángela Stella Camacho Beltrán, Dr. rer. nat.  
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- Edgar González, Ph. D.  
Pontificia Universidad Javeriana,  
Bogotá, Colombia
- Guillermo González, Ph. D.  
Universidad Industrial de Santander,  
Bucaramanga, Colombia

## Ciencias Naturales

- 15 José Luis Fernández Alonso, Doctor  
Real Jardín Botánico, Consejo Superior de  
Investigaciones Científicas, Madrid, España
- 15 Jaime Cantera, Doctorat d'Etat  
Universidad del Valle, Cali, Colombia
- 15 Gabriel Roldán, Dr. rer. nat.  
Universidad Católica de Oriente,  
Rionegro, Antioquia, Colombia
- 15 Sandra Baena Garzón, Ph. D.  
Pontificia Universidad Javeriana,  
Bogotá, Colombia
- 15 Néstor Hernando Campos Campos, Dr. rer. nat.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Sede Caribe, Colombia
- 15 Martha Patricia Ramírez Pinilla, Ph. D.  
Universidad Industrial de Santander,  
Bucaramanga, Colombia
- 15 Jairo Castaño-Zapata, Ph. D.  
Universidad de Caldas, Manizales, Colombia
- Juan Manuel Díaz Merlano, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia
- 15 Gerardo A. Aymard C, Ph. D.  
Universidad Nacional de los Llanos Ezequiel  
Zamora, Venezuela
- 15 Néstor Julio García, Ph. D.  
Pontificia Universidad Javeriana,  
Bogotá, Colombia
- Jorge Jácome, Ph. D.  
Pontificia Universidad Javeriana,  
Bogotá, Colombia
- 15 Arturo Acero, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Santa Marta, Colombia

## Ciencias Químicas

- 15 Sonia Moreno Guaqueta, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia
- Moisés Wasserman Lerner, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia
- 15 Myriam Sánchez de Gómez, M.Sc.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia
- 15 Fernando Martínez, Docteur en Chimie  
Universidad Industrial de Santander,  
Bucaramanga, Colombia
- 15 Luis Fernando Echeverry, Ph. D.  
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

## Ciencias de la tierra

- 15 Carlos Alberto Vargas, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia
- 15 Carlos Alberto Jaramillo Muñoz, Ph. D.  
Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá
- 15 José Daniel Pabón, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá, Colombia

## Matemáticas

- Jorge Ivan Cossio Betancur, Ph. D.  
Universidad Nacional de Colombia,  
Medellín, Colombia
- 15 Luis Español González, Doctor  
Universidad de la Rioja, España
- Jaime Ignacio Lesmes Camacho, Dr. phil. nat.  
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- 15 Luis Carlos Arboleda, Doctor  
Universidad del Valle, Cali, Colombia
- 15 Alf Onshuus, Ph. D.  
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

---

## Comité científico internacional

- |   |   |   |
|---|---|---|
| 15 Ángela María Guzmán, Ph. D.<br>University of Central Florida,<br>Orlando, Estados Unidos | 15 Carlos Jiménez, Ph. D.<br>Universidad de La Coruña, España   | 15 José Rubens Pirani, Ph. D.<br>Universidade de São Paulo, Brasil  |
| 15 Antoine M. Cleef, Ph. D.<br>University of Amsterdam,<br>The Netherlands                  | Gioconda San Blas, Ph. D.<br>Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas<br>y Naturales, Caracas, Venezuela | 15 Wolfgang Gieren, Ph. D.<br>Universidad de Concepción, Chile  |
| Rodolfo Castillo, Ph. D.<br>Fort Lauderdale, Florida, USA                                   | 15 Alfonso Castro, Ph. D.<br>Harvey Mudd College, Claremont, CA,<br>USA                                   | 15 Pedro Joseph Natham, Ph. D.<br>Centro de Investigación y de<br>Estudios Avanzados, Instituto<br>Politécnico Nacional, México |

---

**Asistencia y coordinación editorial**  
Carolina Acosta

**Corrección de estilo y ortografía**  
Marta Renza

**Diseño y diagramación**  
Johanna Morales

## Reseñada en los siguientes índices nacionales e internacionales:

Actualidad Iberoamericana  
Agris  
Dialnet  
EBSCO  
Historia Mathematica

Index Kewensis  
Latindex  
Mathematical Reviews  
MathSciNet (on line data base)  
OCLC (Online Computer Library Center)

PERIODICA  
Publindex, Colciencias  
SciELO, Colombia  
Zentralblatt für Mathematik  
Zoological Record

---

Publindex, Colciencias (convocatoria 768 de 2016), categoría B

---

**Periodicidad:** trimestral  
**Fecha de inicio:** 1936  
**Tamaño:** 21,5 x 28 cm  
**Papel:** propalmate de 90 gr.  
Solicitud de canje

Esta publicación se ha financiado mediante la transferencia de recursos del Gobierno Nacional a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

La Academia no es responsable de las opiniones aquí expresadas.

Reservados todos los derechos. El contenido de la presente publicación no puede ser reproducido, ni transmitido por ningún procedimiento electrónico, mecánico, incluyendo fotocopia, grabación magnética, ni registrado por ningún sistema de recuperación de información, en ninguna forma, ni por ningún medio, sin la previa autorización por escrito del titular de los derechos de explotación de la misma.

Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización previa de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.

Impreso en Colombia

**Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**  
Cra. 28 A no. 39A - 63 Bogotá D.C., Colombia, CP 111311 • **PBX:** +57(1)555-0470  
**Sitio web:** [www.raccefyn.co](http://www.raccefyn.co) • **Correo electrónico:** [revista@accefyn.org.co](mailto:revista@accefyn.org.co)

---



ISSN 0370-3908  
eISSN 2382-4980

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

Academia Colombiana de Ciencias  
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 43 • Número 169 • Págs. 593-790 • Octubre - Diciembre de 2019 • Bogotá - Colombia

## Contenido - Contents

<b>Editorial</b>	<b>Leonardo Da Vinci (1519-2019)</b> Leonardo Da Vinci (1519-2019) <i>Juan Eugenio Ochoa</i> ..... 601
<b>Ciencias Biomédicas</b> Biomedical Sciences	<b>Evidencia de mutaciones genéticas asociadas con el albinismo en amerindios</b> <b>AR</b> Evidence of genetic mutations associated with albinism in Amerindians <i>Jaime Eduardo Bernal Villegas</i> ..... 607
	<b>Diseño, síntesis, caracterización y evaluación <i>in vitro</i> de la actividad de los péptidos antimicrobianos contra bacterias patógenas resistentes a antibióticos</b> <b>AR</b> Design, synthesis, characterization and <i>in vitro</i> evaluation of antimicrobial peptides against pathogenic bacteria resistant to antibiotics <i>Claudia Ortiz López</i> ..... 614
<b>Ciencias del Comportamiento</b> Behavioral Sciences	<b>El sistema de canales y camellones prehispánico del golfo de Urabá, noroccidente de Colombia. Un reporte arqueológico y geográfico preliminar</b> <b>AO</b> The prehispanic ridged field system in the Gulf of Urabá, northwestern Colombia. An archaeological and geographical preliminary report <i>William A. Posada-Restrepo, Bibiana Cadena-Duarte, Carolina González-Severiche, Estefanía Arroyave-Flórez</i> ..... 628
<b>Ciencias Físicas</b> Physical Sciences	<b>A review of accelerator-based searches for Neutral Long-Lived Particles</b> <b>RA</b> Una revisión de las búsquedas de partículas neutras de larga vida de experimentos basados en aceleradores <i>Marta Losada</i> ..... 638
<b>Ciencias Naturales</b> Natural Sciences	<b>Polychaetes from the Caribbean coast of Colombia: An updated checklist and some taxonomic annotations</b> <b>OA</b> Poliquetos de la costa Caribe en Colombia: una lista de chequeo actualizada y algunas anotaciones taxonómicas <i>M. Victoria Leon, Ana Milena Lagos, Sigmer Y. Quiroga, Pedro R. Dueñas-Ramírez</i> ..... 646

<b>Potencial de propagación y conservación de semillas del árbol del té de Bogotá, <i>Symplocos theiformis</i> (L. f.)</b> AO	
Propagation and seed conservation potential of <i>Symplocos theiformis</i> (L. f.) from Bogotá <i>Johanna Esperanza Romero-Murcia</i> .....	653
<b>Dinámica espacial y temporal de la interacción de <i>Ascomorphella volvocicola</i> y <i>Volvox</i> en el embalse Riogrande II, Antioquia, primer reporte para Colombia</b> AO	
Spatial and temporal dynamics of the interaction of <i>Ascomorphella volvocicola</i> and <i>Volvox</i> in Riogrande II reservoir in Antioquia, first report for Colombia <i>Ana Lucía Estrada-Posada, Edith Yohana Agudelo-Acevedo</i> .....	661
<b>Sucesión vegetal en áreas de minería a cielo abierto en el bosque pluvial tropical del departamento del Chocó, Colombia</b> AO	
Open sky mining and plant succession in a tropical pluvial forest in Chocó, Colombia <i>Giovanny Ramirez, J. Orlando Rangel-Ch.</i> .....	673
<b>Análisis polínico del propóleo rojo de la zona insular de San Andrés, Colombia</b> AO	
Palynological analysis of red propolis from San Andrés insular zone, Colombia <i>Guillermo Salamanca-Grosso, Mónica Patricia Osorio-Tangarife</i> .....	689
<b>Nuevo registro de <i>Oryctanthus grammatus</i> (Loranthaceae), una planta parásita conocida únicamente en su colección tipo</b> AO	
New record of <i>Oryctanthus grammatus</i> (Loranthaceae), a parasitic plant known only from the type collection <i>Isabel Carmona-Gallego, Jhon Steven Murillo-Serna, Francisco Javier Roldán-Palacio, Fernando Alzate-Guarín</i> .....	699
<b>Sinopsis de las especies del género <i>Abarema</i> Pittier (Leguminosae: Caesalpinioideae) que crecen en Colombia</b> AO	
Synopsis of the species of the genus <i>Abarema</i> (Leguminosae: Caesalpinioideae) growing in Colombia <i>Carolina Romero-Hernández</i> .....	705
<b>Diversidad de diatomeas en un sistema fluvial andino: los nutrientes y la conductividad como factores de explicación</b> AO	
Diversity of diatoms in an Andean fluvial system: nutrients and conductivity as explanation factors <i>Jhon Ch. Donato-Rondón</i> .....	728
<b>Diversidad, especificidad de forófito y preferencias microambientales de líquenes cortícolas de un bosque subandino en la región Centro de Colombia</b> AO	
Diversity, phorophyte specificity and microenvironmental preferences of corticolous lichens in a sub-Andean forest in the <i>Centro</i> region of Colombia <i>Nicolás Zárate-Arias, Miguel Moreno-Palacios, Alfredo Torres-Benítez</i> .....	737
<b>Influencia de los principales modos anulares hemisféricos y El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) en las fuentes de humedad globales de Mesoamérica</b> AO	
Influence of the main Annular Hemispheric Modes and ENSO on Mesoamerica's global moisture sources <i>Rodrigo Castillo, Raquel Nieto, Luis Gimeno, Anita Drumond</i> .....	746
<b>Characteristic-Dependent Linear Rank Inequalities in 21 Variables</b> OA	
Desigualdades Rango Lineales Dependientes de la Característica en 21 variables <i>Victor Peña-Macias, Humberto Sarria-Zapata</i> .....	764

<b>Agradecimientos</b>	
Acknowledgements .....	771
<b>Índice autores</b>	
Authors Index .....	772
<b>Índice de artículos</b>	
Article Index .....	773
<b>Enfoque y alcance</b>	
Focus and Scope .....	780

**AR RA** Artículo de revisión / Review article

**NH** Nota histórica (traducción)

**AP IA** Artículo de posesión / Inaugural article

**AO OA** Artículo original / Original article

**RT TR** Revisión de tema / Topic review



Para la portada del número 169 de la Revista hemos elegido la imagen de una página del código Leicester, conocida comúnmente como “*vortici d’acqua*” (remolinos de agua), la cual representa tal vez el más extraordinario de los estudios de los patrones de movimiento generados por el flujo del agua realizados por Leonardo:

1- El agua al atravesar un obstáculo plano (dos dibujos de la parte superior) impresionó a Leonardo por el hecho de que tales patrones de movimiento eran relativamente estables y reproducibles, lo que le hizo pensar que el flujo no era caótico sino sujeto a leyes físicas. De hecho, en las notas de la página siguiente en el código Leicester, Leonardo tratará de enunciar tales principios en términos de incidencia, percusión y reflexión.

2- Las ondas y burbujas producidas por el agua al caer en una piscina a través de una compuerta (parte inferior de la página) forman múltiples remolinos que se extienden a lo largo de la superficie, los

cuales, a su vez, dan origen a círculos concéntricos de burbujas que se expanden atravesándose los unos a los otros sin interferencia (un fenómeno que Leonardo ya había documentado en sus investigaciones sobre la propagación de las ondas). Fascinado con tales observaciones, Leonardo se refiere al bellísimo espectáculo de las ondulaciones del agua y de los movimientos que resultan cuando un elemento (aire) penetra otro (agua).

El dibujo de *vortici d’acqua*, lúcido y sofisticado, demuestra la habilidad de Leonardo para fijar una impresión instantánea en su mente y plasmarla en el papel. Mientras que el dibujo final es una superposición densa de capas de corrientes de agua y burbujas, el dibujo subyacente, visto por primera vez con luz infrarroja, es mucho más simple, lo que da a entender que Leonardo construía sus dibujos en etapas, iniciando con una estructura compuesta de una corriente de amplias espirales, a la que luego agregaba pequeñas rosetas de burbujas en la superficie.

El Código Leicester (1505-1510) es uno de los varios cuadernos de apuntes en los que Leonardo plasmó sus observaciones y sus estudios ilustrándolos con bocetos y dibujos. El manuscrito completo se compone de 18 páginas dobles (en total 36), con dimensiones de 27 x 20 cm. Se trata de una colección de apuntes que no están organizados de manera sistemática ni definitiva y a los que Leonardo iba agregando nuevas observaciones, consideraciones o resultados de experimentos. Se pueden observar, además, partes de texto resaltadas o tachadas de manera improvisada, lo que revela la inmediatez de la escritura de Leonardo y un modo de discurrir basado en enunciados e interrogaciones. El tema principal del Código Leicester es el agua, con apuntes y diseños de turbulencias (*vortici*) y corrientes, observaciones de hidrostática, hidrodinámica e ingeniería hidráulica. A lo largo de todo el código, Leonardo utiliza una escritura especular (de derecha a izquierda) debida, al parecer, a un problema óptico instintivo, bastante frecuente en los niños, y que en Leonardo no fue corregido a tiempo durante la infancia. El manuscrito fue encontrado en el año 1660 en Roma, en un viejo baúl, por el pintor Giuseppe Grezzi, quien lo conservó hasta el año 1717, cuando el inglés Thomas Coke, primer conde de Leicester, lo compró. El Código permaneció en la casa de Leicester hasta el año 1980, cuando el americano Armand Hammer lo adquirió y lo denominó *Hammer Code*. Por último, en 1994, Bill Gates, presidente de Microsoft, lo compró por un valor de 30 millones de dólares y lo denominó nuevamente Código Leicester. Actualmente se encuentra en el Gates Museum, donde es conservado en una cripta climatizada y totalmente protegido de la luz.





## Contraportada

El “paisaje con río” de Leonardo es un dibujo de 19x28,5 cm que actualmente se conserva en el Gabinete de los dibujos y las estampas de la Galería de los Uffizi catalogado con el número de inventario 8 P. En la parte superior izquierda del dibujo, se encuentra una inscripción con la inconfundible caligrafía especular (de derecha a izquierda) de Leonardo con el lugar y la fecha en que el dibujo se hizo: “*Dì de Sta Maria della Neve/ Adì*

*5 daghosto 1473*” (Santa María de la Nieve, 5 de agosto de 1473), razón por la cual por mucho tiempo el dibujo se consideró como la primera obra realizada y fechada por el maestro antes del descubrimiento, en 2017, de una baldosa de 1471 en la que Leonardo representa al Arcángel Gabriel. No obstante, continúa siendo considerado como el primer dibujo de paisaje en la producción artística de Leonardo y uno de los primeros ejemplos de paisaje puro (desligado de un personaje sacro o profano) en el arte occidental. La escena, dibujada por Leonardo a los 21 años de edad, representa un paisaje del valle del río Arno, probablemente en la zona de Montevettolini. Entre los dos promontorios, sobre los que se delinean castillos y otros elementos urbanos, se abre la vista hacia el río Arno, cuyas laderas se encuentran llenas de árboles y campos cultivados. El dibujo podría corresponder al boceto preparatorio para una obra más compleja, o a un ejercicio del joven Leonardo, que en la época aún era alumno de Andrea del Verrocchio; también es posible que lo hiciera por puro gusto personal, pues como diría Giorgio Vasari, a Leonardo “*il disegnare et il fare di rilievo, come cose che gl'andavano a fantasia più d'alcun'altra*” (dibujar y crear relieves era la cosa que a Leonardo le deleitaba más que cualquier otra).

La autografía Leonardesca se puede confirmar por el estilo de la obra, que es similar a la de otros de sus paisajes, y por la increíble capacidad de lograr un efecto de “conexión atmosférica” que une las zonas cercanas y distantes como si circulara realmente el aire. El dibujo, realizado con lápiz, pluma y tinta, es innovador para la época. Con líneas sutiles y ligeras, Leonardo logra evocar el viento entre los árboles, y con un trazado más denso e insistente, resalta las zonas rocosas en las que se encuentra la cascada. Para el castillo usa líneas netas que logran resaltar sus particularidades arquitectónicas. Es muy probable que el dibujo fuera realizado “*dal vero*”, pues contiene muchos elementos de realismo que a Leonardo le eran familiares, ya que pasó la mayor parte de su infancia en el campo, en la casa de su abuelo en Vinci.

## Leonardo Da Vinci (1519-2019)

“L’acqua che tocchi de’ fiumi è l’ultima di quella che andò  
e la prima di quella che viene. Così il tempo presente”

“ El agua que tocas en la superficie de un río, es la última de la que pasó  
y la primera de la que viene. Así el instante presente”

Como Heráclito, Leonardo observa el río. El filósofo griego lo hace para ponernos frente al eterno devenir de las cosas, para quitarnos cualquier ilusión o posibilidad de captar algo que "permanece", cualquier forma del Ser que sea diferente del Devenir. El Logos (la razón) del hombre sólo puede conocer el flujo ininterrumpido gobernado por un Logos divino que anula las diferencias y hace que el nacer y el morir, el anciano y el joven, sean la misma cosa. Como Heráclito, Leonardo se da cuenta que en el devenir del mundo (que es como el fluir de un río) los opuestos pueden coincidir, y que cada fin es a la vez un inicio. Y el artífice de tal unificación es el hombre, que logra transformar el final en inicio y traer del pasado cada instante de la propia vida para proyectarlo en el futuro: el presente no es el monótono pasar del pasado al futuro, sino la capacidad del hombre de sustraerse a la nada, de detener el flujo del río y abrazarlo todo en un instante, desde su desembocadura hasta su nacimiento. Para Leonardo, la centralidad del hombre es determinante y se manifiesta en la concepción del tiempo, que no es un devenir externo y objetivo, sino en relación con el sujeto que lo percibe.

Esta concepción cíclica y relativa del tiempo, derivada de la filosofía clásica, determinará de forma significativa el pensamiento de Leonardo, llevándolo a cuestionar sucesivamente muchas de las ideas y conceptos de su tiempo.

### **El tiempo de Leonardo**

El renacimiento, representa un periodo de transición entre la edad media y los inicios de la edad moderna durante el cual se reivindicarán los antiguos modelos de la cultura grecolatina. El termino Renacimiento, procede del italiano *Rinascita* (renacer en español) y fue sugerido por el artista e historiador Giorgio Vasari en su libro “Las vidas de los más excelentes pintores, escultores y arquitectos” (*Le vite de’ più eccellenti pittori, scultori, e architettori*) publicado en el año 1550 para indicar el renacer de la cultura clásica tras el oscurantismo del medioevo. El clima cultural de este periodo propiciará la renovación de las ciencias tanto naturales como humanas, lo cual determinará a su vez una nueva concepción tanto del mundo como del hombre. Inicialmente surge en Italia como un movimiento artístico de gran vitalidad que se extenderá de inmediato a otros países de Europa.

Durante el Renacimiento se afirmará la dignidad intelectual del artista moderno, quien, además de conocer las técnicas y los principios de los diferentes lenguajes del arte, como la pintura y la escultura, deberá relacionarse con la filosofía y la poesía, así como con las matemáticas, la teología, el derecho y otros saberes propios de la cultura humanística. Este ideal será plasmado de manera excepcional por Rafael Sanzio en su famoso fresco la “Escuela de Atenas”, en el cual el artista representará los más célebres filósofos y matemáticos de la antigüedad en las figuras de artistas contemporáneos como Leonardo y Miguel Angel.



*La escuela de Atenas*, Rafael Sanzio, fresco, Palacio Apostólico de la Ciudad del Vaticano, 500x770 cm, 1509-1511. La escuela de Atenas es un fresco realizado por Rafael como parte de una comisión para decorar la *Stanza della Segnatura*, una de las cuatro habitaciones que hoy en día son conocidas como las estancias de Rafael, ubicadas en el Palacio Apostólico de la Ciudad del Vaticano. En las cuatro paredes de la *Stanza della Segnatura* Rafael representa el orden de la cultura humanística que comprendía la teología, la filosofía, la poesía y el derecho. La escuela de Atenas representa la filosofía a través de una escena en la que se narra una sesión entre los filósofos clásicos. En el primer plano del fresco, un numeroso grupo de sabios se dispone alrededor de las dos figuras centrales, que corresponden a Platón y Aristóteles, mientras dialogan. Platón, representado con el rostro de Leonardo, lleva en una mano el *Timeo* (el diálogo platónico que influenciará mayormente la filosofía y la ciencia posteriores) y con el índice de la otra mano dirigido hacia el cielo indica el bien, la idea de las ideas, dando a entender que el objeto de la investigación filosófica es la idea del bien, que se logra, precisamente en el pensamiento, mas allá de las cosas, metafóricamente en la esfera celeste, según un proceso que va de la percepción de las cosas sensibles, a través de los sentidos, a un pensamiento alrededor de lo que las cosas son en verdad mas allá de la apariencia, a través del intelecto. Aristóteles deja su brazo derecho suspendido en el aire, indicando el proceso completamente opuesto y complementario al de Platón, o sea el retorno del mundo inteligible (del pensamiento), en el cual se encuentra la idea del bien, al mundo sensible (la realidad aparente), en modo de transformar la realidad y hacerla devenir el ideal posible más cercano a la idea. El mismo Platón, indica estos dos procesos (tanto el ascensional, místico, que de la forma va al contenido, como el proceso descensional, político, que del contenido va a las formas para transformarlas) como presupuesto fundamental del pensamiento. Tal complementariedad se ilustra en el mito de la caverna (Libro VII de la República) en el cual el prisionero de la caverna (metafóricamente el hombre, prisionero de sus impresiones sensibles) logra liberarse y ver el sol (el bien), y una vez descubierto un mundo afuera de la caverna, se libera de nuevo de sus compañeros de prisión (la sociedad) para poder vivir todos juntos a la luz del sol.

Los particulares debajo de la figura de izquierda a derecha representan a Sócrates, Heraclito (rostro de Miguel Angel Buonarroti), Platón (rostro de Leonardo); Pitágoras.

Durante todo el curso del Renacimiento prevalecerá una visión clásica platónica, pitagórica y matemática (mecanicista y determinista) de la realidad según la cual las imágenes y los fenómenos de la naturaleza son reales y, por lo tanto, verdaderos, si se construyen sobre una base numérica de perfectas analogías y proporciones geométrico-matemáticas. Una cosa es real siempre que se pueda construir en torno al número, pues solo el número permite que la cosa sea inmutable y, por ende, real y verdadera. En el arte del Renacimiento el realismo de las imágenes se logra eliminando todo aquello que carece de medidas (a-metros) o de una estructura racional (a-logon, carente de un logos), y siguiendo los principios de proporción, analogía, relación y armonía entre las partes. Un ejemplo excepcional de tal ideal representativo es posible apreciarlo en la “*Sacra Conversación*”, pintura de Piero della Francesca realizada en 1472 y actualmente conservada en la Pinacoteca de Brera, en la ciudad de Milán.



*Sacra Conversación*, Piero della Francesca, 1472, tempera sobre tabla, 248x150cm, Pinacoteca de Brera, Milan, Italia.

Todas las relaciones entre las figuras de la pintura, dispuestas en círculos concéntricos alrededor de María (centro de la composición), están construidas como dice Platón en el Timeo: “Sobre una base de diversos tipos de proporción aritmética, geométrica y armónica”. Lo esencial en el arte representativo del Renacimiento es la idea de la proporción que debe unir todas las partes de una obra de arte con el cosmos construido por el demiurgo y hacer de la multiplicidad de las partes una unidad. Entre una parte y otra debe haber siempre una medida, un logos que une y relaciona las partes de modo armónico, una conexión musical. Las distancias no deben separar sino permitir la distinción entre los entes sin dividirlos. Piero della Francesca, conocedor de estos principios y un gran estudioso de la matemática y la geometría, logra distinguir magistralmente las diferentes figuras del cuadro sirviéndose de la perspectiva, para crear una armonía perfecta compuesta de intervalos “musicales”.

Si bien estos principios de armonía encuentran en el arte del Renacimiento un ejemplo concreto de aplicación, su mayor impacto se verá reflejado en la ciencia moderna, que en ese momento está naciendo, para la cual la realidad y la naturaleza se expresarán y se manifestarán en un lenguaje matemático.

### Un hombre dentro y fuera de su tiempo

Aunque Leonardo estudiará y comprenderá perfectamente la esencia del pensamiento determinista-matemático de su tiempo, su modo de interpretar el conocimiento, de investigar la naturaleza y de ver la realidad es cualitativo y relativo. Todo esto, unido a su curiosidad innata y a su amor por el saber, lo llevarán a observar la naturaleza de un modo nunca antes visto, y a trascender el propio tiempo y la propia historia. Da Vinci, que solía llamarse a sí mismo “discípulo de la experiencia”, no busca la realidad de las cosas en su indestructibilidad o en su inmutabilidad. La representación de la realidad para Leonardo es dinámica, cualitativa, y deja espacio al devenir, pues trata de ver la realidad no solo en la matemática sino en la mutabilidad de las cosas. Y las cosas que mutan no pueden definirse como una realidad única y absoluta, no pueden considerarse como perfectamente reales.

Aunque Leonardo no logrará articular un tratado formal con estas ideas y conceptos, serán los apuntes y dibujos dispersos en las páginas de sus cuadernos, en particular sus paisajes y estudios sobre el agua, a hablar de su visión de la realidad y de la naturaleza del modo más elocuente.



Dibujo de paisaje con río, 1473, Gabinete de los dibujos y las estampas de la Galería de los Uffizi. El particular en la parte inferior izquierda pone en evidencia (color verde agua) la cascada presente en el dibujo. En la parte inferior derecha una fotografía de la que podría ser la cascada en el valle del río Arno representada por Leonardo. Ver comentarios adicionales en la descripción de la contraportada.



Estudios del agua (vortici d'acqua), 1508, página del código Leicester, 27x20cm, Gates Museum. Ver comentarios adicionales en la descripción de la portada

Incluso para los fondos de sus pinturas más icónicas, como la Mona Lisa o la Virgen de las Rocas, en lugar de templos ideales o arquitecturas perfectamente calibradas, Leonardo optará por escenas de paisajes pluviales en los cuales los contornos de las formas se pierden progresivamente hasta fundirse en una atmósfera mutante y rarefacta. Se trata de paisajes en transformación continua.

Esta idea del movimiento está presente incluso en el retrato. Leonardo logra resolver con pocos trazos las características fisionómicas del sujeto representado y, a la vez, hace emerger con cada línea los “movimientos del alma” (i moti dell’anima). Los retratos de Leonardo son inusuales para su época, pues van más allá de la belleza y la armonía canónicas (denominadores comunes del arte representativo del Renacimiento), siendo de un gran carácter introspectivo y psicológico, casi anticipatorio del psicoanálisis.



Particulares de algunas pinturas de Leonardo en las que se evidencian los fondos con paisajes pluviales: **La Mona Lisa**, 1503, Museo de Louvre, Paris, óleo sobre tabla, 77x53cm (cuadrante superior izquierdo); **La Virgen de las Rocas** (versión de Londres) National Gallery, Londres, 1495-1508, óleo sobre tabla, 189,5x120cm (cuadrante inferior izquierdo); **La Virgen, el niño Jesús y Santa Ana**, Museo de Louvre, Paris, 1503, óleo sobre tabla, 168x112cm (Cuadrante superior derecho); **Baco**, Museo de Louvre, Paris, óleo sobre lienzo, 177x115cm, 1510-1515 (cuadrante inferior derecho)

La genialidad de Leonardo, en fin, radica en su capacidad para traducir y sintetizar en imágenes altamente sofisticadas su visión de la realidad y de los fenómenos de la naturaleza. Cada uno de sus dibujos y pinturas es un símbolo que, no obstante su “aparente” simplicidad, es, en el fondo, un enigma manifiesto.

En los siglos posteriores a su muerte muchas serán las figuras de la historia del arte y de la ciencia que encontrarán en Leonardo inspiración y fermento. Sus ideas han resistido el paso de los siglos y han sobrevivido a las revoluciones científicas, y en momentos decisivos de la ciencia contemporánea, como durante la revolución indeterminista y anti-mecanicista de la física liderada por Einstein, en la cual ha sido necesario recurrir a modelos matemáticos infinitamente complejos para explicar la realidad, el pensamiento de Leonardo ha mostrado ser extremadamente contemporáneo.

**Juan Eugenio Ochoa, MD, PhD**  
Instituto Auxológico Italiano, IRCCS,  
Departamento de Cardiología, Milán, Italia

# Evidencia de mutaciones genéticas asociadas con el albinismo en amerindios

## Evidence of genetic mutations associated with albinism in Amerindians

© Jaime Eduardo Bernal Villegas

Facultad de Medicina, Universidad del Sinú, Cartagena de Indias, Colombia

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 20 de octubre del 2019

### Resumen

Se revisan diversas descripciones históricas del albinismo entre los indígenas americanos para evidenciar cómo este error congénito del metabolismo ya se encontraba en América cuando los primeros conquistadores llegaron al continente, lo cual sugiere que por lo menos una de las mutaciones genéticas asociadas con el albinismo pudo haber llegado en el genoma de los primeros humanos que pasaron por el estrecho de Bering.

**Palabras clave:** albinismo; amerindios.

### Abstract

Diverse historical descriptions of albinism among Amerindians are reviewed showing that this inborn error of metabolism was already present in America when the first conquistadores arrived in this continent, which suggests that at least one of the genetic mutations associated with albinism may have come in the genome of the first human migrants across the Bering Strait.

**Keywords:** Albinism; Amerindians.

### El albinismo

El albinismo es una condición que, probablemente, se encuentra en todos los animales vertebrados, en muchos invertebrados y en algunas plantas; este trastorno genético heterogéneo es causado por mutaciones en diferentes genes, los cuales producen una reducción o ausencia total de melanina en los ojos, la piel, el pelo y en algunas otras estructuras. Hay tres tipos clínicos de albinismo: oculocutáneo, ocular y sindrómico. En la Tabla 1 se enumeran los siete genes conocidos causantes del albinismo oculocutáneo, así como el gen ligado a X responsable del albinismo ocular. El tercer tipo de albinismo es aquel que se encuentra asociado con otras condiciones clínicas como el síndrome de Hermansky-Pudlak, asociado con trastornos hemorrágicos y enfermedades intestinales y pulmonares, o el síndrome de Chédiak-Higashi, asociado con trastornos inmunológicos. Los defectos asociados con el albinismo oculocutáneo se transmiten de manera autosómica recesiva y, en consecuencia, se requieren mutaciones de ambos padres para producir sus signos y síntomas. El albinismo oculocutáneo ocurre en aproximadamente una de cada 40.000 personas a nivel global (Nord, 2015).

En su forma más dramática, la mutación de un gen codificado en el cromosoma 11, conocido como *TYR*, causa la inactividad completa de la tirosinasa, una enzima necesaria para la producción de melanina, y una mutación diferente, codificada en el brazo largo del cromosoma 15, produce una forma alternativa de albinismo (*Oculocutaneous albinism type 2*, *OCA2*), que no es dependiente de la tirosina. Este tipo de albinismo presenta una distribución de uno en 36.000 individuos euroamericanos en los Estados Unidos, mientras que su frecuencia es mayor en amerindios, por ejemplo, en uno de 28 en Brasil y uno de 6.500 en el sur de los Estados Unidos (Woolf, 2005).

Asimismo, en varios estudios llevados a cabo en África se ha demostrado que también allí la condición es relativamente frecuente, como puede verse en la Tabla 2 (Hong, *et al.*, 2006). De hecho, se ha encontrado una delección de 2,7 Kb, la cual comprende el exón 7 del gen *OCA2*, en varios

#### Correspondencia:

Jaime Eduardo Bernal Villegas; [jebernal@gmail.com](mailto:jebernal@gmail.com)

Recibido: 2 de abril de 2019

Aceptado: 13 de agosto de 2019

Editor: Luis Fernando García



**Tabla 1.** Siete genes conocidos causantes del albinismo oculocutáneo y el gen ligado a X responsable del albinismo ocular (datos tomados de **Kamaraj & Purohit, 2014**)

Nombre del gen	Gen	Ubicación	Número de mutaciones
<i>OCA 1</i>	Tirosinasa	11q14.3	>300
<i>OCA 2</i>	Gen P	15q11.2-q12	154
<i>OCA 3</i>	Proteína relacionada con tirosinasa	9p23	16
<i>OCA 4</i>	SLL45A2	5p13.3	78
<i>OCA5</i>	ND	ND	1
<i>OCA6</i>	SLC24A5	15q21.1	2
<i>OCA7</i>	C10orf11	10q22.2	1
<i>OAI</i>	GPR143	Xp22.3	114

ND= no dato

**Tabla 2.** Albinismo en algunas poblaciones africanas (**Hong, et al., 2006**)

Región	Prevalencia
Sur de África	1:3900
- Xhosa	1:4794
- Sotho	1:2041
- Swasi	1:2716
- Tswana	1:3481
Zimbabue	1:4922
Tanzania	1:4000
Nigeria	1:15000

africanos y afroamericanos no emparentados, lo que sugiere que provienen de un alelo fundador común cuyo origen se ha podido trazar hasta hace 2.000 a 3.000 años en una población surafricana y 4.100 o 5.645 años en una población del Camerún (**Aquaron, et al., 2007**). Algo similar se ha encontrado en India, donde las mutaciones en el gen *OCA1*, halladas en 13 grupos étnicos que representan a cerca de 20 millones de individuos, parecen deberse, primordialmente, a mutaciones fundadoras en el gen de la tirosinasa (**Chaki, et al., 2006**). Asimismo, en estudios realizados en la Polinesia se ha detectado en los tuvalu una sustitución sin sentido en la posición 775 del gen *OCA2*, también encontrada en tres individuos de otro origen polinesio, pero ausente en otras comunidades melanesias, lo cual sugiere que esta mutación puede ser de origen polinesio y resultado, también, de un efecto fundador. Parece evidente, entonces, que el origen y la procedencia de las distintas mutaciones de los genes que causan el albinismo están lejos de haberse esclarecido. Ahora bien, el individuo albino tiene una serie de dificultades causadas por la enfermedad: la marcada sensibilidad a los efectos de la luz solar y los problemas visuales, lo que hace difícil explicar su larga historia en las poblaciones humanas y, sobre todo, su frecuencia significativamente mayor en las poblaciones subsaharianas

y en los indígenas americanos. Ello supondría que el gen del albinismo confiere a su portador una ventaja selectiva, como sucede con los portadores del gen de la hemoglobina S y la resistencia a la malaria. En este sentido, en su estudio en Tanzania, **Tuli, et al. (2012)** han sugerido que la alta frecuencia de la tuberculosis y la lepra en esa región podría ser la clave para entender la asiduidad evidente de estas mutaciones en esas poblaciones.

### Antecedentes

Uno de los antecedentes más interesantes en el registro histórico de la enfermedad en los grupos étnicos americanos se registra muy temprano en el siglo XVI, con la llegada de Hernán Cortés a Tenochtitlán el 8 de noviembre de 1519. En los siguientes seis años Cortés escribe cinco cartas “de relación” en las que narra al rey Carlos I los pormenores de la conquista de México. En la segunda de esas cartas, en medio del asombro ante la magnificencia de Tenochtitlán, refiere lo siguiente:

*Tenía en esta casa un cuarto, en que tenía hombres, y mujeres, y niños, blancos de su nacimiento en el rostro y cuerpo y cabellos y cejas y pestañas (Cortés, [1520] 2016, p. 85).*

Esta es la más temprana descripción del albinismo entre indígenas americanos, hecha en la misma casa de Montezuma, posiblemente a finales de 1519 o principios de 1520, y clara evidencia de la existencia de esta condición genética entre los aztecas muy poco después de la llegada de Colón a estas tierras.

Unos pocos años después, alrededor de 1530, el capitán Agustín Delgado fue enviado por el gobernador Jerónimo Ortal a explorar el interior de Venezuela. Fray Pedro Simón relata en su “IV Noticia Historial” que, al entrar Delgado al poblado del cacique Arcupón, el cual saqueó y arruinó, encontró lo que se describe a continuación:

*Entre el saco que sacaron de este pueblo, no con poco estrago de haciendas y vidas, pues entre los demás perdió la suya peleando el cacique Arcupón, se hallaron*

*cuatro chinas, que son indias de poca edad hasta que se casan, tan blancas, rubias y hermosas, como si se hubieran criado en Flandes, de que también se han hallado algunas en estos llanos, la tierra más adentro. Y yo he visto una que se ha criado en esta ciudad de Santa Fe desde niña, tan blanca y rubia como hemos dicho. Preguntando los españoles si aquellas cuatro mujeres eran de otra nación circunvecina a este pueblo que fuesen todas de aquel color, respondieron ser nacidas y criadas en aquel pueblo, y que aquella blancura les venía de haber estado desde que nacieron tan encerradas, que jamás les había cubierto el sol, como se echaba de ver; pues al modo de aves nocturnas, en sacándolas a él, se cubrían los ojos por lo mucho que les ofendía la luz (Simón, [1627] 1981, p. 446).*

Pasarían 170 años antes de volverse a saber de algo similar en las relaciones de los cronistas. Lionel Wafer, cirujano galés, se asentó en Jamaica en 1676 para ejercer su profesión y, poco después, aceptó el cargo de cirujano en la flota de dos notables bucaneros, John Cook y Stephen Lynch. En 1680, en Cartagena de Indias, Wafer conoció a William Dampier, el célebre bucanero que circunnavegaría el globo tres veces, y se embarcó con él rumbo al istmo de Panamá para tomarse por tierra la población de Santa María. Cometido el asalto bajo el mando del mismo Dampier, parte de la tripulación decidió volver a hacer el largo camino a pie y en botes. Cinco días más tarde, la pólvora que secaba un marinero hizo explosión y destruyó la rodilla de Wafer de forma tan atroz que al poco tiempo debió ser abandonado por sus compañeros; otros dos marineros se quedaron con él en la mitad de la espesa y húmeda selva del Darién, desprovistos de vitualla alguna y en medio de los indios cuna. Tres meses tardaría Wafer en atravesar de sur a norte el istmo a partir de los primeros días de mayo de 1681 para reencontrarse con Dampier en el Caribe. Sus notas fueron publicadas por James y John Knapton en Londres, en 1699, con el título “*A New Voyage and Description of the Isthmus of America*”.

El texto está escrito en un lenguaje un poco lacónico pero rico en observaciones sobre la geografía, las plantas, las frutas, los insectos, los pájaros, los reptiles, los peces, y los “habitantes indios, sus maneras y costumbres”. Después de hacer una descripción física de los indígenas Cuna, Wafer escribe:

*Hay entre algunas gentes de este país un matiz de piel tan singular que nunca he visto ni oído en parte alguna del mundo. La descripción parecerá extraña, pero cualquier bucanero que haya estado en el istmo los habrá visto y podrá atestiguar sobre lo que voy a contar, aunque pocos habrán tenido la oportunidad que yo he tenido de obtener la información particular sobre estas gentes.*

*Son blancos y hay de ambos sexos; aunque hay pocos por comparación con los que tienen color cobre, posiblemente uno o dos por cada trescientos. Se diferencian*

*de los demás indios especialmente por su color, aunque no solo en esto. Sus pieles son tan blancas como las de la gente más clara en Europa, con alguna tintura sonrojada o complexión sanguínea; pero no es su complexión totalmente como la de nuestra gente más pálida, más bien del color de la leche blanca, más clara que el color de cualquier europeo, muy semejante al de un caballo blanco. [...] Sus cejas son blanco leche, tanto como el cabello de sus cabezas [...].*

*No son tan altos como los demás indios; y lo que es más extraño, sus párpados se doblan y abren en una figura oblonga, apuntando hacia abajo en las esquinas, y formando un arco o figura de creciente con las puntas hacia abajo. De ahí, y por lo que ven claramente solo en las noches de Luna, acostubrábamos llamarlos “ojilunos”. No ven bien en el sol [...], sus ojos son muy débiles y les lloran si el sol brilla hacia ellos, por lo cual no salen durante el día si este no es oscuro y nublado (Wafer, 1699, p. 133-4).*

Después de esta clara descripción del albinismo, su aparición en ambos sexos y su frecuencia en los indígenas del Istmo, Wafer relata:

*Los Indios de color cobre no parecen respetarlos tanto como a los de su misma complexión, mirándolos como un tanto monstruosos. No son una raza distinta, pero en ocasiones uno surge de padre y madre color cobre; y he visto un niño de menos de un año de esta suerte. Alguno podría sospechar que es hijo de un padre europeo: pero como pocos europeos vienen por aquí, y tienen poco comercio con las mujeres indias cuando vienen, esta gente blanca es tan diferente a los europeos en algunas medidas, como lo son de los indígenas color cobre en otras [...].*

*Pero nunca es blanco el hijo de un hombre o una mujer blancos, sino color cobre como sus padres (Wafer, 1699, p. 135-6).*

Aunque algo confusa, esta aseveración podría interpretarse como la ausencia de albinos hijos de uno de sus padres albino, lo cual concuerda bien con el mecanismo de herencia autosómico recesivo de la condición. Sobre el origen de esta, Wafer relata la explicación que le diera uno de los indios:

*Lacenta me dio esta explicación sobre cómo llegaron a ser blancos, que es a través de la fuerza de la imaginación de la madre, mirando a la Luna en el momento de la concepción. Pero dejo esto a otros para su interpretación. Me dijo, además, que su vida era corta (Wafer, 1699, p. 136).*

Años más tarde hubo otro reporte de los albinos cuna. Corría el año de 1742 o 43 cuando se iniciaron las labores de los jesuitas en la provincia del Darién a instancias del rey y bajo el auspicio del virrey Sebastián de Eslava. Uno de los primeros jesuitas en llegar a la región fue el padre Jacobo Walburger, S. J., quien había nacido en Innsbruck

en 1715 y llegó a la provincia de Quito en 1742. El padre Walburger inició la fundación de un pueblo en el sitio donde había existido el llamado Yaviza, en pleno tapón del Darién. En su “Breve Noticia de la Provincia del Darién”, escrita en 1748, relata:

*Lo propio sucede que la Yndia entierra una criatura, o la bota en el rio, quando la criatura es tula, y rara es la Yndia que cria tal criatura; porque no quieren ser padres de hijos que tengan semejanza en sus carnes con los españoles (Langebaek, 2006, p. 84).*

En este relato, “tula” es una garza muy blanca, por lo que se refiere muy probablemente a una criatura albina y, por extensión, posiblemente al otro nombre, “tule”, con que se conoce a los indígenas cuna.

### Reportes en el siglo XIX

Un siglo más tarde, a principios de septiembre de 1847, el teniente William H. Emory, ingeniero topográfico del ejército norteamericano, casado con Matilde Wilkins, bisnieta de Benjamin Franklin, recibió instrucciones de presentarse en el fuerte Leavenworth en Missouri y ponerse al mando del coronel Kearny, quien lideraba una fuerza consistente en tres escuadrones bajo el comando del mayor Sumner, el primer regimiento de la caballería de Missouri, a su vez bajo el mando del coronel Doniphan y dos compañías de infantería a cargo del capitán Agney, que saldrían con la tarea de conquistar Nuevo Méjico. En sus apuntes publicados en 1848 bajo el título de “*Notes of a Military Reconnaissance*”, Emory relata el viaje entre el fuerte de Leavenworth y San Diego, incluidos tramos de los ríos Arkansas, Gila y del Norte, donde refinaron las mediciones topográficas y recogieron especímenes de la flora local, y describe las costumbres de los grupos indígenas que encuentran a su paso:

*Cerca del nacimiento de las aguas del Salinas, que corre en un curso que se dice del noreste al suroeste, hay una banda de indios llamados Soones, que en maneras y hábitos se parecen a los Pimos, excepto que viven en casas cavadas en la roca sólida. Muchos de ellos son albinos, lo que puede ser una consecuencia de su habitación en cavernas (Emory, 1848, p. 133).*

Se trata evidentemente de los indios zuni o pueblo, asentados en los desiertos de Nuevo Méjico, al sur del río Colorado, y rodeados por los apache, navajo, pima y hopi, entre otros.

Unos cuantos años más tarde, en 1891, la Oficina de Etnología de los Estados Unidos publicó su noveno reporte anual bajo el título “*The Medicine-Men of the Apache*”. El autor es John G. Bourke, capitán de la tercera caballería del ejército norteamericano. Bourke fue uno más de los soldados con intereses académicos que recorrieron el oeste norteamericano, como Emory, Sitgreaves, Whipple y Parke, para citar algunos más. Graduado en West Point, Bourke sirvió toda su vida como ayudante de campo del célebre general George Crook, quien le permitió, incluso, algunos

tiempos para estudiar y vivir entre los indios de Arizona. Entre las muy notables observaciones de sus textos, hay una en el reporte anotado arriba que hace nuevamente alusión al albinismo:

*Hay muchos ejemplos claros de albinismo entre los pueblos de Nuevo México y Arizona, especialmente entre los Zuñi y los Tasayán; pero no he sabido de ningún caso en que los individuos así distinguidos se les acreditara con poderes no ascribibles a ellos bajo circunstancias ordinarias (Bourke, 1891, p. 460).*

Los indios tasayán o tusayán son cercanos geográficamente a los hopi, pero de distinto origen lingüístico.

Hasta ahora hemos reseñado las palabras de militares, sacerdotes e incluso bucaneros que, gracias a su aguda observación, podrían llamarse “letrados” en el sentido de no cerrar los ojos a una realidad circundante ni circunscribirla a los limitados gajes de su oficio. A finales del siglo XIX hacen su aparición otras personas con diferentes antecedentes: Carl Lumholtz, un teólogo noruego con inclinaciones naturalistas que, tras permanecer cuatro años entre los aborígenes canibales, decidió venir a estudiar a los indios de México. Lumholtz estuvo 20 años haciendo correrías por muy diversos sitios; varias son sus publicaciones sobre etnología y sobre el arte simbólico de los indios, pero la más citada es el libro “México desconocido” (1902) publicado en Londres. En el capítulo X del volumen I, el viajero noruego relata lo siguiente:

*Cerca de Ohuivo, en las montañas hacia Morelos, vivía una familia de diez albinos. Cuando estuve allí solamente dos habían sobrevivido a la viruela. Su piel era tan delicada que hasta el contacto con la ropa la irritaba. El señor Hartman visitó a uno de ellos, una anciana que vivía en una cueva con su esposo, un tipo bajito y de piel oscura, y los dos ciertamente estaban casados, pero no eran semejantes. Sus características eran enteramente indias pero su apariencia era única en México, incluso entre la población blanca. Ella le recordaba a uno el tipo muy claro de los campesinos escandinavos o irlandeses. Su pelo era blanco amarillento, pero sus cejas y pestañas eran blanco nieve. La cara y el cuerpo eran blancos, pero con grandes manchas rojas y pequeñas pecas. Mantenía los ojos entrecerrados y como era muy tímida no se pudo ver su color de ojos, pero el marido le aseguró al señor Hartman que eran azulados (Lumholtz, 1902, p. 191).*

### Siglo XX

Matilda Coxé Stevenson, una mujer sin estudios universitarios pero con un vastísimo interés en los indígenas hopi, a los que venía analizando desde 1880, publicó en 1904, en el 23 reporte anual de la Oficina de Etnología de los Estados Unidos, un estudio sobre los indios zuñi, su mitología, fraternidades esotéricas y ceremonias (*Twenty third annual report of the bureau of American ethnology to the secretary of the Smithsonian Institution 1901 1902*

[https://archive.org/stream/annualreportofbu43smithso/annualreportofbu43smithso\\_djvu.txt](https://archive.org/stream/annualreportofbu43smithso/annualreportofbu43smithso_djvu.txt). Allí dejó consignada la siguiente descripción, acompañada de la ilustración que se presenta a continuación (Figura 1):

*En 1879, se encontraron siete albinos entre los Zuñis. El señor Stevenson logró, con dificultad, reunir a seis de ellos y tomarles una fotografía. No pudimos convencer a la madre de un niño albino que permitiera fotografiarlo. De hecho, son tan sensibles sobre su condición, que tratan de esquivar la presencia de extranjeros; los hombres lo ocultan menos, pero las mujeres y los niños vuelan a esconderse del americano. La escritora ha visto varios casos de niñas crecer a la adolescencia y llegar a adultas. En 1896 nació un niño albino. Estas gentes tienen el pelo amarillento y piel delicada. Todos tienen ojos débiles, y su visión está tan afectada por la ausencia del pigmento coraideo, que están obligados a protegerse los ojos, que se inflaman con la luz ordinaria del día. Cuando salen, el hombre albino usa sombrero y las mujeres se cubre las caras con mantas. Es errónea la creencia de que los albinos están obligados a vivir aparte de los otros de la tribu y no se les quitan sus privilegios religiosos o sociales. En ningún caso tiene un padre albino un hijo albino y no hay dos de la misma familia. Los adultos que se casan con indios de piel oscura tienen descendencia saludable (Coxe, 1904, p. 383).*

Constituye este un análisis muy claro, con una perfecta descripción del fenotipo, el trastorno retiniano y el mecanismo de herencia de este trastorno, escrito cuatro años

antes de que sir Archibald Edward Garrod le diera carta de naturalidad científica como error congénito del metabolismo en 1908 (Scriver, 2008).

Mientras Garrod reportaba las bases genéticas del albinismo en Europa, en ese mismo año de 1908 el Instituto Smithsonian publicó el boletín número 34 titulado “Observaciones Fisiológicas y Médicas entre los Indios del Suroeste de los Estados Unidos y el Norte de México”, firmado por Ales Hrdlicka, un antropólogo checo nacionalizado en los Estados Unidos y fundador del *American Journal of Physical Anthropology*, quien en este texto de 468 páginas recogió las observaciones hechas durante seis expediciones, de 1898 a 1905, en las que visitó casi todas las tribus del suroeste de los Estados Unidos (Hrdlika, 1908).

En palabras del autor en su introducción, “Estas expediciones fueron llevadas a cabo con el interés primario de la antropología física, pero, como médico, el autor tuvo oportunidades excepcionales para adquirir información de naturaleza médica y fisiológica”. Hrdlicka trató temas tan diversos como los tipos de medicina practicados por los indios, su demografía, características físicas y enfermedades, entre las cuales dedicó algunas páginas al albinismo. En marzo de 1900 el autor encontró 11 casos entre los hopi y seis entre los zuñi. La proporción en la población total fue de 5,5 por mil entre los hopi y de 3,8 por mil entre los zuñi. De los albinos hopi, tres eran hombres y ocho, mujeres, y de los zuñi, tres eran hombres y tres mujeres. Nueve de los 17 albinos eran niños y ocho, adultos.

Hrdlicka hace luego una descripción detallada del fenotipo, anotando las pequeñas variaciones entre unos y otros indios. Sobre los ojos dice:



**Figura 1.** Ilustración de Coxe Stevenson de un grupo de indígenas zuñi albinos. Twenty third annual report of the bureau of American ethnology to the secretary of the Smithsonian institution 1901 1902 [https://archive.org/stream/annualreportofbu43smithso/annualreportofbu43smithso\\_djvu.txt](https://archive.org/stream/annualreportofbu43smithso/annualreportofbu43smithso_djvu.txt)



**Figura 2.** Albinos cuna y uitoto observados por el autor

*Los ojos fueron entre gris claro o azul claro hasta azul grisoso, con la esclera blanca [...]. En ningún caso se encontró el iris sin color con un reflejo rosa como en el conejo albino. En todos los casos se encontraron nistagmus y heliofobia más o menos marcados (Hrdlika, 1908, p. 193).*

Y sobre la historia familiar anota:

*Las investigaciones sobre la historia familiar de un indio son raramente satisfactorias. De acuerdo a los escasos y no siempre confiables datos obtenibles, en la mayoría de los casos el albino fue el segundo hijo de la madre; en un caso fue el tercero y en otro el octavo [...]. En una familia el segundo y el sexto hijo fueron albinos, en otra el segundo y el tercero y, finalmente, una mujer tuvo tres hijos, todos albinos. En todos estos casos, el padre, la madre y los otros hijos, cuando los hay, eran de color normal. Los albinos casados con individuos de color normal raramente tienen hijos propios (Hrdlika, 1908, p. 194).*

Por último, incluye sus comentarios sobre la etiología:

*Hay indicaciones para pensar que la causa real y original de la condición está en los centros nerviosos, siendo de naturaleza degenerativa y propagada en la tribu a través de influencias hereditarias. No se encontraron conexiones con factores predisponentes en la serie aquí reportada. (Hrdlika, 1908, p. 194).*

Los indígenas cuna vuelven a aparecer en la literatura biomédica en 1924, cuando Richard Marsh lleva a algunos de ellos a Estados Unidos, incluidos tres albinos, como parte de su prueba del descubrimiento de una raza de indios blancos (Marsh, 1925). Al año siguiente, George Harris llega a San Blas proveniente de los laboratorios de Cold Spring Harbor, se asienta casi dos meses entre los cuna y hace los primeros árboles genealógicos de individuos con albinismo. Observa que en ese lugar era prohibido el matrimonio de dos albinos, lo mismo que la común usanza del infanticidio en estos casos (Harris, 1926).

Por otra parte, en el Instituto de Genética Humana de la Facultad de Medicina de la Pontificia Universidad Javeriana hemos observado que el albinismo continúa presente en las

poblaciones aborígenes de Colombia. En los múltiples viajes de la Expedición Humana liderada por el Instituto hemos podido estudiar más de 30 grupos indígenas colombianos y diversos asentamientos de población afrodescendiente en todo el territorio de nuestro país. Esta tarea nos ha permitido observar casos entre los yukuna, piaroa, embera y uitoto (como puede verse en la figura 2 y la tabla 3) lo que, aunado a los ya descritos en los cuna, arhuaco y yukno,

**Tabla 3.** Poblaciones nativas con casos de albinismo

	Población	Origen lingüístico	Referencia	
Norteamérica	Mayo	Uto-Azteca	Cortés, 1519	
		Uto-Azteca	Hrdlicka, 1908	
	Hopi (tusayan?)	Uto-Azteca	Hrdlicka, 1908; Woolf, 1965	
	Tarahumara	Uto-Azteca	Lumholtz, 1902; Hrdlicka, 1908	
	Papago	Uto-Azteca	Hrdlicka, 1908	
	Ute	Uto-Azteca	Hrdlicka, 1908	
	Cheyene	Algic-Algonquian	Bourke, 1892; Hrdlicka, 1908	
	Menominee	Algin-Algonquian	Hrdlicka, 1908	
	San Juan	Na-dené	Woolf, 2005	
	Navajo	Na-dené	Woolf, 2005	
Centroamérica	Zuni	Lengua aislada	Emory, 1848; Hrdlicka, 1908	
	Chikkasah	Muskogean	Woolf, 2005	
	Crow	Siouan	Hrdlicka, 1908	
	Lacandon-maya	Mayan	Woolf, 2005	
	Quiche-maya	Mayan	Witkop, 1971	
	Cuna	Chibcha	Fairchild, 1924	
	Suramérica	Guatuso	Chibcha	Jeambrun & Sergent, 1991
		Guaymi	Chibcha	Jeambrun & Sergent, 1991
		Arhuaco	Chibcha	Jeambrun & Sergent, 1991
		Zapara	Zaparoana (¿Arawak?)	Jeambrun & Sergent, 1991
Yukpa		Caribe	Jeambrun & Sergent, 1991	
Yucuna		Arawak	Bernal, et al., 1994	
Piaroa		Sáliva	Bernal, et al., 1994	
Embera		Chocó	Bernal, et al., 1994	
Uitoto		Uitoto	Bernal, et al., 1993	
Caingang		Ge	Salzano, 1961	

sugiere claramente que por lo menos una de las mutaciones asociadas con el albinismo pudo haber cruzado el estrecho de Bering en la etapa del poblamiento temprano de América, configurando un efecto fundador ancestral en los indígenas del Nuevo Continente.

## Conclusiones

La revisión histórica de las variadas descripciones de la presencia de individuos albinos en poblaciones indígenas del Nuevo Continente, iniciada con la visita de Hernán Cortés a Montezuma en 1519 y seguida por las de piratas, exploradores, militares y aficionados que viajaron al continente y dejaron escritas observaciones pertinentes en sus memorias de viajes, sugiere que, dado el gran número de grupos indígenas de diversas lenguas en que se han encontrado casos de albinismo, por lo menos uno de los genes responsables de esta condición pudiera haberse transmitido a partir de alguna de las ondas migratorias de los primeros pobladores del continente.

## Conflicto de intereses

El autor no tiene conflicto de intereses.

## Referencias

- Aquaron, N., Soufir, J.L., Berge-Lefranc, C., Badens, C., Austerlitz, B., Grandchamp, B. (2007) Oculocutaneous albinism type 2 (OCA2) with homozygous 2.7 Kb deletion of the P gene and sickle cell disease in a Cameroonian family. Identification of a common TAG haplotype in the mutated P gene. *J Hum Genet.* **52**: 771-780.
- Bernal, J.E., Briceño, I., Duncan, R. (1993). El arte del chamanismo, la salud y la vida: Tumaco - La Tolita. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- Bernal, J.E. (1994). Observaciones del autor tomadas de las notas de viaje e historias clínicas de los grupos visitados por la Expedición Humana (1983-1993). Disponibles en el archivo histórico de la Pontificia Universidad Javeriana.
- Bourke, J.G. (1892). The Medicine-Men of the Apache. Ninth annual report of the Bureau of Ethnology to the Secretary of the Smithsonian Institution 1887-88 by JW Powell, Director. Glorieta, NM: Rio Grande Press.
- Chaki, M., Sengupta, M., Mukhopadhyay, A., Subba Rao, I., Majumder, P.P., Das, M., Samanta, S., Ray, K. (2006) OCA1 in different ethnic groups of India is primarily due to founder mutations in the tyrosinase gene. *Ann Hum Genet.* **70** (5): 623-630.
- Cortés, H. Segunda relación [30 de octubre de 1520]. Cartas de relación. <https://freeditorial.com/es/books/cartas-de-relacion>
- Coxe-Stevenson, M. (1904). Zuñi and the Zuñians. <https://archive.org/details/zuizunians00stev/page/22>
- Emory, W.H. (1848). Notes of a Military Reconnaissance, from Fort Leavenworth, in Missouri, to San Diego, in California, including part of the Arkansas, Del Norte, and Gila Rivers. Washington: Wendell and Van Benthuysen, printers (JEB)
- Fairchild, H.L. (1924). White Indians of Darien. *Science.* **60**: 235-237.
- Harris, G. (1926). The San Blas Indians. *American Journal of Physical Anthropology.* **9**: 17-58.
- Hong, E.S., Zeeb, H., Repacholi, M.H. (2006). Albinism in Africa as a public health issue. *BMC Public Health.* **6**: 212.
- Hrdlicka, A. (1908). Physiological and medical observations among the Indians of southwestern United States and northern Mexico. Washington: Government Printing Office. <https://repository.si.edu/handle/10088/15501>
- Jeambrun, P. & Sergent, B. (1991): Les enfants de la lune. L'albinisme chez les Amerindiens. Paris: INSERM-ORSTOM.
- Kamaraj, B., Purohit, R. (2014) Mutation analysis of oculocutaneous albinism: A complete review. *Biomed. Res. Int.* **214**: 905472.
- Langebaek, C.H. (2006). El Diablo vestido de negro y los Cunas del Darién en el siglo XVIII. Bogotá: Ediciones Uniandes.
- Lumholtz, C. (1902). Unknown Mexico. A record of five years' exploration among the tribes of the Western Sierra Madre; in the Tierra Caliente of Tepic and Jalisco; and among the Tarascos of Michoacan. <http://www.gutenberg.org/etext/16426>
- Marsh, R. (1925). The mystery of the white Indians. *The World's Work.* **49**: 633-645.
- National Organization for Rare Disorders – NORD. (2015). Oculocutaneous albinism [www.rarediseases.org/rare-diseases/oculocutaneous-albinism](http://www.rarediseases.org/rare-diseases/oculocutaneous-albinism)
- Salzano, F.M. (1961). Rare genetic conditions among the Caingang Indians. *Annals of Human Genetics.* **25**: 123-130.
- Scriver, C.R. (2008). Garrod's Croonian Lectures (1908) and the charter 'Inborn Errors of Metabolism': Albinism, alkaptonuria, cystinuria, and pentosuria at age 100 in 2008. *Journal of Inherited Metabolic Diseases.* **31** (5): 580-598.
- Simón, Fray P. ([1627] 1981). Noticias historiales de las conquistas de tierra firme en las Indias occidentales. Bogotá: Biblioteca Banco Popular.
- Tuli, A.M., Valenzuela, R.K., Kamugisha, E., Brilliant, M.H. (2012). Albinism and disease causing pathogens in Tanzania: Are alleles that are associated with OCA2 being maintained by balancing selection? *Med Hypothesis.* **79** (6): 875-880.
- Wafer, L. (1699). A New Voyage and Description of the Isthmus of Darien. Londres: Knapton. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/103939#page/154/mode/1up>
- Witkop, C.J. (1971). Albinism. En: Harris H, Hirschorn, K, editores. *Advances in Human Genetics.* New York: Plenum, p. 61-142.
- Wolf, C.M. (1965). Albinism among Indians in Arizona and New Mexico. *American Journal of Human Genetics.* **17**: 23-35.
- Wolf, C.M. (2005). Albinism (OCA2) in Amerindians. *Yearbook of Physical Anthropology.* **48**: 118-140.

# Diseño, síntesis, caracterización y evaluación *in vitro* de la actividad de los péptidos antimicrobianos contra bacterias patógenas resistentes a antibióticos

## Design, synthesis, characterization and *in vitro* evaluation of antimicrobial peptides against pathogenic bacteria resistant to antibiotics

✉ Claudia Ortiz López

Grupo de Investigación en Bioquímica y Microbiología (GIBIM), Escuela de Microbiología, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 10 de diciembre del 2019

### Resumen

Los péptidos antimicrobianos han atraído mucha atención como nuevos agentes terapéuticos contra enfermedades infecciosas. En este estudio se hizo el diseño racional *in silico* de 18 péptidos catiónicos con actividad antimicrobiana contra bacterias patógenas resistentes utilizando el programa DEPRAMP desarrollado en el Grupo de Investigación en Bioquímica y Microbiología de la Universidad Industrial de Santander. Posteriormente, los péptidos diseñados se sintetizaron en fase sólida con el método de 9-fluorenilmetoxicarbonilo en medio ácido. Se obtuvieron secuencias cortas de 17 aminoácidos con un grado de pureza entre 95 y 98 %, estructura secundaria de hélice alfa, carga neta catiónica (entre +3 y +6), punto isoeléctrico entre 10,04 y 12,03 e índice de hidropatía entre -0,62 y 1,14. Todos los péptidos antimicrobianos mostraron actividad antibacteriana y bactericida *in vitro* frente al menos una de las cepas patógenas estudiadas: *Escherichia coli* O157: H7, *Pseudomonas aeruginosa* y *Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina. Los péptidos antimicrobianos GIBIM-P5S9K y GIBIM-P5F8W registraron la mejor actividad antibacteriana, alcanzando una concentración mínima inhibitoria (CMI<sub>99</sub>) en rangos de 0,5 a 25 µM frente a las tres cepas evaluadas, de las cuales *Escherichia coli* O157: H7 fue la más sensible frente al péptido antimicrobiano GIBIMP5F8W, con una CMI<sub>99</sub> de 0,5 µM y una concentración mínima bactericida de 10 µM, en tanto que la cepa de *Pseudomonas aeruginosa* fue la más resistente, con una CMI de más de 100 µM frente a más de cinco péptidos antimicrobianos. La toxicidad de los péptidos sobre los eritrocitos produjo un porcentaje de hemólisis menor al 40 % en concentraciones de 50 µM. Por su parte, en las líneas celulares de carcinoma de pulmón A549 y HepG2, el único compuesto que presentó toxicidad fue GIBIM-P5F8W, presentando un 36% de células viables en concentraciones de 100 µM del péptido en la línea celular A549.

**Palabras clave:** péptidos antimicrobianos; resistencia microbiana; actividad antimicrobiana.

### Abstract

Antimicrobial peptides have attracted much attention as new therapeutic agents against infectious diseases. In this work, we made the rational *in silico* design of 18 cationic peptides with antimicrobial activity against resistant pathogenic bacteria using the DEPRAMP software developed in the GIBIM research group. Subsequently, the designed peptides were synthesized in solid phase using the Fmoc strategy in an acid medium. Then, sequences of 17 amino acids were obtained with a degree of purity between 95 and 98%, secondary structure  $\alpha$ -helix, net cationic charge (between +3 and +6), pI between 10.04 to 12.03, and hydrophobicity index between -0.62 and 1.14. All antimicrobial peptides showed antibacterial and bactericidal activity *in vitro* against at least one of the pathogenic strains studied: *Escherichia coli* O157: H7, *Pseudomonas aeruginosa*, and *Staphylococcus aureus* Resistant to Methicillin. The GIBIM-P5S9K and GIBIM-P5F8W antimicrobial peptides presented the best antibacterial activities reaching MIC<sub>99</sub> in ranges of 0.5 to 25 µM against the three strains evaluated. *E. coli* O157: H7 was the

### Correspondencia:

Claudia Cristina Ortiz López; [ortizc@uis.edu.co](mailto:ortizc@uis.edu.co), **Recibido:** 25 de marzo de 2019, **Aceptado:** 8 de octubre de 2019, **Editor:** Luis Fernando García

most sensitive strain to the GIBIMP5F8W presenting 0.5  $\mu\text{M}$  MIC<sub>99</sub> and 10  $\mu\text{M}$  MBC, and *P. aeruginosa* was the most resistant strain with MIC values over 100  $\mu\text{M}$  against more than five antimicrobial peptides. The toxicity of peptides in erythrocytes produced a hemolysis percentage of less than 40% in concentrations of 50  $\mu\text{M}$ . On the other hand, in the lung carcinoma cell lines A549 and HepG2, the only compound that presented toxicity was GIBIM-P5F8W, presenting 36% of viable cells in concentrations of 100  $\mu\text{M}$  of the peptide in the A549 cell line.

**Keywords:** Antimicrobial peptides; microbial resistance; antimicrobial activity.

## Introducción

**Microorganismos resistentes a antibióticos.** Uno de los mayores problemas actuales en salud pública es la resistencia de los microorganismos a los compuestos antimicrobianos. El uso indiscriminado de antibióticos potentes y de amplio espectro ha generado altas tasas de resistencia antimicrobiana (Schmidt, 2017). El problema se ha agravado aún más por la resistencia desarrollada por muchos patógenos frente a más de un compuesto antimicrobiano, por lo cual se les clasifica como patógenos resistentes a múltiples medicamentos (*multiple drug resistance*, MDR) (Mathur & Singh, 2013; Reuken, et al., 2017). Por ejemplo, el *European Centre for Disease Prevention and Control* (ECDC) ha informado que en Europa cada año mueren 25.000 personas debido a infecciones causadas por bacterias multiresistentes, que ocasionan costos adicionales de atención médica y pérdidas de productividad de al menos 1.500 millones de euros cada año (Li & Webster, 2018).

La Organización Mundial de la Salud (OMS) ha clasificado los patógenos de interés prioritario para el desarrollo de nuevos antibióticos (World Health Organization, WHO, 2017) de la siguiente manera: prioridad 1, crítica: *Acinetobacter baumannii* resistente a los carbapenémicos; *Pseudomonas aeruginosa* resistente a los carbapenémicos; *Enterobacteriaceae* resistentes a los carbapenémicos y productoras de betalactamasa de espectro extendido (ESBL); prioridad 2, elevada: *Enterococcus faecium* resistente a la vancomicina; *Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina con sensibilidad intermedia y resistencia a la vancomicina; *Helicobacter pylori* resistente a la claritromicina; *Campylobacter* spp. resistentes a las fluoroquinolonas; *Salmonellae* resistentes a las fluoroquinolonas; *Neisseria gonorrhoeae* resistente a la cefalosporina y a las fluoroquinolonas, y prioridad 3, media: *Streptococcus pneumoniae* sin sensibilidad a la penicilina; *Haemophilus influenzae* resistente a la ampicilina y *Shigella* spp. resistentes a las fluoroquinolonas. En este contexto, las bacterias Gram negativas *E. coli* O157:H7 y *P. aeruginosa*, así como la Gram positiva *Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina (SARM), se han convertido en patógenos de gran relevancia y han impulsado la búsqueda de nuevos tratamientos para combatir las infecciones que ocasionan (Brogan & Mossialos, 2016).

**Estructura, propiedades bioquímicas y actividad de los péptidos antimicrobianos.** Aunque el número y la diversidad de los péptidos antimicrobianos en la naturaleza son elevadas (véase la base de datos en <http://aps.unmc.edu/AP/main.php>),

hay formas estructurales que la mayoría de ellos comparten (Cruz, et al., 2014; 2017; 2018; Prada, et al., 2016; Kumar, et al., 2018). En general, los péptidos antimicrobianos son relativamente cortos (12 a 30 aminoácidos), de naturaleza catiónica (cargados positivamente con un valor de pH neutro) y anfífilos, con una proporción significativa de residuos hidrofóbicos. La naturaleza catiónica de la mayoría de ellos favorece un cierto grado de selectividad por los fosfolípidos de la membrana microbiana y presenta una carga generalmente catiónica (+2 a +9) y un promedio de 40 a 50 % de residuos hidrofóbicos. Estas propiedades son importantes en su mecanismo de acción antimicrobiano (Lohner, 2001).

Inicialmente, las actividades líticas de los péptidos antimicrobianos se atribuyeron a las estructuras helicoidales (Jenssen, et al., 2006). Sin embargo, se ha sugerido que tanto la estructura helicoidal como la conformación flexible son importantes para mejorar la potencia y la selectividad de los péptidos antimicrobianos no solo frente a las células bacterianas, sino también a las eucariotas (por ejemplo, para su actividad citotóxica en células plasmodiales o cancerosas). Esta flexibilidad estructural en las estructuras helicoidales de péptidos se ha asociado con la introducción cuidadosa de residuos de prolina en la secuencia del péptido antimicrobiano (Vermeer, et al., 2012).

A pesar de sus propiedades físicas similares, las homologías de secuencia de los péptidos antimicrobianos son muy limitadas y exhiben un amplio conjunto de estructuras secundarias que permiten clasificarlos a partir de sus estructuras tridimensionales (Jenssen, et al., 2006). La clasificación de los péptidos antimicrobianos es difícil debido a su gran diversidad. Según la composición de aminoácidos de los péptidos, y el tamaño y las estructuras que los conforman, los péptidos antimicrobianos pueden dividirse en varias categorías: a) péptidos con estructuras de hélice alfa, como la catelicidina humana; b) péptidos con estructuras de hoja beta estabilizadas por puentes disulfuro, como las defensinas humanas; c) péptidos con estructuras extendidas, como la indolicidina, y d) péptidos ricos en glicina, como el Pg-AMP1, y péptidos con estructuras de bucle, como las defensinas cíclicas (Li, et al., 2012).

Los mecanismos de actividad antimicrobiana de los péptidos antimicrobianos varían desde la permeabilización de la membrana hasta las acciones sobre un conjunto de moléculas intracelulares diana que incluyen las actividades inmunomoduladoras. Los péptidos pueden destruir la estructura de la membrana bacteriana produciendo la lisis celular o mediante la interacción entre péptido y membrana pueden conducir a la formación de poros transitorios y transportar



el péptido dentro de la célula, poniéndolo en contacto con dianas intracelulares donde se pueden enlazar al ADN, el ARN y las proteínas, y provocar procesos como la inhibición de la síntesis de la pared celular o la síntesis de proteínas; además, pueden interferir en la citocinesis bacteriana por filamentación celular *in vitro* o *in vivo* (Teixeira, *et al.*, 2012; Li, *et al.*, 2017).

**Diseño, síntesis y caracterización de péptidos antibacterianos.** Aunque los péptidos antimicrobianos se han considerado fármacos antibióticos prometedores, son sensibles al efecto de las condiciones ambientales (pH y fuerza iónica) y a la acción de las proteasas, lo que podría limitar su aplicación terapéutica (Malik, *et al.*, 2016). Además, son potencialmente citotóxicos para las células humanas, lo que en algunos casos ocasiona alergia, y su producción a escala industrial puede ser muy costosa (Pfalzgraff, *et al.*, 2018).

Se ha propuesto una variedad de estrategias para mejorar la estabilidad de los péptidos frente a la degradación proteolítica. Entre ellas, se han ensayado la modificación química de extremos terminales de péptidos (Danial, *et al.*, 2012); la alteración de sus estructuras secundarias flexibles (Rožek, *et al.*, 2003); la estabilización de las estructuras secundarias (Houston, *et al.*, 1998); el desarrollo de péptidos análogos mediante la sustitución con aminoácidos no naturales (por ejemplo, usando el enantiómero D) (Lee, *et al.*, 2011; Cruz, *et al.*, 2018); el aumento del contenido alfa helicoidal en la estructura de péptidos mediante modificaciones covalentes (Uteng, *et al.*, 2003); la modificación de la propiedad hidrófoba, la longitud y la carga neta (Rydlo, *et al.*, 2006); el acortamiento de péptidos antimicrobianos naturales (Lee, *et al.*, 2011), y el diseño *in silico* de péptidos antimicrobianos utilizando los algoritmos genéticos (Prada, *et al.*, 2016). Además, han surgido estrategias de diseño racional basadas en el alineamiento de secuencias de los péptidos antimicrobianos en una plantilla. En estudios previos (Yang, *et al.*, 2017) se ha modificado un único aminoácido en la secuencia, con el objetivo de determinar las posiciones y los residuos que son importantes para la actividad antimicrobiana. Algunos péptidos, como la cecropina, la manganina, la temporina, la protegrina y la lactoferrina, se han utilizado como plantillas de péptidos antimicrobianos (Merlino, *et al.*, 2017).

Una vez que se ha diseñado *in silico* la nueva secuencia de un péptido antimicrobiano, se debe hacer su síntesis. Una de las metodologías más utilizadas en la síntesis de péptidos en fase sólida (SPFS) es la basada en el 9-fluorenilmetilcarboxil (Fmoc), debido a sus altos rendimientos (Jaradat, 2018). Este mecanismo consiste en la elongación de una cadena peptídica anclada a un soporte sólido mediante la adición sucesiva de aminoácidos que se unen a través de un enlace amida (enlace peptídico) entre el grupo carboxilo del aminoácido entrante y el grupo amino del aminoácido previamente ligado al soporte hasta obtener la secuencia del péptido deseado. Los dos métodos de síntesis peptídica habitualmente usados son el Fmoc y el basado

en el *terc*-butiloxicarbonilo (*t*-Boc), los cuales difieren en los reactivos y condiciones empleadas para llevarlos a cabo (Jaradat, 2018).

En cuanto a la purificación del péptido antimicrobiano sintetizado, el grado de pureza se determina usualmente mediante cromatografía líquida de alta resolución en fase reversa (*reversed phase high-performance liquid chromatography*, RP-HPLC) (Aguilar, 2004). Para la determinación de la masa molecular del péptido, se utilizan la espectrometría de masas (*mass spectrometry*, MS), dada su sensibilidad, velocidad y alto grado de especificidad molecular (Irina, *et al.*, 2011), y el dicroísmo circular (DC), técnica alternativa de espectroscopía de absorción electrónica, que permite determinar la estructura secundaria del péptido. Hoy existen métodos de deconvolución que utilizan bases de datos y permiten establecer una estructura muy acertada (Bakshi, *et al.*, 2014). En este contexto, en el presente estudio se describen el diseño, la síntesis, la purificación, la caracterización bioquímica y la evaluación antimicrobiana de péptidos antimicrobianos contra *E. coli*, *S. aureus* y *P. aeruginosa* resistentes a antibióticos.

## Materiales y métodos

**Materiales.** Los aminoácidos L obtenidos con el Fmoc se adquirieron en IRIS Biotech GmbH (Germany). La resina de rink-amida, y los reactivos y disolventes orgánicos para la síntesis de péptidos se obtuvieron en Merck Novabiochem® (Germany). El 2,2,2-trifluoroetanol (TFE) y el ácido  $\alpha$ -ciano-4-hidroxicinámico (ACC) se adquirieron de Sigma-Aldrich (St. Louis, USA). Se usó Agua Milli-Q® con una resistividad de 18,3 M $\Omega$  a 25 °C para la preparación de todas las soluciones.

**Microorganismos.** Las tres cepas bacterianas, *E. coli* O157: H7, *P. aeruginosa* y SARM, fueron donadas por la Escuela de Microbiología de la Pontificia Universidad Javeriana. Las líneas celulares de tipo epitelial de carcinoma de pulmón humano A549 y la HepG2 fueron donadas por el Laboratorio de oxidación de cultivos celulares y biológicos de la Universidad Federal de Rio de Janeiro (Brasil).

Los medios de cultivo Müller Hilton (MH), la infusión de cerebro y corazón (BHI) y el Luria Bertani (LB) se adquirieron de Oxoid (Basingstoke, Inglaterra). El medio M199 se adquirió de Gibco (Invitrogen, CA). Los reactivos de lisostafina, bromuro de 3-(4,5-dimetiltiazol-2-ilo)-2,5-difeniltetrazol (MTT), dimetilsulfóxido (DMSO) y Tritón® X-100 se obtuvieron en Sigma-Aldrich (St. Louis, USA). Para obtener las diferentes concentraciones de péptido, se preparó una solución madre con una concentración de 1 mg de péptido por ml de agua o 1 mM de tampón de fosfato de sodio con pH de 7.2.

**Diseño bioinformático de péptidos.** El diseño de nuevos péptidos con potencial antimicrobiano se hizo mediante el uso de máquinas de soporte vectorial (*support vector machines*, SVM) utilizando el modelo denominado relación cuantitativa entre estructura y actividad (*quantitative structure-activity*

*relationship*, QSAR), para el reconocimiento de patrones y la creación de algoritmos que permitieran detectar la actividad antibacteriana mediante una estrategia de optimización basada en algoritmos genéticos, con la cual se hace una búsqueda de péptidos antimicrobianos con rangos establecidos de carga, carácter hidrófobo, punto isoeléctrico e índice de inestabilidad, y que se denominó DEPRAMS (programa desarrollado en nuestro grupo GIBIM) (Trindade, *et al.*, 2014). Las secuencias peptídicas se alinearon con la herramienta BLASTP y el método de alineamiento múltiple de secuencia Clustal W, con el fin de obtener residuos conservados en los nuevos péptidos diseñados, y cambiar aminoácidos de la secuencia del péptido para dar origen a péptidos análogos también con propiedades antimicrobianas. Como moldes se usaron diferentes proteínas homólogas, todas publicadas en la base de datos del National Center for Biotechnology Information (NCBI) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast.cgi>). Se utilizó la base de datos denominada CAMP para determinar teóricamente los valores de las propiedades fisicoquímicas de los péptidos diseñados (propiedad hidrófoba, índice alifático, carga neta, punto isoeléctrico, peso molecular y porcentaje teórico de ser un péptido antimicrobiano según dichas características) (Conlon, *et al.*, 2011).

**Síntesis de péptidos antimicrobianos.** Los péptidos se obtuvieron mediante la síntesis química en fase sólida (*solid-phase peptide synthesis*, SPPS), empleando la estrategia Fmoc en bolsas de polipropileno. Para sintetizar el péptido desde su extremo C-terminal se empleó una resina de rinkamida 4MBHA (capacidad: 0,63 meq/gramo). Las bolsas cargadas con 100 mg de resina se marcaron y sellaron. Los aminoácidos correspondientes en cada secuencia se acoplaron con N,N-diisopropiletilamina (DIPEA) como agente activador y O-(benzotriazol-1-il)-N,N,N,N-tetrametiluronio tetrafluoroborato (TBTU) como agente anti-racémico (7 equivalentes de DIPEA por 5 equivalentes de TBTU) para acoplos de menos de 3 horas, y N,N-diciclohexilcarbodiimida (DCC) con el 1-hidroxibenzotriazol (HOBt) para los acoplos de 12 horas (Strateva & Yordanov, 2009). El indicador azul de bromofenol (1 % p/v en dimetilformida, DMF) se añadió a la solución al finalizar cada etapa de acoplamiento para verificar de forma cualitativa la eficiencia de los acoplos en la reacción. La desprotección del grupo Fmoc se llevó a cabo por piperidina al 20 % v/v en DMF mediante dos lavados de 10 minutos cada uno (Babu & Gopi, 1998). Finalizada la elongación del péptido, se hizo el clivaje con el objetivo de desprender el péptido de la resina usada como soporte de la síntesis. Los péptidos se clivaron de la resina con una mezcla de ácido trifluoroacético, agua y trihidroxopropilsilano (TFA/H<sub>2</sub>O/TIS, 95:2,5:2,5); posteriormente, se dejaron en agitación durante 3 horas, después se filtró la resina y, por último, se precipitó la solución filtrada con 5 mL de éter frío. La aparición de un sólido blanco lechoso correspondiente al péptido sintetizado se centrifugó a 3500 rpm y a 4 °C durante 15 minutos (Broekman, *et al.*, 2011). Los péptidos se

purificaron mediante RP-HPLC (Jasco Corporation, Tokio, Japón) usando una columna Vydac® C18 y una mezcla de H<sub>2</sub>O con TFA al 0,1 % (v/v) y acetonitrilo (ACN) que contenía TFA al 0,1 % (v/v) como fase móvil. Para la elución de los péptidos se utilizó el siguiente programa de gradiente: 30 minutos con 5 a 70 % de la segunda mezcla con flujo de 1 mL/min, y detección en una longitud de onda ( $\lambda$ ) de 220 nm (Jofré, *et al.*, 2011).

**Caracterización de los péptidos sintéticos.** La masa molar de los péptidos purificados se determinó mediante espectrometría de masas MALDI-TOF como se ha descrito previamente (Fields & Noble, 2009), usando un espectrómetro de masas Bruker UltrafleXtrem™ en modo reflectrón y utilizando el ácido  $\alpha$ -ciano-4-hidroxicinámico (HCCA) como matriz. Posteriormente, se determinó la actividad antimicrobiana de los péptidos contra *E. coli* O157:H7, *P. aeruginosa* y SARM mediante microdilución en caldo.

La estructura secundaria de los péptidos se determinó mediante dicroísmo circular (DC) (Aguilar, 2004) utilizando un espectrómetro CD (J-815, Jasco Corporation, Japón). Los péptidos se ajustaron a una concentración final de 200  $\mu$ M en una solución al 30 % (v/v) de 2,2,2-trifluoroetanol (TFE), preparando 200  $\mu$ L de volumen final que contenían 60 microlitros de 2,2,2 TFE, agua y una muestra de péptido. La concentración del péptido se determinó con base en su peso molecular y su coeficiente de extinción molar. En el coeficiente de extinción molar calculado se tuvo en cuenta el número de residuos de triptófano y tirosina. Se calculó el respectivo volumen de péptido para obtener una concentración final de 200  $\mu$ M. La elipticidad molar  $[\theta]$  de cada péptido se calculó mediante la siguiente ecuación:  $[\theta]=3298.2 \Delta \epsilon$ , donde  $\epsilon$  es el coeficiente de extinción molar.

La concentración de los péptidos se determinó midiendo la absorbancia de las soluciones a 220 nm con la ecuación de Lambert-Beer y teniendo en cuenta la absorción del enlace peptídico.

**Determinación de la actividad antimicrobiana in vitro de los péptidos antimicrobianos libres.** Para determinar la actividad antimicrobiana de los péptidos diseñados y sus análogos contra *E. coli* O157:H7, *P. aeruginosa* y SARM, en la estimación de los valores de la CIM se utilizó el método de microdilución en placas de 96 pozos según los protocolos descritos por varios autores (Abercrombie, *et al.*, 2015; Cruz, *et al.*, 2017).

Para determinar la CMI, la absorbancia de las microplacas se midió en un espectrofotómetro de microplaca Elisa (BIO-RAD, Imark™) a 595 nm, 37 °C y 200 rpm. Inicialmente, se preparó un pre-inóculo tomando 2 a 3 colonias de *E. coli* O157:H7, *P. aeruginosa* y SARM previamente sembradas en agar BHI para SARM y LB para *P. aeruginosa* y *E. coli*, e incubando a 37 °C durante 24 horas. Las microplacas contienen diluciones seriadas de los péptidos antimicrobianos libres (0,5, 5, 10, 25, 50, 75 y 100  $\mu$ M). La CMI se definió como la menor concentración de péptido antimicrobiano que produjera una inhibición del

crecimiento de la bacteria. Los valores de  $CMI_{50}$  y  $CMI_{99}$  corresponden a las dosis que inhiben el 50 y el 99 % del crecimiento, respectivamente. La CMB se define como la concentración en la cual hubo 100 % del crecimiento bacteriano en comparación con el control positivo utilizado (la bacteria en crecimiento en el medio de cultivo apropiado) (Yoon, *et al.*, 2014; Cruz, *et al.*, 2014).

**Evaluación del efecto de las sales en la actividad antibacteriana de los péptidos antimicrobianos.** Para evaluar la sensibilidad salina de los péptidos más activos, se preparó una solución madre de 200 mM para cada sal (NaCl, KCl y  $MgCl_2$ ) y se esterilizó para tomar el volumen respectivo de cada una y obtener concentraciones finales de 150 mM de NaCl, 4.5 mM de KCl y 1 mM de  $MgCl_2$  en el pocillo de la microplaca, con el fin de evaluar la actividad antimicrobiana según el procedimiento ya descrito.

Determinación de la actividad hemolítica de los péptidos

La actividad hemolítica de los péptidos GIBIM-P1 a GIBIM-P6 y sus análogos se determinó midiendo en eritrocitos de carnero la hemólisis inducida por estos compuestos, como se ha hecho en estudios previos (Lozano, *et al.*, 2010), y utilizando concentraciones del péptido antimicrobiano de 5 a 100  $\mu M$ . Como control positivo se utilizó una suspensión que contenía los eritrocitos y Tritón® X-100 al 1 % (v/v). Esta combinación produce el 100 % de hemólisis. El porcentaje de hemólisis se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Hemólisis (\%)} = (A_s - A_0) / (A_{100} - A_0) \times 100 \%$$

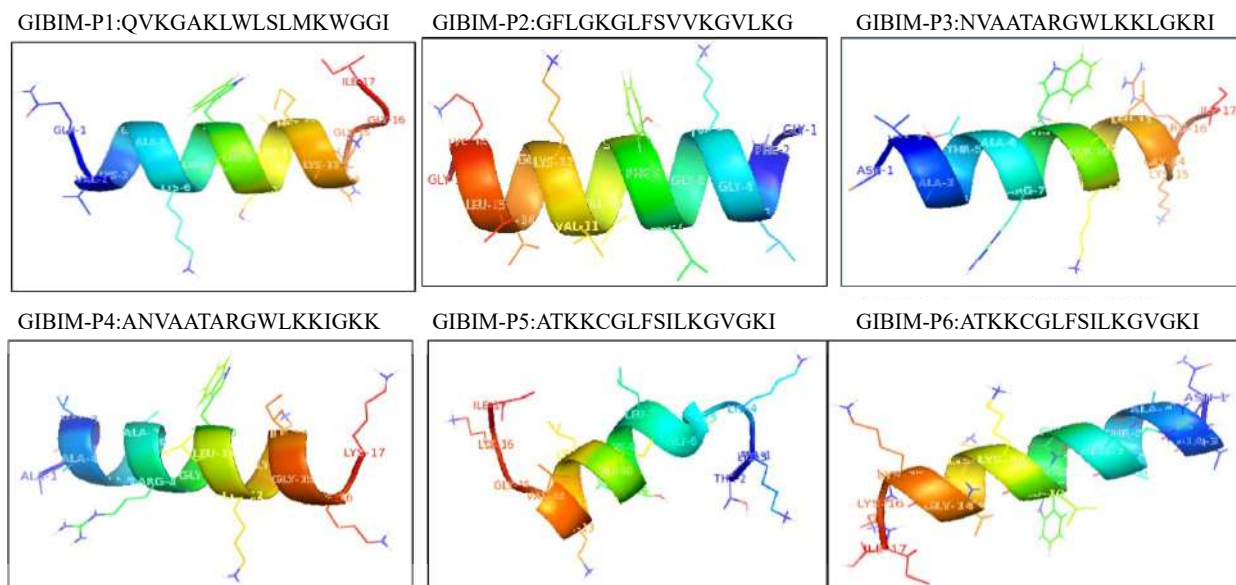
donde  $A_s$  es la absorbancia de la muestra,  $A_{100}$  es la absorbancia de los eritrocitos sometidos a lisis completa en 0,1 % de Tritón® X-100 y  $A_0$  es la absorbancia en ausencia completa de hemólisis.

**Determinación de la citotoxicidad de los péptidos antimicrobianos *in vitro*.** La citotoxicidad de los péptidos con mayor actividad antimicrobiana se determinó *in vitro* con el método publicado por Lozano, *et al.* (2010) y Chaudhary (2016). Para el ensayo se cultivaron las líneas celulares de carcinoma de pulmón humano A549 y HepG2 en medio Eagle modificado (EMEM) complementado con suero fetal bovino (SFB) al 10 % (p/v), en el cual se colocaron 7.500 células por pocillo en microplacas de 96 pocillos con un volumen final de 0,2 mL; a continuación, se incubaron en una atmósfera humidificada de  $CO_2$  al 5 % (v/v), a 37 °C durante 24 horas. La viabilidad celular se determinó midiendo la absorbancia a 550 nm en un lector de microplacas (Multiskan de Thermo Scientific™). El control positivo de la lisis celular se hizo con Triton X-100 al 0,1 % (v/v), el cual ocasionó una lisis del 100 %.

**Análisis estadístico.** Los datos experimentales se representan como media  $\pm$  desviación estándar. Las diferencias entre los grupos se examinaron mediante un análisis unidireccional de la varianza utilizando el sistema SPSS 19.0 (IBM Corp., Armonk, NY, EE.UU.). Se consideró que un valor de  $p < 0,05$  indicaba una diferencia estadísticamente significativa.

## Resultados y discusión

**Diseño de nuevos péptidos antimicrobianos.** Los péptidos y sus análogos se diseñaron *in silico* como péptidos antibacterianos de tipo hélice alfa y se visualizaron con el programa PEP-FOLD 3.5. En la figura 1 se presentan los seis péptidos denominados GIBIM-P1 a GIBIM-P6, los cuales se usaron posteriormente como plantilla para el desarrollo de 12 nuevos análogos. La estructura secundaria se simuló



**Figura 1.** Simulación de la estructura secundaria de los péptidos diseñados usados como secuencia original. La construcción de la estructura secundaria *in silico* (teórica) se realizó en la base de datos pep-fold 3.5 teniendo en cuenta la estructura cristalográfica de las proteínas que contiene la base de datos, mediante homología de secuencia, utilizando el algoritmo DEPRAMS.

en línea usando el servidor de predicción PEP-FOLD 3.5 (<http://mobyle.rpbs.univ-paris-diderot.fr/cgi-bin/portal.py#forms::PEP-FOLD3>).

Las secuencias de los péptidos inicialmente diseñados y de sus análogos se presentan en la Tabla 1. Las modificaciones en la secuencia de los péptidos GIBIM-P2 a GIBIM-P5, usadas para diseñar los análogos peptídicos, buscaban aumentar la carga neta positiva, la naturaleza hidrófoba y el porcentaje de probabilidad de ser un péptido antimicrobiano, propiedades fisicoquímicas directamente relacionadas con la actividad antimicrobiana (Il'ina, *et al.*, 2011; Bakshi, *et al.*, 2014). Por esta razón, el diseño de los péptidos análogos GIBIM-P3A6K, GIBIM-P5T2K y GIBIM-P5S9K, y los residuos de alanina (A), treonina (T) y serina (S) se reemplazaron por lisina (K) para aumentar el carácter catiónico de los péptidos (Teixeira, *et al.*, 2012; Sengupta, *et al.*, 2008; Vila-Farrés, *et al.*, 2012).

En el diseño de los péptidos análogos GIBIM-P2G17I, GIBIM-P2G17L, GIBIM-P4A1I, GIBIM-P4A1V y GIBIM-P4N2F, los aminoácidos que aparecen subrayados se cambiaron por isoleucina (I), leucina (L), valina (V) y fenilalanina (F), respectivamente, para aumentar su carácter hidrófobo (Yu, *et al.*, 2017). Por último, en los péptidos

antimicrobianos GIBIM-P3A3G, GIBIM-P3T5S y GIBIM-P5F8W, los aminoácidos subrayados se sustituyeron por asparagina (N), glicina (G), serina (S) y triptófano (W), respectivamente, para aumentar la probabilidad de ser péptido antimicrobiano (Yang, *et al.*, 2017).

La naturaleza catiónica de los péptidos antimicrobianos representa el principal factor de contacto con la superficie bacteriana de carga opuesta a través de interacciones electrostáticas para facilitar su acción (Yeaman & Yount, 2003). Además, la presencia de aminoácidos específicos en la posición precisa de la cadena peptídica es igualmente crucial para la expresión de la actividad antimicrobiana. Esto sucede probablemente porque los aminoácidos poseen una gran variedad de propiedades fisicoquímicas y cada uno tiene un único grupo funcional de cadena lateral. Además, la asignación de aminoácidos en la posición precisa de la cadena peptídica aseguraría la integridad estructural y la estabilidad de los péptidos antimicrobianos de forma conservada para garantizar la interacción específica con la diana. En cuanto a su característica de hidrófobos, esta les permite a los péptidos penetrar en las células e inducir la lisis de las membranas (Aoki & Ueda, 2013). Además, el aumento de la naturaleza hidrófoba de la secuencia de aminoácidos

**Tabla 1.** Propiedades fisicoquímicas de los péptidos diseñados y sus análogos

Péptido	Secuencia	Carga Neta	T <sub>R</sub> <sup>a</sup> (min)	PM <sup>b</sup> (Da)	[M+H] <sup>+</sup> <sub>c</sub> (Da)	PAP (%) <sup>d</sup>	pI <sup>e</sup>	Índice Inestabilidad	GRAVY <sup>f</sup>
GIBIM-P1	QVKGAKLWLSLMKWGGI-NH <sub>2</sub>	+3	1,91	1913,10	1914,33	96,5	10,30	5,65	0,28
GIBIM-P2	GFLGKGLFSVVKGVKLG-NH <sub>2</sub>	+3	1,91	1704,03	1706,52	99,3	10,30	-17,25	0,89
GIBIM-P2G17I	GFLGKGLFSVVKGVKLI-NH <sub>2</sub>	+3	1,91	1760,10	1762,66	99,5	10,30	-17,25	1,18
GIBIM-P2G17L	GFLGKGLFSVVKGVKLL-NH <sub>2</sub>	+3	1,93	1760,10	1762,74	99,5	10,30	-17,25	1,14
GIBIM-P2G13N	GFLGKGLFSVVKNVKLG-NH <sub>2</sub>	+3	1,92	1761,06	1764,78	99,3	10,30	-12,26	0,71
GIBIM-P3	NVAATARGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,89	1880,15	1882,95	96,7	12,02	23,13	-0,29
GIBIM-P3A3G	NV <b>G</b> AATARGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,90	1866,13	1869,99	96,4	12,02	13,14	0,42
GIBIM-P3T5S	NVAAS <b>A</b> RGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,89	1866,13	1868,10	97,2	12,02	23,13	-0,29
GIBIM-P3A6K	NVAAT <b>K</b> RGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+6	1,88	1938,19	1939,26	98,0	12,03	42,31	-0,62
GIBIM-P4	ANVAATARGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,90	1811,10	1812,20	98,7	11,33	3,95	-0,37
GIBIM-P4A1I	I <b>N</b> VAAATARGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,89	1853,13	1853,78	99,3	11,33	3,95	-0,21
GIBIM-P4A1V	V <b>N</b> VAAATARGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,88	1839,11	1839,86	98,9	11,33	3,95	-0,23
GIBIM-P4N2F	F <b>V</b> VAAATARGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,89	1844,10	1846,91	98,5	11,33	3,95	0,00
GIBIM-P5	ATKCCGLFSILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	+4	1,89	1762,04	1762,96	97,0	10,04	-4,23	0,56
GIBIM-P5T2K	A <b>K</b> KKCCGLFSILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	+5	1,89	1789,10	1791,10	96,6	10,20	-4,23	0,37
GIBIM-P5S9K	ATKCCGLF <b>K</b> ILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	+5	1,90	1803,11	1804,19	96,0	10,20	-18,06	0,38
GIBIM-P5F8W	ATKCCGL <b>W</b> SILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	+4	1,90	1801,05	1802,24	97,0	10,04	9,70	0,35
GIBIM-P6	NVAATARGWLKKGKRI-NH <sub>2</sub>	+5	1,89	1853,13	1855,43	98,5	11,33	-1,04	-0,21

<sup>a</sup>Tr: tiempo de retención en min; <sup>b</sup>Peso Molecular; <sup>c</sup>Relación masa/carga; <sup>d</sup>Probabilidad de ser péptido antimicrobiano; <sup>e</sup>Punto Isoeléctrico; <sup>f</sup>Promedio del índice de Hidropatía; <sup>b</sup> Peso molecular; <sup>c</sup> Relación masa/carga; <sup>d</sup> Probabilidad de ser péptido antimicrobiano; <sup>e</sup> Punto isoelectrico; <sup>f</sup> Promedio del índice de hidropatía

de los péptidos antimicrobianos se correlaciona con su baja selectividad y toxicidad en las células mamíferas. Asimismo, la estructura anfipática de los péptidos antimicrobianos facilita su interacción con la membrana celular y su posterior inserción en la matriz de los fosfolípidos (Tossi, *et al.*, 2000).

Por lo anterior, en el diseño de los péptidos análogos GIBIM-P3A6K, GIBIM-P5T2K y GIBIM-P5S9K, los residuos de alanina (A), treonina (T) y serina (S), respectivamente, se reemplazaron por lisina (K) para aumentar el carácter catiónico de los péptidos. En el diseño de los péptidos análogos GIBIM-P2G17I, GIBIM-P2G17L, GIBIM-P4A1I, GIBIM-P4A1V y GIBIM-P4N2F, los aminoácidos subrayados se cambiaron por isoleucina (I), leucina (L), valina (V) y fenilalanina (F), respectivamente, con el fin de aumentar su carácter hidrófobo. Por último, en los péptidos GIBIM-P2G13N, GIBIM-P3A3G, GIBIM-P3T5S y GIBIM-P5F8W, los aminoácidos subrayados se sustituyeron por asparagina (N), glicina (G), serina (S) y triptófano (W), respectivamente, con el fin de aumentar la probabilidad de que constituyeran péptidos antimicrobianos.

Los 18 péptidos antimicrobianos diseñados tuvieron una probabilidad de serlo mayor al 96 % y un índice de inestabilidad menor de 40, lo que garantiza que tendrían un tiempo de vida media *in vivo* mayor a 16 horas (Tripathi, *et al.*, 2017), excepto en el caso del péptido GIBIM-P3A6K. Las características fisicoquímicas de los péptidos se presentan en la Tabla 1. Los péptidos GIBIM-P6, GIBIM-P3, GIBIM-P4 y los análogos de los dos últimos obtuvieron la mayor carga neta positiva (entre 5 y 6), seguidos del péptido GIBIM-P5 y sus análogos (carga neta entre 4 y 5). No obstante, los péptidos más hidrofóbicos fueron GIBIM-P2G17I y GIBIM-P2G17L, con un índice de hidropatía de 1,18 y 1,14, respectivamente. Las modificaciones en las secuencias peptídicas originales no afectaron la estructura secundaria de hélice alfa de los 12 análogos, la cual conservó la misma estructura anfipática.

**Síntesis y caracterización de los péptidos.** Los 18 péptidos alcanzaron un grado de pureza aproximado de 95 a 98 % (Tabla 1). Cuando se determinó la pureza del péptido sintetizado, se midió la absorbancia en tres longitudes de onda: 210, 220 y 280 nm. La primera no se tomó en cuenta porque absorbió la mayoría de los enlaces presentes en la muestra. La segunda correspondía a la absorción del enlace peptídico y la tercera a los grupos de anillos aromáticos que se encuentran en las cadenas laterales de los aminoácidos fenilalanina (F), triptófano (W) y tirosina (Y). Si los péptidos poseen alguno de estos aminoácidos en la secuencia, pueden cuantificarse a 280 nm. Sin embargo, si este grupo de aminoácidos no está presente en la secuencia, se cuantifica la concentración del péptido a 220 nm teniendo en cuenta la absorción del enlace peptídico.

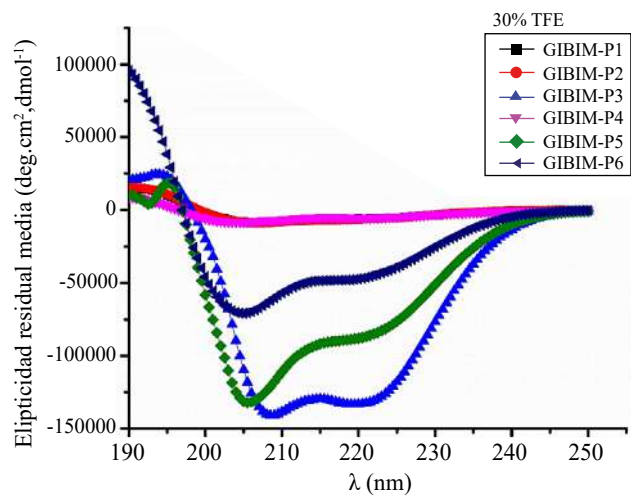
En todos los casos fue posible confirmar la secuencia primaria de los péptidos GIBIM-P1 a GIBIM-P6 y sus análogos mediante el análisis de masas MALDI-TOF. Las masas moleculares teórica y experimental de cada

péptido se presentan en la tabla 1. Los resultados obtenidos mediante el análisis con esta técnica sugieren que los péptidos se sintetizaron satisfactoriamente, ya que los datos experimentales de unidades de masa ( $m/z$ ) para cada uno concordaron con sus respectivas masas moleculares obtenidas teóricamente.

Además, se determinó la proyección de la rueda helicoidal de Schiffer-Edmundson para cada péptido (no se muestran los datos). Los diagramas revelaron una conformación de carácter anfipático para los péptidos, mostrando que todos los residuos hidrófilos de estos compuestos están situados en un lado de la hélice, en tanto que los residuos hidrófobos están en el otro lado de esta.

En cuanto a la estructura secundaria de los péptidos sintéticos y análogos, se determinó el espectro de dicroísmo circular en condiciones simuladas de membrana en presencia de TFE/H<sub>2</sub>O a una concentración de 30 % (v/v). Los péptidos adoptaron una estructura de hélice alfa y exhibieron un mínimo de dos bandas negativas a 205 y 215 nm, lo que indica que adoptan una estructura de hélice alfa bien definida (Figura 2). En la Tabla 2 se observa que todos los péptidos tuvieron un porcentaje helicoidal mayor al 2,4 % (v/v), siendo el análogo GIBIM-P2G17L el de menor estructura helicoidal, en tanto que el péptido GIBIM-P3 exhibió la mayor estructura helicoidal, la cual se tomó como referencia (100 %). Estos resultados indicaron que la cara hidrófoba no disruptiva a lo largo de la cara no polar del péptido estabiliza la estructura helicoidal.

**Evaluación de la actividad antibacteriana de los péptidos antimicrobianos.** Los péptidos catiónicos diseñados inhibieron el crecimiento de las bacterias estudiadas de



**Figura 2.** Espectros de DC de los péptidos diseñados. Se promediaron los valores de tres *scans* por muestra, y las concentraciones de péptido se fijaron a 150  $\mu$ M. Los péptidos análogos adoptaron una estructura alfa-helicoidal similar (datos no mostrados). Todos los péptidos tuvieron un porcentaje de estructura helicoidal mayor al 2.4%, siendo el análogo GIBIM-P2G17L con el menor contenido

**Tabla 2.** Datos del DC dicroísmo circular de los péptidos

Péptido	$[\theta]_{222}^*$	% Hélice
GIBIM-P1	-5584,01	4,3
GIBIM-P2	-6078,55	4,6
GIBIM-P2G17I	-11985,60	9,2
GIBIM-P2G17L	-3162,54	2,4
GIBIM-P2G13N	-5916,88	4,5
GIBIM-P3	-130804,00	100,0
GIBIM-P3A3G	-85721,20	65,5
GIBIM-P3T5S	-5493,67	4,2
GIBIM-P3A6K	-8515,40	6,5
GIBIM-P4	-5253,31	4,0
GIBIM-P4A1I	-4241,47	3,2
GIBIM-P4A1V	-82558,70	63,1
GIBIM-P4N2F	-40880,20	31,3
GIBIM-P5	-85015,50	65,0
GIBIM-P5T2K	-34259,10	26,2
GIBIM-P5S9K	-23084,00	17,6
GIBIM-P5F8W	-19221,30	14,7
GIBIM-P6	-44706,50	34,2

forma dependiente de la dosis de la concentración (Tabla 3). En general, al menos 11 de los 18 péptidos evaluados mostraron ser activos frente a las cepas patógenas en una concentración igual o inferior a 100  $\mu\text{M}$ . En todos los ensayos de actividad antibacteriana se usó la ofloxacina como control positivo, ya que es un antibiótico de amplio espectro contra bacterias Gram positivas y negativas.

El péptido con mayor actividad antibacteriana frente a las cepas evaluadas fue el GIBIM-P6, con una  $\text{CMI}_{99}$  de 5,0  $\mu\text{M}$  frente a *E. coli* O157: H7, y de 10  $\mu\text{M}$  contra SARM y *P. aeruginosa*. En segundo lugar, los tres péptidos antimicrobianos GIBIM-P4, GIBIM-P3 y GIBIM-P5 presentaron una  $\text{CMI}_{99}$  de 50  $\mu\text{M}$  frente a *E. coli* O157:H7, de 25  $\mu\text{M}$  frente a SARM y de 10  $\mu\text{M}$  frente a *P. aeruginosa*. No obstante, los análogos de péptidos antimicrobianos incrementaron su actividad antibacteriana. Por ejemplo, los péptidos antimicrobianos análogos GIBIM-P5F8W y GIBIM-P5S9K exhibieron, respectivamente, una  $\text{CMI}_{99}$  de 5,0 y de 25  $\mu\text{M}$  frente a *S. aureus*; de 50 y 100  $\mu\text{M}$  frente a *E. coli* O157: H7 y, más interesante aún, de 10  $\mu\text{M}$  frente a *P. aeruginosa*. Estos análogos se diseñaron a partir de la sustitución de un aminoácido de la secuencia del péptido GIBIM-P5, con lo cual se logró aumentar su carácter hidrófobo (cambiando F por W) y su carga (cambiando S por K). Por el contrario, algunas modificaciones fueron desfavorables y disminuyeron la actividad de los análogos con respecto al péptido de referencia, lo cual indica que las sustituciones en la región

C-terminal no producen efecto sobre el carácter hidrófobo y, por lo tanto, no afectan la actividad antimicrobiana. Sin embargo, otros estudios han demostrado que este tipo de sustituciones pueden afectar la estabilidad del péptido antimicrobiano (Berthold, *et al.*, 2013).

Por otro lado, la actividad de los péptidos antimicrobianos GIBIM-P1, GIBIM-P3 y GIBIM-P4 presentaron importantes valores de  $\text{CMI}_{99}$  de 50  $\mu\text{M}$  y 25  $\mu\text{M}$  frente a *E. coli* O157:H7 y SARM, respectivamente. Cabe resaltar que todos los péptidos antimicrobianos diseñados y sintetizados se encontraban en forma de amidas en la región C-terminal, con el fin de neutralizar la carga negativa creada por el grupo carboxílico C-terminal. Esta modificación se añade para evitar la degradación enzimática, favorecer la imitación de proteínas nativas y, en algunos casos, evitar la unión del extremo C-terminal de los péptidos con iones de hidrógeno u otros grupos reactivos que podrían ocasionar interferencia en los ensayos (Kim, *et al.*, 2011).

Los péptidos antimicrobianos son moléculas muy específicas, por este motivo pueden interactuar de forma diferente con las bacterias patógenas y afectar su actividad. Así, si se compara la actividad de los péptidos antimicrobianos (Tabla 4) frente a las dos cepas Gram negativas *P. aeruginosa* y *E. coli* O157:H7, es posible observar que presentan un mayor efecto sobre esta última cepa. En la Tabla 3 se observa una  $\text{CMI}_{99}$  de 10  $\mu\text{M}$  frente a *E. coli* O157:H7 cuando se cultiva en presencia del péptido control (es decir, en ausencia de sales), en tanto que en presencia de  $\text{Mg}^{+2}$ , la  $\text{CMI}_{99}$  aumenta a 12,5  $\mu\text{M}$ . Este efecto podría deberse a que la permeabilidad de membrana externa de esta bacteria es extremadamente escasa, haciendo que las bombas de eflujo constituyan un mecanismo de defensa contra estas moléculas (Andersson, *et al.*, 2016).

Los péptidos antimicrobianos GIBIM-P1, GIBIM-P3 y GIBIM-P5S9K presentaron una elevada actividad antibacteriana contra SARM, alcanzando valores comparables a los de otros péptidos cíclicos anfífilicos y sus análogos, los cuales han sido diseñados contra patógenos multirresistentes, como es el caso del péptido cíclico [R4W4], el péptido antimicrobiano más potente contra SARM descrito hasta la fecha, con una  $\text{CMI}_{99}$  de 2,67  $\mu\text{g}/\text{mL}$  (Oh, *et al.*, 2014). Asimismo, se demostró el potencial de la estrategia propuesta para diseñar y optimizar péptidos: el GIBIM-P5S9K aumentó diez veces la actividad antimicrobiana comparado con el péptido original GIBIM-P5 contra *E. coli* y cuatro veces contra SARM, y fue más eficiente que el GIBIM-P5T2K frente a estas bacterias. Las modificaciones en el GIBIM-P5T2K y el GIBIM-P5S9K se hicieron en la cara hidrófoba de la hélice alfa. En ambos casos el reemplazo fue similar: Thr y Ser se cambiaron por Lys.

Los resultados sugieren que el aumento de la actividad antimicrobiana no se debe exclusivamente al aumento de la carga positiva global del péptido, sino a la distribución de cargas positivas a lo largo de su estructura. De hecho, el GIBIM-P3A6K (con la carga neta positiva más alta, +6)

**Tabla 3.** Actividad antibacteriana de los péptidos GIBIM-P1 a GIBIM-P6 y análogos

Péptido	Secuencia	<i>E. coli</i> O157:H7 (µM)		SARM (µM)		<i>P. aeruginosa</i> (µM)		Hemólisis (µM)	Toxicidad en macrófagos peritoneales (µM)
		<sup>a</sup> CMI <sub>99</sub>	<sup>b</sup> CMB	CMI <sub>99</sub>	CMB	CMI <sub>99</sub>	CMB	<sup>c</sup> HC <sub>50</sub>	<sup>d</sup> EC <sub>50</sub>
GIBIM-P1	QVKGAKLWLSLMKWGGI-NH <sub>2</sub>	50	>100	25	>100	>100	>100	> 50	10,0
GIBIM-P2	GFLGKGLFSVVKGVKLG-NH <sub>2</sub>	100	>100	75	>100	>100	>100	> 50	-----
GIBIM-P2G17I	GFLGKGLFSVVKGVKLI-NH <sub>2</sub>	50	>100	75	>100	>100	>100	> 50	-----
GIBIM-P2G17L	GFLGKGLFSVVKGVKL-NH <sub>2</sub>	>100	>100	50	100	>100	>100	> 50	4,0
GIBIM-P2G13N	GFLGKGLFSVVKNVKLG-NH <sub>2</sub>	100	>100	100	>100	100	>100	> 50	8,0
GIBIM-P3	NVAATARGWLKKLGKRI-NH <sub>2</sub>	50	100	25	75	>100	>100	> 50	>25
GIBIM-P3A3G	NV <sup>G</sup> ATARGWLKKLGKRI-NH <sub>2</sub>	75	>100	100	>100	50	>100	> 50	-----
GIBIM-P3T5S	NVAAS <sup>S</sup> ARGWLKKLGKRI-NH <sub>2</sub>	100	>100	75	>100	75	>100	> 50	-----
GIBIM-P3A6K	NVAAT <sup>K</sup> RGWLKKLGKRI-NH <sub>2</sub>	75	100	>100	>100	100	>100	> 50	-----
GIBIM-P4	ANVAATARGWLKKIGKK-NH <sub>2</sub>	50	75	50	75	100	>100	> 50	-----
GIBIM-P4A1I	<sup>I</sup> NVAATARGWLKKIGKK-NH <sub>2</sub>	>100	>100	50	100	25	>100	> 50	-----
GIBIM-P4A1V	<sup>V</sup> NVAATARGWLKKIGKK-NH <sub>2</sub>	50	>100	75	>100	25	>100	> 50	-----
GIBIM-P4N2F	A <sup>F</sup> VAAATARGWLKKIGKK-NH <sub>2</sub>	75	>100	100	>100	50	>100	> 50	-----
GIBIM-P5	ATKKCGLFSILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	100	>100	100	>100	10	>100	> 50	-----
GIBIM-P5T2K	A <sup>K</sup> KKCGLFSILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	50	>100	75	100	25	>100	> 50	-----
GIBIM-P5S9K	ATKKCGLF <sup>K</sup> ILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	10	50	25	75	10	>100	> 50	4,0
GIBIM-P5F8W	ATKKCGL <sup>W</sup> SILKGVGKI-NH <sub>2</sub>	0,5	10	5,0	50	10	75	> 50	2,5
GIBIM-P6	NVAATARGWLKKIGKKI-NH <sub>2</sub>	5,0	25	10	25	10	>100	> 50	13,0
Ofloxacina		8,8	>8,8	3,6	>5,5	2,8	5,5	-----	-----

Los datos que se muestran son el promedio de tres experimentos independientes realizados por triplicado.

<sup>a</sup>Concentración Mínima Inhibitoria; <sup>b</sup>Concentración Mínima Bactericida; <sup>c</sup>HC<sub>50</sub> Concentración hemolítica al 50%; <sup>d</sup>EC<sub>50</sub> concentración efectiva al 50%

**Tabla 4.** Actividad antibacteriana de los péptidos GIBIM-P5S9K y GIBIM-P5F8W en presencia de NaCl 150 mM, KCl 4.5 mM y MgCl<sub>2</sub> 1 mM, respectivamente, expresada en CMI<sub>99</sub> (µM)

Péptidos	<i>E. coli</i> O157:H7				SARM				<i>P. aeruginosa</i>			
	Control	Na <sup>+1</sup>	K <sup>+1</sup>	Mg <sup>+2</sup>	Control	Na <sup>+1</sup>	K <sup>+1</sup>	Mg <sup>+2</sup>	Control	Na <sup>+1</sup>	K <sup>+1</sup>	Mg <sup>+2</sup>
GIBIM-P5S9K	10	10	10	12,5	25	25	25	25	10	10	10	10
GIBIM-P5F8W	0,5	0,5	0,5	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	10	10	10	10

no aumentó su actividad en comparación con el GIBIM-P3, a pesar de que el efecto electrostático entre el péptido y la membrana bacteriana es impulsado por las interacciones iónicas entre los grupos catiónicos del péptido y la cabeza aniónica de los fosfolípidos, como ya se ha evidenciado (Shai, *et al.*, 2002). Esto es muy importante si se tiene en cuenta que tanto las bacterias Gram positivas como las Gram negativas desarrollan diferentes estrategias para

generar resistencia a los péptidos antimicrobianos, aunque las estructuras celulares de su envoltura son distintas (Joo, *et al.*, 2016).

Los péptidos antimicrobianos GIBIM-P1, GIBIM-P3 y GIBIM-P4N2F presentaron menor actividad que otros péptidos de composición similar (Zhu, *et al.*, 2014), probablemente porque la ubicación de los residuos de Trp en la secuencia no permite la interacción π-catión, con una

estabilización concomitante de los anillos indoles aromáticos y una mayor actividad antibacteriana (Eband, *et al.*, 1999; Schibli, *et al.*, 2002; Chan, *et al.*, 2006). En el caso del GIBIM-P5F8W, su porcentaje de homología es del 92 % en 11 aminoácidos con el péptido antimicrobiano anfíbio escuelentin (Tennessen & Blouin, 2010). Este péptido potenció su actividad 220 veces comparado con el péptido inicial GIBIM-P5 frente a *E. coli* O157:H7 (MIC<sub>99</sub>=0.5 µM) y SARM (MIC<sub>99</sub>=5.0 µM), respectivamente.

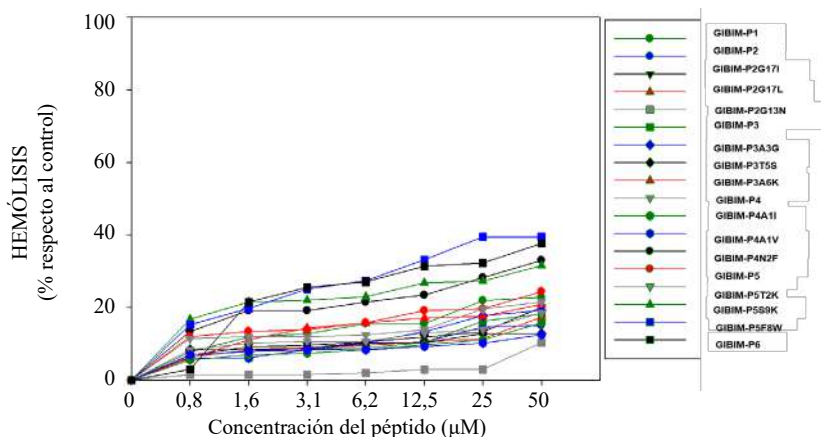
La sustitución del aminoácido de Trp en una de las regiones hidrófobas tiene un papel importante en el aumento de la actividad antimicrobiana y ha sido estudiada por otros autores (Chen, *et al.*, 2005; Lee, *et al.*, 2013). Este resultado indica la importancia especial del aminoácido de Trp en la región media de la secuencia peptídica, y demuestra que este residuo no solo se divide más favorablemente en la interfase de membrana, sino que también es más hidrófobo y tiene una mayor afinidad por fases hidrofóbicas voluminosas que otros residuos aromáticos (Zhu, *et al.*, 2014). Otro péptido antimicrobiano muy activo fue el GIBIM-P6, el cual exhibió actividad frente a *E. coli* O15.H7, con una MIC<sub>99</sub> de 5,0 µM. Asimismo, frente a SARM y *P. aeruginosa* registró una MIC<sub>99</sub> de 10,0 µM. Sin embargo, este compuesto se oxida fácilmente a temperatura ambiente y su manipulación a nivel experimental fue muy complicada.

En este contexto, al combinar un método que utiliza un modelo computacional para correlacionar las propiedades fisicoquímicas de un péptido y un diseño racional que identifica los aminoácidos conservados, se obtuvieron seis péptidos con la mejor actividad antimicrobiana, es decir, cuatro péptidos diseñados (GIBIM-P3, GIBIM-P4, GIBIM-P5 y GIBIM-P6) y dos péptidos análogos (GIBIM-P5S9K y GIBIM-P5F8W), siendo estos dos últimos muy eficaces y adecuados como candidatos a ser agentes antimicrobianos. Sin embargo, algunos de los nuevos péptidos producidos en este estudio tienen actividad antibacteriana comparable o superior a péptidos como el cecropin B, el cecropin P1 y el hepcidin (Sengupta, *et al.*, 2008; Vila-Farrés, *et al.*, 2012).

Además, el GIBIM-P5S9K registró un 92 % de homología en diez aminoácidos con el péptido antimicrobiano anfíbio esculentina. Esto significa que, de alguna manera, el algoritmo puede imitar la evolución natural en algunos péptidos antimicrobianos.

Por otra parte, uno de los múltiples obstáculos para el uso de péptidos antimicrobianos en la clínica es la disminución de la actividad antimicrobiana en presencia de sales fisiológicas, debido a que los cationes compiten por los sitios de unión a la membrana bacteriana con carga negativa (Zhu, *et al.*, 2014; Kandasamy & Larson, 2006). Por lo tanto, se determinó el efecto de algunas sales en concentraciones fisiológicas en la actividad antimicrobiana de los péptidos GIBIM-P5S9K y GIBIM-P5F8W. Como se observa en la Tabla 3, los péptidos presentaron el mismo efecto antibacteriano independientemente de la sal utilizada. Sin embargo, los péptidos GIBIM-P5S9K y GIBIM-P5F8W disminuyeron su actividad frente a la cepa bacteriana de *E. coli* O157:H7 en presencia de la sal con mayor carga catiónica (MgCl<sub>2</sub>, mM). En estudios previos (Kandasamy & Larson, 2006) se ha evidenciado que la unión de péptido y lípido es más fuerte con concentraciones más bajas de sal. Los péptidos alteran los lípidos, pero este efecto disminuye a medida que aumenta la concentración de sal. Además, es probable que los residuos catiónicos de los péptidos compitan con los cationes monovalentes y divalentes de las sales en los mismos sitios de unión de la región de la cabeza hidrofóbica del lípido y por ello disminuyan su actividad.

**Toxicidad *in vitro* de los péptidos activos.** Para ser útiles en la aplicación terapéutica, los péptidos antimicrobianos deben ser selectivos frente a las células procariotas, por tal razón, se evaluó la actividad hemolítica y la toxicidad en líneas celulares. Los resultados de la hemólisis indicaron que ninguno de estos péptidos presentó una actividad hemolítica superior al 40 % con una concentración de los péptidos de 50 µM (Figura 3), pues para ser hemolíticos debían producir una hemólisis mayor al 50 % con concentraciones de 25 µM con respecto al control (Fernandez-Reyes, *et al.*, 2010).



**Figura 3.** Actividad hemolítica de los PAMs diseñados y sus análogos frente a eritrocitos de carnero. Se utilizaron concentraciones del péptido comprendidas entre 5 y 100 µM, usando como control positivo una suspensión que contenía los eritrocitos y Tritón X-100 al 1%(v/v).



Por otro lado, se evaluó el efecto citotóxico de los péptidos antimicrobianos en la línea celular A549 de tejido pulmonar, la cual se incubó en presencia de diferentes concentraciones de los péptidos con mayor actividad antibacteriana (Figura 4A). Estos péptidos no registraron ninguna citotoxicidad detectable, incluso en una concentración de 100 µM, con excepción del péptido GIBIM-P5F8W, el cual presentó un porcentaje de células viables por debajo del 50 % (36,8 %) con 100 µM (lo que es 200 a 10 veces mayor que la CMI de las cepas evaluadas). Además, la viabilidad de esta línea celular incubada con el péptido GIBIM-P5S9K a 100 µM (que es cuatro veces mayor que la CMI), fue del 50 % en comparación con las células no tratadas. Los péptidos se consideran citotóxicos cuando, a

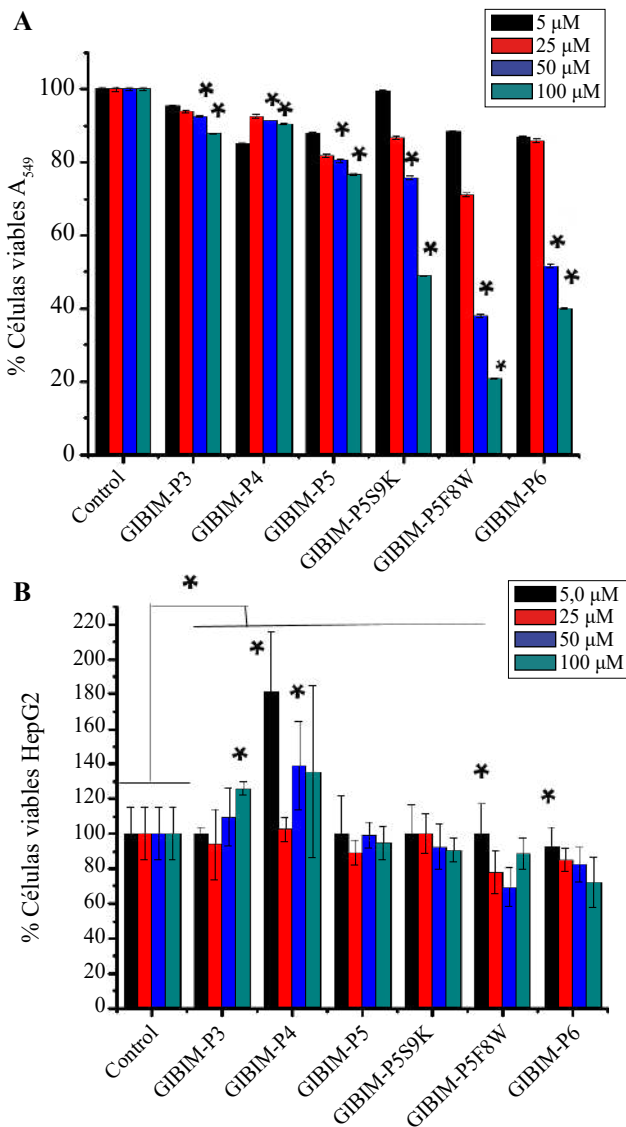
una concentración cuatro veces por encima de la MIC<sup>99</sup> presentan un porcentaje de células viables menor al 50 % (Nakhjavani, *et al.*, 2014).

Además, en la evaluación de la citotoxicidad de los péptidos antimicrobianos más activos frente a las células HepG2 de carcinoma humano, se observó que los péptidos GIBIM-P3 y GIBIM-P4 promovieron el crecimiento celular en algunas de las concentraciones evaluadas (Figura 4B). Estos resultados son similares a los obtenidos por Yang, *et al.* (2017), en los cuales el péptido GRP (VPLPAGGGTVLTKMYPRGNHWAVGHLM-NH<sub>2</sub>) sirvió como un mitógeno para las células HepG2, dando lugar a una mejor proliferación, una reducción de la apoptosis y la aceleración de la progresión del ciclo celular. Por su parte, los péptidos GIBIM-P5, GIBIM-P5S9K, GIBIM-P5F8W y GIBIM-P6 presentaron un porcentaje de viabilidad celular de 94,5, 90,7, 88,6 y 72,3 %, respectivamente. Los ensayos citotóxicos *in vitro* demostraron que los péptidos evaluados no presentaron efectos sobre la viabilidad de los eritrocitos y las líneas celulares A549 y HepG2.

Los resultados obtenidos sugieren que los péptidos más activos, GIBIM-P5S9K y GIBIM-P5F8W, pueden servir como agentes terapéuticos frente a infecciones causadas por *E. coli* O157:H7, SARM y *P. aeruginosa*, ya que presentan una elevada actividad antimicrobiana y un bajo efecto citotóxico.

**Conclusiones**

En el presente estudio se demostró que es posible diseñar y sintetizar péptidos con secuencias cortas (17 Aa) y con actividad antimicrobiana contra bacterias patógenas resistentes a antibióticos utilizando el análisis bioinformático racional. Asimismo, mediante técnicas de diseño racional es posible mejorar las propiedades bioquímicas de los péptidos, incrementar su actividad antibacteriana y mitigar su toxicidad. Por ejemplo, el aumento de las cargas positivas de los péptidos, así como el aumento de su naturaleza hidrófoba, incidieron positivamente en la actividad antibacteriana contra *E. coli*, *P. aeruginosa* y SARM. La actividad antibacteriana de los péptidos antimicrobianos sintetizados frente a *E. coli* fue mayor que la actividad antibacteriana frente a SARM y *P. aeruginosa*. Las CMI contra *E. coli* fueron de 0,5 µM, 5,0 y 10 µM con los péptidos GIBIM-P5F8W, GIBIM-P6 y GIBIM-P5S9K, respectivamente, siendo valores menores a los publicados en los artículos consultados. La toxicidad de los péptidos en los eritrocitos produjo un porcentaje de hemólisis menor al 40 % a 50 µM, y en las líneas celulares A549 y HepG2 el único compuesto que presentó toxicidad fue el GIBIM-P5F8W, el cual dejó un 36 % de células viables con 100 µM en la línea A549. Además, los péptidos de GIBIM- P3 y GIBIM- P4 indujeron el crecimiento de las células HepG2 en ciertas concentraciones. Por último, se encontró que los péptidos antimicrobianos más potentes frente a las bacterias patógenas fueron el GIBIM-P5S9K y el GIBIM-P5F8W. Estos adoptan una estructura helicoidal alfa



**Figura 4.** Citotoxicidad de los péptidos más activos en líneas celulares. A) Línea celular A<sub>549</sub> y B) línea celular HepG2. Los datos que se muestran resultan del promedio de tres experimentos independientes realizados por triplicado. \*P<0.05.

en ambientes diseñados para imitar membranas celulares y son capaces de permear la membrana de bacterias patógenas de una manera dependiente de la dosis. Además, pueden considerarse como compuestos selectivos debido a su baja toxicidad en las células eucariotas.

### Agradecimientos

La autora desea agradecer a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión de la Universidad Industrial de Santander, por su apoyo a través del proyecto de financiación interna 1823, y a Colciencias por el apoyo brindado a través del contrato 110265740828. Agradece, asimismo, la colaboración de la Dra. Jenniffer Cruz Laiton, el Dr. Rodrigo Torres, el biólogo Nicolás Gómez, MSc, y la Dra. Fanny Guzmán.

### Conflicto de intereses

La autora declara no tener ningún conflicto de intereses con respecto a los resultados de la investigación aquí publicados.

### Referencias

- Abercrombie, J. J., Leung, K. P., Chai, H., Hicks, R. P.** (2015). Bioorganic & Medicinal Chemistry Spectral and biological evaluation of a synthetic antimicrobial peptide derived from 1-aminocyclohexane carboxylic acid. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*. **23** (6):1341-1347.
- Aguilar, M.** (2004). HPLC of Peptides and Proteins: Methods and Protocols, Human press. Totowa, New Jersey, United States p. 251.
- Andersson, D. I., Hughes, D., Kubicek-Sutherland, J. Z.** (2016). Mechanisms and consequences of bacterial resistance to antimicrobial peptides. *Drug Resist. Updat.* **26**: 43-57.
- Aoki W & Ueda M.** (2013). Characterization of antimicrobial peptides toward the development of novel antibiotics. *Pharmaceuticals*. **6**: 1055-1081.
- Babu, V. V. S. & Gopi, H. N.** (1998). Rapid and efficient synthesis of peptide fragments containing  $\alpha$ -Aminoisobutyric acid using Fmoc-amino acid chlorides / potassium salt of 1-Hydroxybenzotriazole. **39**: 1049-050.
- Bakshi, K., Liyanage, M., Volkin, D., Middaugh, C.** (2014). Circular dichroism of peptides, *Methods Mol. Biol.* **1088**: 247-253.
- Berthold, N., Czihal, P., Fritsche, S., Sauer, U., Schiffer, G., Knappe, D., Alber, G., Hoffmann, R.** (2013). Novel apidaecin 1b analogs with superior serum stabilities for treatment of infections by Gram-negative pathogens, *Antimicrob. Agents Chemother.* **57**: 402-409.
- Broekman, D. C., Frei, D. M., Gylfason, G. A., Steinarsson, A., Jörnvall, H., Agerberth, B., Maier, V. H.** (2011). Cod cathelicidin: Isolation of the mature peptide, cleavage site characterisation and developmental expression. *Developmental and Comparative Immunology*. **35** (3): 296-303.
- Brogan, D. M. & Mossialos, E.** (2016). A critical analysis of the review on antimicrobial resistance report and the infectious disease financing facility, *Global Health*. **12**: 1-7.
- Chan, D. I., Prenner, E. J., Vogel, H. J.** (2006). Tryptophan and arginine-rich antimicrobial peptides: Structures and mechanisms of action. *Biochim. Biophys. Acta.* **1758**: 1184-1202.
- Chaudhary, A. S.** (2016). A review of global initiatives to fight antibiotic resistance and recent antibiotic's discovery, *Acta Pharm. Sin. B.* **6**: 552-556.
- Chen, Y., Mant, C. T., Farmer, S. W., Hancock, R. E. W., Vasil, M. L., Hodges, R.S.** (2005). Rational Design of alpha-Helical Antimicrobial Peptides with Enhanced Activities and Specificity/Therapeutic Index, *J Biol.Chem.* **280**: 12316-12329.
- Conlon, J. M., Mechkarska, M., Coquet, L., Jouenne, T., Leprince, J., Vaudry, H., King, J. D.** (2011). Peptides characterization of antimicrobial peptides in skin secretions from discrete populations of *Lithobates chiricahuensis* (Ranidae) from central and southern Arizona. *Peptides*. **32** (4): 664-669.
- Cruz, J., Ortiz, C., Guzmán, F., Fernández-Lafuente, R., Torres, R.** (2014). Antimicrobial peptides: Promising compounds against pathogenic microorganisms. *Curr Med Chem.* **21** (20): 2299-321.
- Cruz, J., Flórez, J., Torres, R., Urquiza, M., Gutiérrez, J. A., Guzmán, F., Ortiz, C.** (2017). Antimicrobial activity of a new synthetic peptide loaded in polylactic acid or Poly(lactic-co-glycolic) acid nanoparticles against *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* O157:H7 and methicillin resistant *Staphylococcus aureus* (MRSA). *Nanotechnology*. **28** (13): 5102.
- Cruz J, Rondón-Villareal P, Torres R., Urquiza M., Álvarez C., Abengózar MA., Sierra D., Rivas L., Fernández-Lafuente R., Ortiz C.** (2018) Design of bactericidal peptides against *Escherichia coli* O157:H7, *Pseudomonas aeruginosa* and methicillin-resistant *Staphylococcus aureus*. *Medicinal Chemistry*. **14**: 1-12.
- Danial, M.; van Dulmen, T.H.; Aleksandrowicz, J.; Pötgens, A.J.; Klok, H.A.** (2012). Site-specific PEGylation of HR2 peptides: Effects of PEG conjugation position and chain length on HIV-1 membrane fusion inhibition and proteolytic degradation. *Bioconj. Chem.* **23**: 1648-1660.
- Epanand, R. M. & Vogel, H. J.** (1999). Diversity of antimicrobial peptides and their mechanisms of action. *Biochim. Biophys. Acta.* **1462**: 11-28.
- Fernández-Reyes, M., Díaz, D., de la Torre, B. G., Cabrales-Rico, A., Vallès- Miret, M., Jiménez-Barbero, J., Andreu, D., Rivas, L.** (2010). Lysine N<sup>ε</sup>-Trimethylation, a Tool for Improving, *J. Med. Chem.* **53**: 5587-5596.
- Houston, M. E., Jr., Kondejewski, L.H., Karunaratne, D.N., Gough, M., Fidai, S., Hodges, R.S., Hancock, R.E.** (1998). Influence of preformed alpha-helix and alpha-helix induction on the activity of cationic antimicrobial peptides. *J. Pept. Res.* **52**: 81-88.
- Il'ina, A.P., Kulikova, O. G., Maltsev, D. I., Krasnov, M. S., Rybakova, E., Skripnikova, V. S., Kuznetsova, E. S., Buryak, A. K., Yamskova, V. P., Yamskov, A.** (2011). MALDI-TOF mass spectrometric identification of novel intercellular space peptides, *Appl. Biochem. Microbiol.* **47**: 118-122.
- Jaradat, D.M.M.** (2018) Thirteen decades of peptide synthesis: Key developments in solid phase peptide synthesis and amide bond formation utilized in peptide ligation. *Amino Acids*. **50** (1): 39-68. Doi: 10.1007/s00726-017-2516-0
- Jenssen, H., Hamill, P., Hancock, R.E.W.** (2006). Peptide antimicrobial agents, *Clin. Microbiol. Rev.* **19**: 491-511.

- Jofré, C., Guzmán, F., Cárdenas, C., Albericio, F., Marshall, S.H.** (2011) A natural peptide and its variants derived from the processing of infectious pancreatic necrosis virus (IPNV) displaying enhanced antimicrobial activity: A novel alternative for the control of bacterial diseases. *Peptides*. **32**: 852-858.
- Joo, H.S., Fu, C.I., Otto, M.** (2016) Bacterial Strategies of Resistance to Antimicrobial Peptides, *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. **371**: 20150292.
- Kandasamy, S. K. & Larson, R. G.** (2006). Effect of salt on the interactions of antimicrobial peptides with zwitterionic lipid bilayers, *Biochim. Biophys. Acta - Biomembr.* **1758**: 1274-1284.
- Kim, J. Y., Park, S. C., Yoon, M. Y., Hahm, K. S., Park, Y.** (2011). C-terminal amidation of PMAP-23: Translocation to the inner membrane of Gram-negative bacteria, *Amino Acids*. **40**: 183-195.
- Kim, J.S., Joeng, J. H., Kim, Y.** (2017) Design, Characterization, and Antimicrobial Activity of a Novel Antimicrobial Peptide Derived from Bovine Lactophorin. *J Microbiol Biotechnol*. **27**: 759-767.
- Kumar P., Kizhakkedathu J.N., Straus S.** (2018). Antimicrobial Peptides: Diversity, Mechanism of Action and Strategies to Improve the Activity and Biocompatibility *In Vivo*. *Biomacromolecules*. **8** (1): 4.
- Lee, S.H., Kim, S.J., Lee, Y.S., Song, M.D., Kim, I.H., Won, H.S.** (2011). De novo generation of short antimicrobial peptides with simple amino acid composition. *Regul. Pept.* **166**: 36-41.
- Lee, J.K., Park, S.C., Hahm, K.S., Park, Y.** (2013). Antimicrobial HPA3NT3 peptide analogs: Placement of aromatic rings and positive charges are key determinants for cell selectivity and mechanism of action. *Biochim. Biophys. Acta*. **1828**: 443-54.
- Li, B., Webster, T. J.** (2018). Bacteria antibiotic resistance: New challenges and opportunities for implant-associated orthopedic infections. *J Orthopaedic Res*. **36** (1): 22-32. doi:10.1002/jor.23656
- Li Y, Xiang Q, Zhang Q, Huang Y, Su Z.** (2012). Overview on the recent study of antimicrobial peptides: Origins, functions, relative mechanisms and application. *Peptides*. **37** (2): 207-15. Doi: 10.1016/j.peptides.2012.07.001
- Li, J., Koh, J. J., Liu, S., Lakshminarayanan, R., Verma, C. S., Beuerman, R. W.** (2017). Membrane Active Antimicrobial Peptides: Translating Mechanistic Insights to Design. *Frontiers in Neuroscience*. **11**: 73. Doi: 10.3389/fnins.2017.00073
- Lohner, K.** (2001). The role of membrane lipid composition in cell targeting of antimicrobial peptides. In: *Development of Novel Antimicrobial Agents: Emerging Strategies*, Lohner, K. (Editor). Horizon Scientific Press: Wymondham, Norfolk, p. 149-165.
- Lozano, D., Díaz, L., Echeverry, M., Pineda, S., Máttar, S.** (2010). *Staphylococcus aureus* resistentes a meticilina (SARM) positivos para PVL aislados en individuos sanos de Montería-Córdoba, *Universitas Scientiarum*. **1352**: 159-165.
- Malik, E., Dennison, S. R., Harris, F., Phoenix, D. A.** (2016). pH Dependent Antimicrobial Peptides and Proteins, Their Mechanisms of Action and Potential as Therapeutic Agents. *Pharmaceuticals (Basel, Switzerland)*. **9** (4): 67. doi:10.3390/ph9040067
- Mathur, P. & Singh, S.** (2013). Multidrug resistance in bacteria: A serious patient safety challenge for India. *Journal of Laboratory Physicians*. **5** (1): 5-10.
- Merlino, F., Carotenuto, A., Casciaro, B., Martora, F., Loffredo, M. R., Di Grazia, A., Yousef, A. M., Brancaccio, D., Palomba, L., Novellino, E., Galdiero, M., Iovene, M.R., Mangoni, M.L., Grieco, P.** (2017). Glycine-replaced derivatives of [Pro 3 ,DLeu 9 ]TL, a temporin L analogue: Evaluation of antimicrobial, cytotoxic and hemolytic activities, *Eur. J. Med. Chem.* **139**: 750-761.
- Nakhjavani, M., Zarghi, A., H Shirazi, F.** (2014). Cytotoxicity of selected novel chalcone derivatives on human breast, lung and hepatic carcinoma cell lines, *Iran. J. Pharm. Res. IJPR*. **13**: 953-958.
- Niederman, M. S.** (2001). Impact of antibiotic resistance on clinical outcomes and the cost of care. *Crit. Care Med*. **29**: N114-20.
- Oh, D., Sun, J., Nasrolahi-Shirazi, A., LaPlante, K.L., Rowley, D.C., Parang, K.** (2014). Antibacterial Activities of Amphiphilic Cyclic Cell-Penetrating Peptides against Multidrug Resistant Pathogens, *Mol. Pharm.* **5**: 161-171.
- Pfalzgraff, A., Brandenburg, K., Weindl, G.** (2018). Antimicrobial Peptides and Their Therapeutic Potential for Bacterial Skin Infections and Wounds. *Front Pharmacol*. **9**: 281-304.
- Prada, Y. A., Guzmán, F., Rondón, P., Escobar, P., Ortiz, C., Sierra, A., Torres, R., Mejía-Ospino, E.** (2016). A New Synthetic Peptide with In vitro Antibacterial Potential Against *Escherichia coli* O1 57:H7 and Methicillin-Resistant *Staphylococcus aureus* (MRSA). *Probiotics & Antimicro. Prot.* **8**: 134-140.
- Reuken, P. A., Torres, D., Baier, M., Löffler, B., Lübbert, C., Lippmann, N., Stallmach, A., Bruns, T.** (2017). Risk Factors for Multi-Drug Resistant Pathogens and Failure of Empiric First-Line Therapy in Acute Cholangitis. *PLoS one*. **12** (1): e0169900. Doi: 10.1371/journal.pone.0169900
- Rozek, A., Powers, J.P., Friedrich, C.L., Hancock, R.E.** (2003). Structure-based design of an indolicidin peptide analog with increased protease stability. *Biochemistry*. **42**: 14130-14138.
- Rydlo, T., Rotem, S., Mor, A.** (2006). Antibacterial properties of der-maseptin S4 derivatives under extreme incubation conditions. *Antimicrob. Agents Chemother.* **50**: 490-497.
- Schibli, D. J., Epand, R. F., Vogel, H. J. Epand, R. M.** (2002). Tryptophan-rich antimicrobial peptides: Comparative properties and membrane interactions. *Biochem. Cell Biol.* **80**: 667-677.
- Sengupta, D., Leontiadou, H., Mark, A.E., Marrink, S. J.** (2008). Toroidal pores formed by antimicrobial peptides show significant disorder. *Biochim. Biophys. Acta*. **1778**: 2308-2317.
- Shai, Y.** (2002). Mode of Action of Membrane Active Antimicrobial Peptides, *Biopolymers*. **66**: 236-248.
- Schmidt, C.** (2017) Living in a microbial world. *Nature Biotechnology*. **35** (5): 401-403.
- Strateva, T. & Yordanov, D.** (2009). *Pseudomonas aeruginosa* – a phenomenon of bacterial resistance, *J. Med. Microbiol.* **58**: 1133-1148.
- Tavares, L. S., Rettore, J. V., Freitas, R. M., Porto, W. F., Duque, A. P. Singulani, Jde L, Silva, O. N., Detoni, Mde L, Vasconcelos, E. G., Dias, S. C., Franco, O. L., Santos,**

- M de O.** (2012). Antimicrobial activity of recombinant Pg-AMP1, a glycine-rich peptide from guava seeds. *Peptides*. **37**: 294-300.
- Teixeira, V., Feio, M. J., Bastos, M.** (2012). Role of lipids in the interaction of antimicrobial peptides with membranes. *Prog. Lipid Res.* **51**: 149-177.
- Tennessen J. A. & Blouin, M. S.** (2010). A revised leopard frog phylogeny allows a more detailed examination of adaptive evolution at ranatuerin-2 antimicrobial peptide loci. *Immunogenetics*. **62**: 333-343.
- Tossi A, Sandri L, Giangaspero A.** (2000). Amphipathic, a helical antimicrobial peptides activity. *Biopolymers*. **55**: 4-30.
- Trindade, F., Amado, F., Pinto, J., Ferreira, R., Maia, C., Henriques, I., Vitorino, R.** (2014). ScienceDirect Salivary peptidomic as a tool to disclose new potential antimicrobial peptides. *Journal of Proteomics*. **115**: 49-57.
- Tripathi, A. K., Kumari, T., Harioudh, M. K., Yadav, P. K., Kathuria, M., Shukla, P.K., Mitra, K., Ghosh, J. K.** (2017) Identification of GXXXXG motif in Chrysopsin-1 and its implication in the design of analogs with cell-selective antimicrobial and anti-endotoxin activities. *Sci. Rep.* **7**: 3384-3400.
- Uteng, M., Hauge, H.H., Markwick, P.R., Fimland, G., Mantzilas, D., Nissen-Meyer, J., Muhle-Goll, C.** (2003). Three-dimensional structure in lipid micelles of the pediocin-like antimicrobial peptide sakacin P and a sakacin P variant that is structurally stabilized by an in- sserted C-terminal disulfide bridge. *Biochemistry*. **42**: 11417- 11426.
- Vermeer, L.S., Lan, Y., Abbate, V., Ruh, E., Bui, T.T., Wilkinson, L.J., Kanno, T., Jumagulova, E., Kozłowska, J., Patel, J., McIntre, C.A., Yam, W.C., Ciu, G., Atkinson, R.A., Lam, J.K., Bansal, S.S, Drake, A.F., Mitchell, G.H., Mason, A.J.** (2012). Conformational flexibility determines selectivity and antibacterial, antiplasmodial, and anticancer potency of cationic-helical peptides. *J. Biol. Chem.* **287**: 34120-34133.
- Vila-Farrés, X., Giralt, E., Vila, J.** (2012). Update of peptides with antibacterial activity, *Curr. Med. Chem.* **19**: 6188-98.
- World Health Organization – WHO.** (2017). La OMS publica la lista de las bacterias para las que se necesitan urgentemente nuevos antibióticos. Fecha de consulta: 23 de marzo de 2019. Disponible en: <https://www.who.int/es/news-room/detail/27-02-2017-who-publishes-list-of-bacteria-for-which-new-antibiotics-are-urgently-needed>
- Yang, N., Liu, X., Teng, D., Li, Z., Wang, X., Mao, R., Wang, X., Hao, Y., Wang, J.** (2017). Antibacterial and detoxifying activity of NZ17074 analogues with multi-layers of selective antimicrobial actions against *Escherichia coli* and *Salmonella enteritidis*. *Sci. Rep.* **7**: 3392-3411.
- Yeaman, M. & Yount, N.** (2003) Mechanisms of Antimicrobial Peptide Action and Resistance. *Pharmacol. Rev.* **55**: 27-55.
- Yoon, J. H., Ingale, S. L., Kim, J. S., Kim, K. H., Lee, S. H., Park, Y. K., Chae, B. J.** (2014). Effects of dietary supplementation of synthetic antimicrobial peptide-A3 and P5 on growth performance, apparent total tract digestibility of nutrients, fecal and intestinal microflora and intestinal morphology in weanling pigs. *Livestock Science*. **159**: 53-60.
- Yu, H., Wang, C., Feng, L., Cai, S., Liu, X., Qiao, X., Shi, N., Wang, H., Wang, Y.** (2017). Cathelicidin-trypsin inhibitor loop conjugate represents a promising antibiotic candidate with protease stability. *Sci. Rep.* **7**: 2600-2617.
- Zhu, X., Dong, N., Wang, Z., Ma, Z., Zhang, L., Ma, Q., Shan, A.** (2014). Design of imperfectly amphipathic  $\alpha$ -helical antimicrobial peptides with enhanced cell selectivity. *Acta Biomater.* **10**: 244-257.

# El sistema de canales y camellones prehispánico del golfo de Urabá, noroccidente de Colombia. Un reporte arqueológico y geográfico preliminar

## The prehispanic ridged field system in the Gulf of Urabá, northwestern Colombia. An archaeological and geographical preliminary report

William A. Posada-Restrepo\*, Bibiana Cadena-Duarte,  
Carolina González-Severiche, Estefanía Arroyave-Flórez

Departamento de antropología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

### Resumen

Los sistemas de canales y camellones construidos en tierra durante la época prehispánica fueron una de las alteraciones geomorfológicas más comunes para el control de las inundaciones y la producción agrícola en distintas regiones de América. En Colombia, si bien se han estudiado desde hace varias décadas los hallazgos asociados a los ríos Sinú y San Jorge, la presencia de nuevas estructuras en el golfo de Urabá había permanecido ignorada por la comunidad científica. En este artículo se describen de forma preliminar estos hallazgos en términos de su morfometría y patrones espaciales, se hace una contextualización inicial en el ámbito de la arqueología del golfo de Urabá y de la geografía particular de la cuenca del río León y se plantean algunas hipótesis preliminares considerando las posibilidades de articulación de dichos estudios con las dinámicas territoriales actuales de la región de Urabá.

**Palabras clave:** Golfo de Urabá; arqueología; camellones prehispánicos.

### Abstract

The ridged field systems built on land during the prehispanic periods were some of the most common geomorphic alterations for floods control and agricultural production in different regions of the Americas. In Colombia, although the findings associated with the Sinú and San Jorge Rivers have been studied for several decades, new structures located in the Gulf of Urabá had remained ignored by the scientific community. This paper makes a preliminary description of these findings focusing on their morphometry and spatial patterns, as well as their contextualization in the Urabá archaeology and the geography near to the León River basin. Based on descriptions and previous research, some preliminary hypotheses are proposed, which highlight the potential linkage between these studies and the current dynamics of the Urabá region.

**Keywords:** Urabá Gulf; archaeology; prehispanic ridges.

### Introducción

A mediados de la década del sesenta, **Parsons & Bowen** (1966) reportaron en la costa norte de Colombia una serie de plataformas alargadas en la cuenca media del río San Jorge, las cuales estaban separadas por zanjas o canales paralelos que formaban un sistema de estructuras en tierra que se extendían a lo largo de miles de hectáreas en las regiones de Córdoba, Sucre y Bolívar. A estas estructuras les atribuyeron un origen prehispánico, lo que llamó la atención de varios arqueólogos que reconocieron en ellas una importante obra de ingeniería hidráulica con un período de uso de aproximadamente dos mil años (**Plazas & Falchetti,**

1981; **Plazas, et al.,** 1993, 1988; **Reichel - Dolmatoff,** 1997). A partir del hallazgo se plantearon varias hipótesis sobre el contexto social, político, económico y ambiental que favoreció su desarrollo y que todavía hoy son motivo de estudio y profundas discusiones (**Rojas, 2010; Rojas & Montejo, 2006**).

#### \*Correspondencia:

William A. Posada-Restrepo; [william.a.posada@udea.edu.co](mailto:william.a.posada@udea.edu.co)

Recibido: 13 de marzo de 2019

Aceptado: 5 de agosto de 2019

Editor: Elizabeth Castañeda

A pesar de su visibilidad y de los muchos estudios que se han hecho sobre estas estructuras arqueológicas en Colombia, llama la atención la inmensa zona de estructuras similares que también existe en el golfo de Urabá, distante unos 200 km al suroeste de la hoya del río San Jorge, y que pasó inadvertida durante años entre las extensas praderas y humedales de la región. Aunque ya se habían realizado exploraciones arqueológicas en las cuencas bajas de los ríos León y Mulatos (Román, 1985; Poveda, 2001), donde actualmente se encuentran las estructuras mejor conservadas de todo el golfo, tan solo en un breve reporte del coleccionista antioqueño Luis Vélez (2011), se describe la presencia de una amplia red de canales y camellones en la región de Urabá, entre los municipios de Turbo y Chigorodó en Antioquia y de Ríosucio en Chocó, muy cerca a la vía panamericana que está prevista para conectar con Panamá.

Aunque dicho reporte parece no haber tenido un impacto significativo entre científicos o aficionados, lo cierto es que reviste una importancia mayor debido a que conecta los hallazgos de tecnologías similares en las regiones del río San Jorge en Colombia y de Gran Coclé en Panamá, además de aportar nuevos datos sobre la economía, la ecología y la organización sociopolítica de las poblaciones responsables de su construcción y aprovechamiento. Toda esta información, vista en perspectiva, representa un aporte invaluable para el desarrollo cultural y ambiental de la región de Urabá, históricamente azotada por el conflicto interno y el abandono estatal, y plantea nuevas formas de gestión y aprovechamiento de los recursos culturales en su jurisdicción.

Si bien este tipo de estructuras no es exclusivo de la costa norte de Colombia, ya que formas similares se han registrado también en el interior del país y en la costa Pacífica (Broadbent, 1968; Bruhns, 1981; Salgado, 1986; Boada,

2006; Patiño, 2006; Sánchez, 2007), sí representan una adaptación particular dadas las características geográficas del golfo de Urabá, cuya localización estratégica, hidrodinámica y biodiversidad habrían incidido en el desarrollo de una tecnología monumental, ampliamente difundida durante la época prehispanica en gran parte del trópico americano.

La macrorregión de Urabá-Darién ha sido señalada en repetidas ocasiones como un territorio culturalmente diverso y geopolíticamente estratégico, tanto por su situación geográfica como por sus recursos naturales (Bray, 1990; Linne, 1929; Parsons & Bowen, 1966; Reichel-Dolmatoff, 1997; González, 2011). Desde el punto de vista arqueológico, la extensión de esta área desde el istmo de Panamá hasta las planicies costeras del Caribe colombiano, se considera un gran foco cultural en el que acontecieron constantes eventos de interacción social, control territorial y adaptación a los ecosistemas de tierras bajas, los cuales sentaron las bases para la colonización de las regiones en el interior de Centroamérica y Suramérica (Bray, 1990; Helms, 1979; Plazas, et al., 1988; Reichel-Dolmatoff, 1997).

### Área de estudio

Si bien durante el ejercicio de interpretación de las fotografías de este hallazgo se localizaron estructuras de tierra en varios sectores del golfo de Urabá, desde el municipio de Necoclí, en el noreste, hasta el municipio de Ríosucio, en el suroeste, este artículo se limitará a describir la zona de mayor concentración de estructuras, localizada al sur del golfo, sobre la llanura de inundación del río León, en la parte mediana-baja de la cuenca. Este sector constituye un paisaje plano, confinado por la serranía del Darién al oeste y la serranía de Abibe al este, topográficamente interrumpido por los cerros El Cuchillo y Lomas Aisladas, los cuales constituyen las únicas elevaciones en el interior de la llanura (Figura 1).

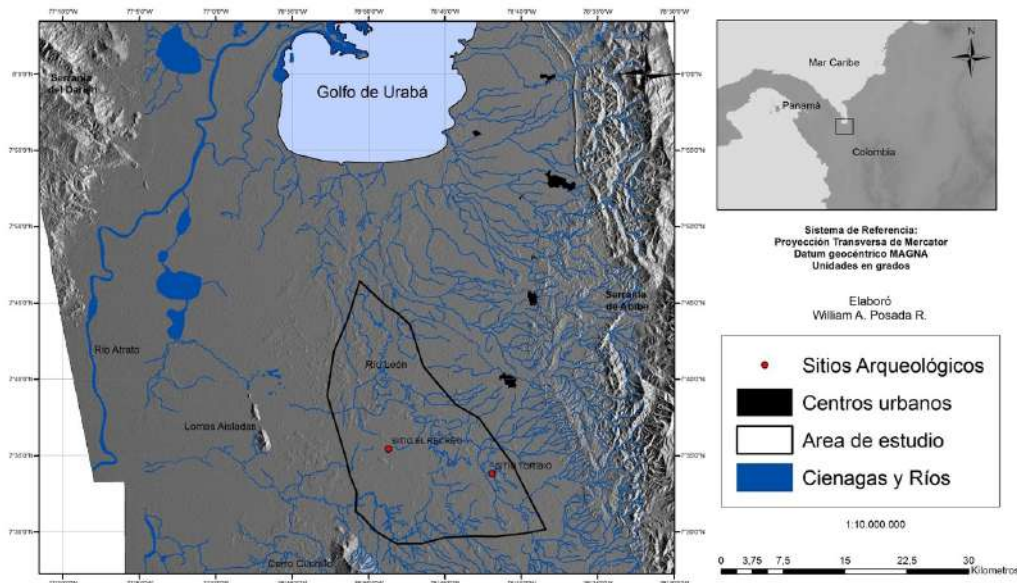


Figura 1. Localización del área de estudio

La mayoría de las estructuras arqueológicas están asociadas directamente con el río León, entre las poblaciones de Nueva Colonia, Lomas Aisladas y Barranquillita, en el departamento de Antioquia. Sin embargo, se observan otros patrones en cercanías del río Tumaradocito, junto a las poblaciones de Macondo y Blanquiset, actualmente adscritas al departamento del Chocó.

Esta zona se encuentra en la cota de 8 m s.n.m. y se caracteriza por unas condiciones sumamente húmedas, con un régimen de precipitación unimodal de aproximadamente 2.400 mm anuales, y un único período seco entre los meses de enero y abril. Dicha condición, aunada a una topografía plana o casi plana (0-5 % de pendiente), hace que los suelos se mantengan saturados durante la mayor parte del año, favoreciendo los procesos de escorrentía y el flujo de sedimentos en la cuenca (Guzmán & Ceballos, 2001). Según el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (2007), tales procesos aportan muchos nutrientes orgánicos al suelo, pero el flujo de agua conduce a procesos de hidromorfismo y gleyzación, lo que da lugar a la formación de Inceptisoles fluviales eutróficos que, pese a su bajo nivel de desarrollo, posee propiedades químicas con óptimos valores para la actividad agrícola y pecuaria.

La productividad del suelo y las características hidroclimáticas de la región han motivado a algunos habitantes actuales a construir permanentemente zanjas y jarillones para drenar el terreno en aras del desarrollo de proyectos agropecuarios. Esto no solo ha alterado la dinámica general de la cuenca, sino también los contextos arqueológicos y los asentamientos modernos que se ven enfrentados a competir por el desarrollo de estrategias de drenaje cada vez más eficientes.

Hoy habitan el área de estudio dos comunidades afrodescendientes, una comunidad indígena de la etnia Embera Katío, aún sin título de resguardo, y algunos campesinos cordobeses, chocoanos y antioqueños del interior que concentran gran parte de las tierras productivas de la región. El uso actual del suelo se centra en la ganadería extensiva, a menudo de hatos bufalinos, con algunas pocas hectáreas dedicadas a la agricultura de pancoger, el cultivo de arroz y la conservación de algunos bosques maderables.

Pese a los hechos de violencia y desplazamiento forzados ocurridos en las últimas décadas, hoy en día los actores armados enfrentan la organización de las comunidades y la apertura de nuevos espacios de participación con el apoyo de organizaciones no gubernamentales y corporaciones estatales.

## Metodología

Las estructuras se detectaron mediante la revisión de imágenes de satélite disponibles de forma gratuita en Google Earth y Apple Maps, así como imágenes DEM Alos Palsar, con una resolución de 12,5 metros por píxel. Con ellas se hizo una caracterización preliminar de los camellones en cuatro sectores con estructuras bien conservadas y

de distinto patrón, teniendo en cuenta sus dimensiones y características como la orientación y la forma. Además, se realizaron tres visitas de campo, con el fin de entrevistar a los habitantes de la región, reconocer bien las estructuras prehispánicas y recolectar en superficie artefactos y otras evidencias. Una vez localizadas las estructuras, se hicieron recorridos a pie por sectores donde los habitantes habían reportado artefactos cerámicos y líticos para recoger en la superficie fragmentos cerámicos y carbón en suelos y perfiles expuestos. Los materiales arqueológicos se sometieron a la respectiva curaduría y clasificación en el laboratorio. Por último, las fechas establecidas mediante carbono 14 (C14) en otros estudios se calibraron con el programa Calib 7 (Stuiver & Reimer, 1993.) empleando la curva de calibración IntCal13 y un intervalo de probabilidad de  $2\sigma$ .

## Resultados preliminares

Mediante la interpretación de las fotografías se determinó un área de aproximadamente 44.000 Ha de canales y camellones en la cuenca del río León, probablemente de mayor extensión hacia el río Atrato, donde las imágenes satelitales carecen de resolución suficiente, pero distribuidas más claramente en un polígono de morfología triangular con las siguientes coordenadas en cada uno de sus vértices: vértice occidental:  $7^{\circ} 31' 19,60''$  norte y  $76^{\circ} 50' 51,06''$  oeste; vértice oriental:  $7^{\circ} 30' 09,77''$  norte y  $76^{\circ} 38' 24,12''$  oeste, y vértice norte:  $7^{\circ} 46' 26,63''$  norte y  $76^{\circ} 50' 35,37''$  oeste.

Según las descripciones hechas por Denevan (1970), se reconocieron en el área de estudio sistemas de tipo “caño”, “escalera” y “ajedrezado” (Figuras 2a,b,c,d, respectivamente), siendo este último el más común. Así mismo, se encontraron cuatro tipos de camellones según su morfometría: lineales, variados (en forma de L, U y de tridente) (Figura 3), poligonales y curvos. Los camellones lineales fueron los más frecuentes y sus dimensiones tuvieron un amplio rango, como se puede observar en la Tabla 1. Las estructuras lineales más recurrentes fueron de tamaño mediano, y su presencia se registró a lo largo y ancho del área de estudio. En cuanto a su morfometría transversal, solo se pudo observar que los camellones prehispánicos son de cima relativamente plana, con alturas que oscilan entre los 5 y 40 cm de alto. Esos atributos los distinguen de los jarillones modernos, cuya altura suele ser mayor a 1,5 metros, presentan cimas redondeadas o ligeramente angulares y no poseen otras estructuras asociadas en un patrón contiguo o paralelo.

Gran parte de las estructuras prehispánicas registradas carece de topografía discernible debido a procesos de alteración que las han afectado a lo largo del tiempo, como la erosión, el arado mecanizado o la colmatación de sedimentos. Esta peculiaridad, señalada también por Denevan (1970), y descrita como estructura de perfil plano, solo es posible verla a gran altura, debido a los cambios de color que presenta la vegetación en función de las diferencias edáficas en los canales y camellones.

Tras un par de visitas de reconocimiento a la zona, se identificaron dos sitios arqueológicos con material cerámico expuesto, ambos localizados en el área de las estructuras, aunque no directamente sobre ellas. El primer sitio se identificó como El Recreo, situado en la finca del mismo nombre, corregimiento de Lomas Aisladas, municipio de Turbo. La cerámica se encontraba dispuesta superficialmente en los alrededores de la casa principal de la finca. Un breve ejercicio de recolección superficial arrojó un total de 138 fragmentos cerámicos, 16 de ellos correspondientes a bordes y tres,

a fragmentos decorados. Los restos cerámicos describen ollas de borde evertido o directo, labio redondeado, biselado y reforzado. Solo en un caso se registró un borde decorado con dos acanaladuras horizontales a lo largo de la superficie interna (Figuras 4 y 5).

Los colores de la pasta son predominantemente naranja con núcleos de cocción internos grises o habanos. La pasta es de estructura porosa, a veces laminar, con desgrasante fino de roca triturada y algunas inclusiones de cuarzo y óxidos de hierro que ocupan un 5 % de la pasta. Si bien las superficies están muy erosionadas, la presencia de restos de engobe y decoración en algunos fragmentos sugiere que las vasijas tenían acabados más elaborados que no resistieron los procesos posteriores a su deposición. Las pocas decoraciones registradas, aparte de las ya mencionadas en el borde, constan de líneas incisas poco profundas y acanaladuras impresas paralelamente sobre segmentos del cuello. Sobresalen en el conjunto cerámico algunos fragmentos con pasta y desgrasante más finos, con espesores de 5 mm en promedio y color de pasta y engobe marrón (Figura 4, conjunto c).

Contiguo al lugar del hallazgo de los artefactos, están las estructuras más atípicas encontradas en la zona, correspondientes a sistemas reticulados de micro-camellones de 2 x 5 m aproximadamente (Figura 6). Muchas de estas estructuras son imperceptibles en campo, ya que la mayoría carece de variaciones significativas de altura.

El segundo sitio se denominó Toribio, por su localización cercana al caño que lleva este nombre, muy próxima a la población de Barranquillita, en el municipio de Chigorodó. El sitio fue detectado tras la intervención que varios meses atrás realizó una retroexcavadora para la construcción de un jarillón. Allí se recuperaron más de quinientos fragmentos cerámicos, entre ellos, 15 bordes y un decorado. Según nuestras observaciones, el material cerámico se encontraba sepultado a una profundidad de un metro, aproximadamente; allí, además, se pudo apreciar abundante carbón vegetal estratificado sobre el barranco expuesto del caño.



**Figura 2A.** Patrón de camellones en caño. Imagen tomada el 2 de abril de 2018. **B.** Patrón escalonado. Imagen tomada el 04 de febrero de 2019. **C.** Patrón ajedrezado. Imagen tomada el 20 de septiembre de 2018



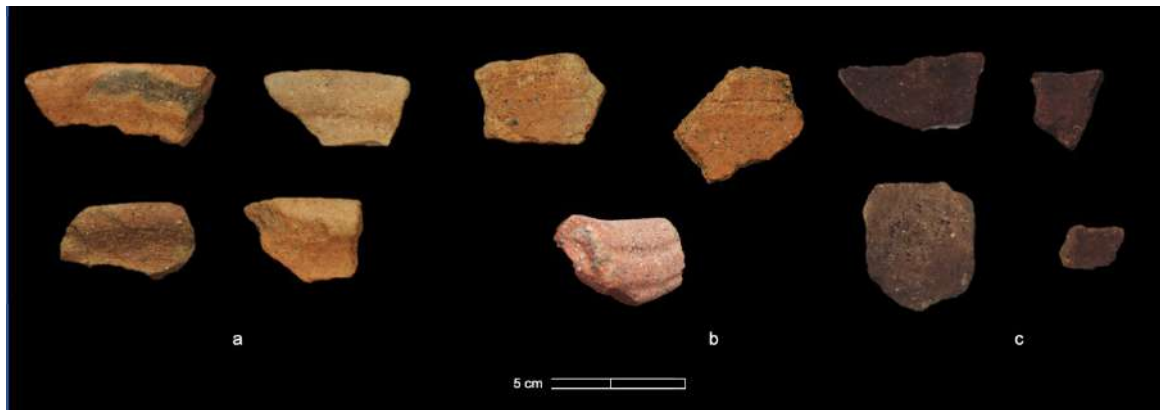
**Figura 3.** Camellones en forma de U y de tridente (obsérvese el caballo para dar idea de la escala)



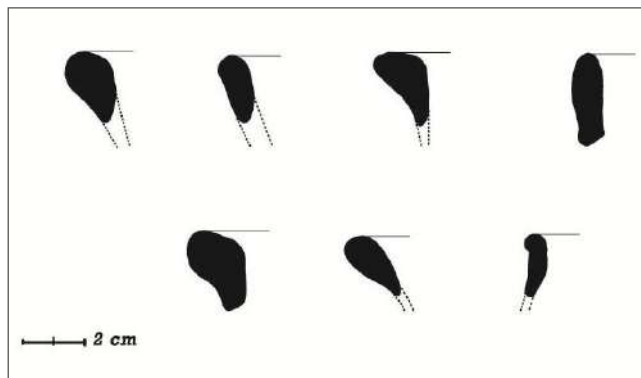
**Tabla 1.** Dimensiones estimadas en los distintos tipos de camellones

Forma		Dimensiones (metros)							
		Largo				Ancho			
		Media	D.E <sup>v</sup>	Mínimo	Máximo	Media	DE <sup>v</sup>	Mínimo	Máximo
Lineal	Grande	33,85	8,26	27,10	60,40	3,13	0,60	2,00	4,90
	Mediano	15,86	6,54	7,50	26,90	3,07	0,70	1,70	5,90
	Pequeño	5,62	1,30	2,50	7,45	3,13	0,90	2,60	7,50
Variada		38,90*	28,3	15,00	135,00	3,46	1,40	2,20	8,90
Poligonales		73,10**	0,70	72,50	73,60	2,90	0,40	2,60	3,10
Curva		9,06***	6,21	4,60	13,46	-	-	-	-

<sup>v</sup>Desviación estándar, \*Longitud; \*\*Perímetro; \*\*\*Radio



**Figura 4.** Fragmentos cerámicos del sitio El Recreo. Nótese en el centro de la foto la decoración interna del borde



**Figura 5.** Morfología transversal de bordes en el sitio El Recreo



**Figura 6** Patrón microrreticulado atípico. Imagen tomada el 4 de marzo de 2019

La cerámica de este sitio guarda estrechas similitudes con la del sitio El Recreo ya mencionado, aunque claramente exhibe una mayor diversidad de formas y tamaños. La presencia de grandes fragmentos cerámicos correspondientes a segmentos de cuerpo, con espesores mayores a un centímetro y con bordes de diámetro aproximado de 20 cm, plantean la existencia de ollas globulares o subglobulares de

considerables dimensiones. Algunos bordes son evertidos, y de labio redondeado o biselado como los de El Recreo. Los de labio biselado en Toribio, a diferencia de aquel otro sitio, no son reforzados sino adelgazados y pueden prolongarse horizontalmente hasta 1,5 cm (Figura 7). Algunos bordes exhiben decoración acanalada en líneas paralelas horizontales, ya sea en la superficie interna o

externa. Otro artefacto de diagnóstico registrado en este sitio fue un posible fragmento de asa de sección cuadrada y con curvatura abierta, muy distinto a las asas típicas de la alfarería prehispánica de Urabá.

En la pasta dominan los colores naranja y habano, con núcleos de cocción internos de tonos grises a negros. La pasta es igualmente porosa, con desgrasante predominantemente fino, de roca triturada e inclusiones de óxidos de hierro y cuarzo, moderadamente seleccionadas, que ocupan entre un 5 y un 10 % de la pasta. También se conservan algunos restos de engobe en las superficies, pese al alto grado de erosión que presentan. Al igual que en El Recreo, aquí se registraron algunos fragmentos tipológicamente distintos, con pasta y desgrasante más finos, acabados de color marrón y espesores de 5 a 9 mm (Figura 8 conjunto c).

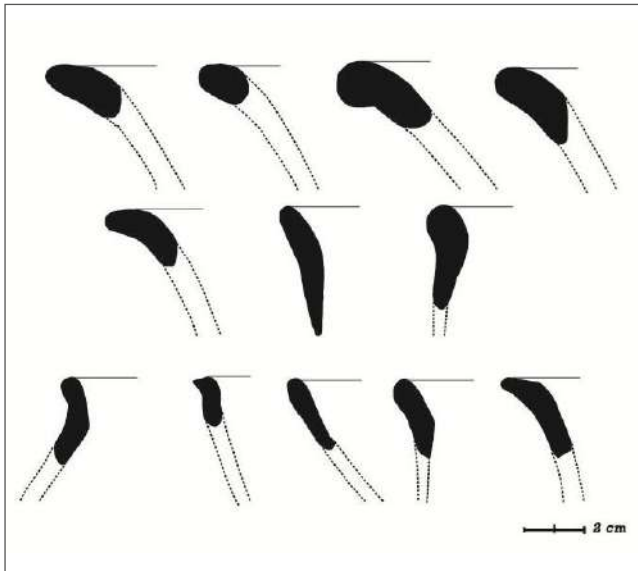


Figura 7. Morfología transversal de bordes en el sitio Toribio

Las estructuras halladas en el sitio Toribio, se encontraron a unos 500 m del hallazgo y están fuertemente alteradas por la ganadería extensiva que se practica en la zona. En las imágenes aéreas se pueden apreciar bien estos relictos de camellones que, en su mayoría, son imperceptibles en campo debido a que también han perdido su expresión en el microrrelieve local.

Si bien la recuperación de artefactos líticos en ambos sitios fue nula, se registró un hacha trapezoidal pulida, una mano de moler y un metate hallados de manera fortuita por habitantes de la zona en distintos sectores, los cuales reposan actualmente en colecciones particulares.

### Discusión

En la región de Urabá se han documentado numerosos hallazgos arqueológicos, principalmente de cerámica correspondiente a los períodos de desarrollo regional (primeros seis siglos d.C) y de contacto europeo (siglo XVI d.C), los cuales refieren a circunstancias culturales y a artefactos específicos que estarían asociados con patrones regionales. Sin embargo, nunca se habían relacionado las estructuras arqueológicas que aquí se describen y que exigen una contextualización cronológica y paleoambiental, así como una interpretación sociopolítica y económica que considere las interacciones culturales con otros grupos cercanos.

Hace cerca de cuarenta años se reportaron varios sitios en Urabá, con una cerámica bien discernible documentada ampliamente en el sitio El Estorbo, municipio de Turbo (**Grupo de Investigación de Arqueología y Prehistoria - GIAP, 1980**). Una secuencia seriada de esta cerámica ubicaba estos contextos entre los siglos III a.C y VI d.C. Las ocupaciones de El Estorbo se caracterizaron por ser portadoras de tres distintos tipos cerámicos que se extienden por todo el golfo desde Acandí hasta la cuenca del río Sinú, en el departamento de Córdoba: el tipo “Estorbo rojo pulido”, el “Estorbo rojo con engobe blanco” y el “Estorbo blanco” (**Santos, 1989**).

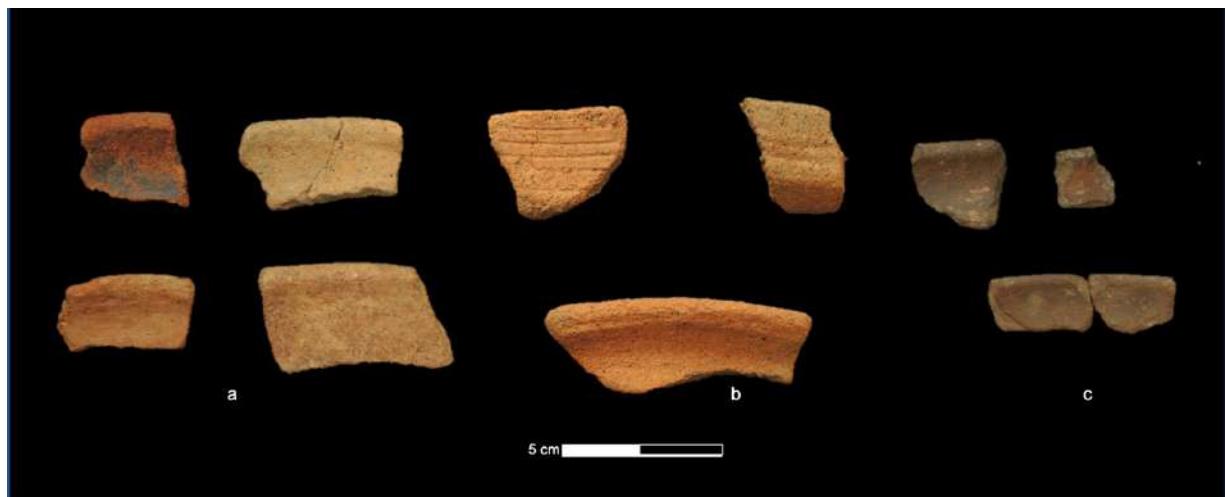


Figura 8. Fragmentos cerámicos del sitio Toribio

Años más tarde, los mismos investigadores del grupo GIAP obtuvieron fechas radiométricas de los niveles más antiguos del sitio Estorbo I, con lo que se pudo establecer una cronología menos antigua de la que habían estimado inicialmente, con edades de  $925\pm 45$  años a.p (GrN-12344) y  $1055\pm 40$  años a.p (GrN-11304) (Santos, 1989). Estas dataciones fueron corroboradas posteriormente por Espinoza & Nieto (1998), quienes dataron el yacimiento 06 en el municipio de Turbo, asociado con cerámica del mismo tipo, con una fecha de  $880\pm 70$  a.p. (Beta-82003). Pese a ello, en una investigación más reciente, Escobar (2016) reportó tres fechas de los primeros siglos antes de Cristo para la cerámica típica de la fase El Estorbo, esta vez en el sitio San Joaquín, del municipio de Necoclí, las cuales se ajustan mejor a la cronología establecida inicialmente por seriación. Las fechas obtenidas por el autor fueron  $2230\pm 30$  a.p (Beta-443942),  $2390\pm 30$  (Beta-443943) y  $2020\pm 30$  (Beta-443945). Gracias a la correlación de este material con otros hallazgos a nivel regional, la alfarería del Estorbo constituye un referente de la tradición cerámica del golfo de Urabá (Reichel-Dolmatoff, 1997) que se extiende entre los siglos III a.C y XI d.C, aproximadamente (Tabla 2).

Lo cierto es que las características descritas para la cerámica del río León asociada con las estructuras prehispánicas, no parece tener una afinidad tipológica con las tradiciones alfareras reconocidas en el sitio El Estorbo, ya sea por su mal estado de conservación o porque representan tipos esencialmente distintos. En realidad, no se reconoce en ella el conjunto decorativo típico de la tradición modelada incisa de Urabá, aun cuando algunos atributos en la forma de los bordes puedan parecer semejantes. Al contrario, por sus características formales y decorativas, algunos fragmentos remiten más a la cultura material prehispánica reportada en el Chocó y en el occidente de Antioquia (Arcila, 1960; Reichel-Dolmatoff y Reichel-Dolmatoff, 1961; Castillo, 1988; Piazzini, *et al.*, 2009), que a los estilos típicos del complejo Urabá-El Estorbo (Botiva, *et al.*, 1987) o Urabá-Tierralta, como se le denominó posteriormente (Espinoza & Nieto, 1998), de tal manera que tanto la filiación cultural como la asignación cronológica deben considerarse con cautela por ahora.

En cuanto a las estructuras hidráulicas, además del sistema de canales y camellones ampliamente estudiados en el río San Jorge, otra evidencia cercana se encuentra en el Darién panameño, donde Martín, *et al.* (2015) reportaron en el sitio La Chinina un pequeño sistema de canales y camellones similares a los registrados en Urabá. Aunque no se describen las características de la cerámica recuperada, el sitio panameño arrojó dos fechas,  $1.410\pm 30$  años a.p y  $570\pm 40$  a.p, asociadas con la cerámica y las estructuras de tierra.

A falta de fechas concretas en los camellones del río León, la cronología podría estar entre los siglos IV a.C y XII d.C, si se tiene en cuenta la edad de la cerámica del golfo y la de estas tecnologías hidráulicas en Panamá y en las cuencas de los ríos Sinú y San Jorge. Empero, esta cronología representa un rango de tiempo muy amplio para determinar el período de origen y desarrollo de dichas estructuras, y tampoco permite reconocer procesos de interacción cultural o cambios sociopolíticos y ambientales importantes como los que se advierten por las estructuras hidráulicas de la zona.

En este sentido, la cronología es uno de los aspectos básicos que deben resolverse en los sitios de la cuenca del río León. Lo que sí está claro, es que el tiempo asociado con estas estructuras no es el único aspecto crítico, pues su funcionalidad se erige como otro asunto particular que demanda investigaciones a fondo. Los trabajos de Lombardo, *et al.* (2011) y Rodrigues, *et al.* (2018) en estructuras similares de la región de Llanos de Mojos en Bolivia, sugieren que las distintas tipologías de canales y camellones descritas por Denevan (1970, 1983) en toda América, corresponden a sistemas con funciones distintas. Según los autores, los llamados campos elevados, que constan de un canal con un camellón o montículo contiguo, servirían para el control de las inundaciones, pero sobre todo, para su aprovechamiento en labores agrícolas, en tanto que los campos de zanjas tendrían únicamente una función de drenaje en zonas de inundación periódica.

A pesar de que esta indagación preliminar en las estructuras de Urabá no ha sido suficiente como para reconocer dimensiones detalladas y los métodos de construcción empleados, a la luz de los planteamientos anteriores

**Tabla 2.** Síntesis de fechas radiométricas obtenidas en la región de Urabá

Municipio	Sitio arqueológico	Fecha a.p	Error estándar	Código laboratorio	Fecha calibrada	Referencia bibliográfica
Turbo	El Estorbo I	1055	40	GrN-11304	905 AD - 1030 AD	Santos, 1989
		925	45	GrN-12344	1041 AD - 1206 AD	
	Yacimiento 06	880	70	Beta-82003	1045 AD - 1261 AD	Espinoza & Nieto, 1998
Necoclí	San Joaquín	2230	30	Beta-443942	366 BC - 204 BC	Escobar, 2016
		2390		Beta-443943	506 BC - 397 BC	
		2020		Beta-443945	49 BC - 57 AD	

la variedad de patrones y de tipos de camellones sugiere que existen diferencias importantes en la función de las estructuras al interior del área estudiada, las cuales bien podrían indicar distintas condiciones geomorfológicas, hidráulicas, edáficas y socioculturales que valdría la pena explorar. Hasta que no se adelanten excavaciones estratigráficas y levantamientos minuciosos de la información en los sistemas de canales y camellones detectados, no se podrán resolver estas inquietudes debido a la insuficiencia de datos y a los procesos posteriores a la deposición que han afectado, en mayor o menor medida, el tamaño y la forma original de las estructuras prehispánicas.

Por lo pronto, es claro que la relación entre las estructuras y el manejo de suelos saturados en las tierras bajas es una constante en toda América. El sistema de canales no solo distribuye controladamente las aguas al disipar la energía de las corrientes, sino que incrementa la sedimentación justo en aquellos lugares donde se requiere un aporte de lodos orgánicos para la fertilización de los suelos (**Plazas, et al.**, 1988). Mientras esto acontecía en los canales durante el invierno, los camellones servían para el establecimiento de vías, tumbas u otros campos de cultivo. En diversas regiones del mundo ya se ha documentado ampliamente que la profundidad del suelo en los campos elevados favorece el desarrollo radicular de los cultígenos para su producción de manera intensiva (**Erickson**, 2006; **Renarda, et al.**, 2012; **Boixaderea, et al.**, 2019).

Frente a tales bondades, la pregunta es si fueron factores culturales o ambientales los que dejaron en desuso estas estructuras en Urabá, pues histórica y etnohistóricamente no se documentó su uso, cuando hoy en día la cuenca del río León todavía demanda medidas de mitigación de las inundaciones y de sistemas productivos más sostenibles y eficientes.

A pesar de la falta de datos paleoambientales locales, algunos estudios paleoecológicos cercanos no reconocen cambios climáticos significativos en la región entre los siglos X al XVI (**Bush & Colinvaux**, 1994; **Muñoz, et al.**, 2017). Si bien no se deben descartar estas causas para explicar el abandono de las estructuras, conviene examinar mejor los conflictos territoriales y las pautas de interacción social que pudieron incidir en ello a la luz de la influencia cultural del Chocó y de la cordillera occidental de Antioquia en la alfarería de la zona, y de las migraciones forzadas documentadas en las crónicas de conquista y en la oralidad de la etnia Tule (**Espinoza**, 2009).

Sea cual fuere la interpretación de estos hallazgos, resulta de suma importancia indagar sobre las causas e implicaciones socioambientales de una obra semejante en la historia prehispánica de Urabá, toda vez que las formas de organización tecnológica, y las relaciones sociales necesarias para crearla y mantenerla, exigen un conocimiento del entorno y una dinámica de interacción social significativa en el contexto de la economía política prehispánica y de la minimización del riesgo en el ámbito regional.

Por todo ello, es preciso generar conciencia en torno a la conservación de estas evidencias inmuebles, promoviendo nuevos estudios para datarlas, inventariarlas y contextualizarlas cultural y ambientalmente. Solo de esta manera se podrán potenciar académicamente y se integrarán a las dinámicas actuales de uso y gestión del territorio conforme a su vocación patrimonial y ecológica.

### Contribución de los autores

Los autores declaramos haber participado en la escritura del manuscrito y en el proceso de investigación que lo originó. Bibiana Cadena y Estefanía Arroyave contribuyeron con la caracterización y descripción de los sistemas de camellones y canales. Carolina González realizó los análisis de cerámica y su descripción. William Posada hizo la fotointerpretación de las imágenes, diseñó la metodología de clasificación cerámica y realizó las visitas de campo para la descripción de los sitios.

### Conflicto de intereses

Los autores manifiestan la inexistencia de conflictos de intereses en esta investigación y publicación. Hasta el momento el proyecto se financia con recursos de la Universidad de Antioquia.

### Agradecimientos

A Luis Enrique Guzmán del corregimiento Barranquillita y a toda la comunidad del corregimiento que nos escuchó y nos acogió durante nuestras visitas de campo. A Don Jesús María Rodríguez y a su familia por su hospitalidad en la finca El Recreo. Un agradecimiento muy especial para Juan Camilo Gómez, Xiomara Mejía, Juan Pablo Zapata, Juan Fernando Álvarez, Juan Felipe Isaza y Carlos Manuel Hernández, del semillero de investigación ETNOS, por su apoyo y entusiasmo con este proyecto. Por último, extendemos nuestra gratitud a todos los estudiantes del curso de métodos y técnicas arqueológicas del primer semestre del 2018 en el programa de antropología de la Universidad de Antioquia, por su acompañamiento y colaboración durante una de las salidas de campo al río León.

### Referencias

- Arcila, G.** (1960). Investigaciones Arqueológicas En El Carmen de Atrato, Departamento Del Chocó. *Boletín de Antropología*. 2 (7): 3-38.
- Boada, A.** (2006). Patrones de asentamiento regional sistemas de agricultura intensiva en Cota y Suba, Sabana de Bogotá. Proyecto de Arqueología "Luis Duque Gómez." Bogotá: Fundación de Investigaciones Arqueológicas, Banco de la República. p. 181.
- Boixaderea, J., Esteban, I., Albert, R., Poch, R.M.** (2019). Anthropogenic Soils from Llanos de Moxos (Bolivia): Soils from Precolumbian Raised Fields. *Catena*. 172: 21-39.
- Botiva, A., Enciso, B., Vargas, P.** (1987). El Alto Sinú, 17 siglos de asentamiento ribereño, arqueología de rescate. Proyecto Hidroeléctrico Del Alto Sinú Urrá I. Informe Instituto Colombiano de Antropología - Corporación Eléctrica de La Costa Atlántica. Bogotá. p. 352.

- Bray, W.** (1990). Cruzando el Tapón del Darién: una visión de la arqueología del istmo desde la perspectiva colombiana. *Boletín Museo Del Oro*. **29**: 3-51.
- Broadbent, S.** (1968). A Prehistoric Field System in Chibcha Territory, Colombia. *Nawapa Pacha - Berkeley*. **6**: 135-47.
- Bruhns, K.** (1981). Prehispanic Ridged Fields of Central Colombia. *Journal of Field Archaeology*. **8** (1): 1-8. Doi: 10.2307/529779
- Bush, M. & Colinvaux, P.** (1994). Tropical Forest Disturbance: Paleoecological Records from Darien, Panamá. *Ecology*. **75** (6): 1761-68.
- Castillo, N.** (1988). Complejos arqueológicos y grupos étnicos del Siglo XVI en el occidente de Antioquia. *Boletín Museo Del Oro*. **20**: 16-34.
- Denevan, W.** (1970). Aboriginal Drained-Field Cultivation in the Americas. *Science*. **3946**: 647-54.
- Denevan, W.** (1983). Una perspectiva histórica sobre el descubrimiento de campos elevados (camellones) prehispanicos en Sudamérica. En *Agricultura ancestral, camellones y albarradas. contexto social, usos y retos del pasado y del presente. Coloquio Agricultura prehispanica, sistemas basados en el drenaje y en la elevación de los suelos cultivados*. Francisco Valdéz (editor). p. 17-24. Quito: Ediciones Abya Yala.
- Erickson, C.** (2006). El valor actual de los camellones de cultivo precolombinos: experiencias del Perú y Bolivia. En *Agricultura ancestral, camellones y albarradas. contexto social, usos y retos del pasado y del presente*, Francisco Valdéz (editor). p. 315-39. Quito: Ediciones Abya Yala.
- Escobar, W.** (2016). Programa de Arqueología preventiva para la construcción de la variante Mellitos. Municipio de Necoclí. Fase de Rescate y monitoreo arqueológico. Informe de arqueología inédito. Medellín: Biblioteca del Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Espinoza, I.** (2009). Historia y cultura del pueblo Olo Tule de Ipikuntiwala. Volumen 147. Medellín: Secretaría de Educación y Cultura de Antioquia - Instituto para el Desarrollo de Antioquia - IDEA. p. 342.
- Espinoza, I. & Nieto, L.** (1998). Línea de interconexión a 230 Km. Cerratoso-Urabá. Arqueología en Estudios de Impacto Ambiental, Vol 2, ISA. Medellín.
- Grupo de Investigación de Arqueología y Prehistoria - GIAP.** (1980). Investigación arqueológica y prehistórica de un yacimiento conchal en la costa atlántica colombiana, Turbo - Antioquia. Universidad de Antioquia. Medellín p. 119.
- González, L.F.** (2011). El Darién. Ocupación, poblamiento y transformación ambiental. Una revisión histórica. Parte I. Medellín: Fondo Editorial ITM. 15 - 58.
- Guzmán, H. & Ceballos, J.** (2001). La difluencia del río León hacia el caño Tumaradó. Región de Urabá. Medellín: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM. p. 19.
- Helms, M.** (1979). Ancient Panama: Chiefs in Search of Power. Austin: University of Texas Press. p. 244.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi - IGAC.** (2007). Estudio semidetallado de suelos de las áreas potencialmente agrícolas. Urabá. Departamento de Antioquia. Subdirección de Agrología. Bogotá: Imprenta Nacional de Colombia. p. 485.
- Linne, S.** (1929). Darien in the Past: The Archaeology of Eastern Panama and North-Western Colombia. Suecia: Elandors Boktryckeri Aktiebolag. p. 318.
- Lombardo, U., Canal-Beedy, E., Fehr, S., Veit, H.** (2011). Raised Fields in the Bolivian Amazonia: A Prehistoric Green Revolution or a Flood Risk Mitigation Strategy? *Journal of Archaeological Science*. **38**: 502-12.
- Martín, J.G., Mendizábal, T., Scherg, R., Cook, R., Piperno, D.** (2015). Pre-Columbian Raised Fields in Panama: First Evidence. *Journal of Archaeological Science*. **3**: 558-64.
- Muñoz, P., Gorin, G., Parra, N., Velásquez, C., Lemus, D., Monsalve, C., Jojoa, M.** (2017). Holocene Climatic Variations in the Western Cordillera of Colombia: A Multiproxy High-Resolution Record Unravels the Dual Influence of ENSO and ITCZ. *Quaternary Science Reviews*. **155**: 159-78.
- Parsons, J. & Bowen, W.** (1966). Ancient Ridged Fields of the San Jorge River Floodplain, Colombia. *Geographical Review*. **56** (3): 317-43.
- Patiño, D.** (2006). Campos prehispanicos elevados en la economía Tumaco-Tolita, costa Pacífica de Colombia. En *Agricultura ancestral, camellones y albarradas. Contexto social, usos y retos del pasado y del presente. Coloquio Agricultura prehispanica, sistemas basados en el drenaje y en la elevación de los suelos cultivados*. Francisco Valdéz (editor). p. 169-88. Quito: Ediciones Abya Yala.
- Piazzini, E., Posada, W., Arango, C., Escobar, D.** (2009). Arqueología de Frontino: espacio, tiempo y sociedad en el noroccidente de Antioquia durante la época precolombina y colonial. Gobernación de Antioquia - Universidad de Antioquia - Banco de La República. Medellín: Informes de Arqueología. p. 108.
- Plazas, C. & Falchetti, A.** (1981). Asentamientos prehispanicos en el bajo río San Jorge. Bogotá: Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. p. 136.
- Plazas, C., Falchetti, A., Sáenz, J., Archila, S.** (1993). La sociedad hidráulica Zenú. Estudio arqueológico de 2000 años de historia en las llanuras del caribe colombiano. Bogotá: Banco de la República. p. 308.
- Plazas, C., van Der Hammen, T. Botero, P., Sáenz, J., Archila, S.** (1988). Cambios ambientales y desarrollo cultural en el bajo río San Jorge. *Boletín Del Museo Del Oro*. **20**: 55-88.
- Poveda, E.** (2001). Prospección arqueológica Línea Río Sucio, Chigorodó. Ingeoambiente. Bogotá. p. 82.
- Reichel-Dolmatoff, G.** (1997). Arqueología de Colombia. Biblioteca familiar del Presidente de la República. Bogotá: Presidencia de la República. p. 314.
- Reichel-Dolmatoff, G., Reichel-Dolmatoff, A.** (1961). Investigaciones arqueológicas en la costa Pacífica. I. Cupica. *Revista Colombiana de Antropología*. **10**: 237-330.
- Renarda, D., Iriarte, J., Birk, J., Rostain, S., Glaser, B., McKey, D.** (2012). Ecological Engineers Ahead of Their Time: The Functioning of Pre-Columbian Raised-Field Agriculture and Its Potential Contributions to Sustainability Today. *Ecological Engineering*. **45**: 30-44.
- Rodrigues, L., Lombardo, U., Veit, H.** (2018). Design of Pre-Columbian Raised Fields in the Llanos de Moxos, Bolivian Amazon: Differential Adaptations to the Local Environment? *Journal of Archaeological Science. Reports* (17): 366-78.
- Rojas, S.** (2010). Análisis espacial y patrones de asentamiento en el bajo río San Jorge (Caribe colombiano). *Boletín de Antropología*. **24** (41): 283-305.
- Rojas, S. & Montejo, F.** (2006). Manejo del espacio y aprovechamiento de recursos en la depresión momposina. *Bajo Río*

- San Jorge. En *Agricultura ancestral, camellones y albarra-  
das. Contexto social, usos y retos del pasado y del presente*.  
Francisco Valdéz (editor). Coloquio Agricultura prehispa-  
nica, sistemas basados en el drenaje y en la elevación de  
los suelos cultivados. p. 81-92. Quito: Ediciones Abya Yala.
- Román, G.** (1985). Primera campaña de investigación arqueoló-  
gica y prehispánica en el municipio de Necoclí. Medellín:  
Universidad de Antioquia.
- Salgado, H.** (1986). Asentamientos prehispánicos en el norocci-  
dente del Valle del Cauca. Bogotá: Fundación de Investiga-  
ciones Arqueológicas Nacionales - Banco de la República.  
p. 160.
- Sánchez, C.** (2007). *Economía y sociedad prehispánica: el uso  
de la tierra en el Alto Magdalena*. Bogotá: Fundación de  
Investigaciones Arqueológicas, Banco de la República.
- Santos, G.** (1989). Las etnias prehispánicas y de la conquista en  
la región de Urabá. *Boletín de Antropología*. 6 (22 Edición  
especial): 1-118.
- Vélez, L.G.** (2011). *Urabá prohibido para América: Abya Yala.  
Proa al golfo... rumbo Pisisí!* Diseño Editorial Ltda.  
Bogotá. p. 156.

## A review of accelerator-based searches for Neutral Long-Lived Particles

### Una revisión de las búsquedas de partículas neutras de larga vida de experimentos basados en aceleradores

✉ Marta Losada

Division of Science, New York University Abu Dhabi, Saadiyat Island, Abu Dhabi, UAE

Possession article for admission as a member corresponding to the  
*Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*

#### Abstract

In this paper we present the current status of searches for neutral long-lived particles. The basic formalism that allows the determination of the number of expected long-lived particles is presented. Heavy neutral leptons can be a type of long-lived particles. The main observational motivations for the existence of heavy neutral lepton is covered as well. A summary of the main results from both collider searches and fixed target/beam dump experiments is presented. The outlook for next generation experiments and their impact on the parameter space of coupling strength and mass of heavy neutral leptons is also discussed.

**Keywords:** Long-lived particles; collider searches; fixed target meson decays; heavy neutral leptons.

#### Resumen

En este artículo se presenta una revisión de la búsqueda de partículas neutras con tiempo de vida largos. El formalismo esencial que determina el número de partículas con tiempos de vida largos se presenta. Leptones neutros pesados pueden ser un tipo de partícula con tiempo de vida largo. Un resumen de los resultados principales de búsquedas de colisionadores y de blanco fijo son presentados. Se discute también la nueva generación de experimentos y su impacto en el espacio de parámetros relevante de la intensidad de acoplamiento y masa de los leptones neutros pesados.

**Palabras clave:** partículas de larga vida; búsquedas de colisionadores; decaimientos de mesones en blancos fijos; leptones neutros pesados.

#### Introduction

The Large Hadron Collider (LHC) has been in the 21st century the ultimate high energy physics machine. It can operate as a proton-proton collider and it delivered up to 2018  $147 \text{ fb}^{-1}$  integrated luminosity, Aad, *et al.* (2019a). The success of the LHC is overwhelming with the discovery of the Higgs boson in 2012, Chathrchya, *et al.* (2012), Aad, *et al.* (2012). As a result of Run I, with full luminosity, a precise measurement of the Higgs boson mass of,  $m_h = 125.09 \pm 0.21 \text{ (stat)} \pm 0.11 \text{ (sys)} \text{ GeV}$  was obtained, and the production modes were also confirmed to be essentially Standard Model (SM)-like, Aad, *et al.* (2015). The focus of Run II was the measurement of the Higgs boson couplings, to gauge bosons, quarks and leptons, another fantastic achievement of the LHC machine and experiments, Aad, *et al.* (2016). In addition, at the increased center of mass energy

of Run II (13 TeV), very exhaustive and relevant electro-weak measurements were performed confirming once again the SM predictions, Aaboud, *et al.* (2019c), Sirunyan, *et al.* (2019a).

There are, however, very strong motivations for searching for new physics at the LHC and other experiments, as the SM cannot provide adequate solutions to fundamental questions such as: dark matter, neutrino masses, matter-antimatter asymmetry, etc.

Dedicated searches have been performed for direct production of dark matter, supersymmetry, and many other exotic searches of extensions of the SM. Up until now

#### Corresponding autor:

Marta Losada; malosada@uan.edu.co

Received: June 16, 2019

Accepted: October 7, 2019

Editor: María Elena Gómez

exclusions on significant regions of parameter space for the Beyond the Standard Model (BSM) models invoked to solve the aforementioned problems have been established, see references, **Aaboud, et al.** (2019d), **Sirunyan, et al.** (2019b) for the exclusion plots.

An intriguing possibility of BSM physics are long-lived particles (LLPs). The theoretical motivations for these LLPs arise from various type of models including: Supersymmetric-like models, or Gauge, Higgs, Neutrino, Vector, Axion portals. These portals or dark-sides are essentially the mechanism in which a specific SM particle will couple with the particle content of the dark side. Typically, they are weakly coupled and/or there are available ranges of mass that allow them to have long life times, **Alimena, et al.** (2019), **Lee, et al.** (2019).

In this case the main issues associated to the production and decay of LLPs are:

- Small number of events
- Novel decay signatures requiring a significant deviation from standard analyses
- Modified Background contributions

Long-lived particles can be neutral or charged (electromagnetically or coloured). However, the only way to directly detect a neutral LLP is through its decay products. A recent effort has been made to determine possible complementary experiments and analyses that could also be performed to detect LLPs in the still available regions of parameter space. This includes new detectors strategically located with respect to the interaction points (IP) of the LHC detectors hoping to cover even longer decay lengths of the candidate LLPs, as well as, new fixed target and beam dump experiments. We focus on the case of neutral LLPs that are weakly interacting in this paper.

The main purpose of this article is to review the recent results and current status of experimental results from accelerator-based experiments, i.e. the LHC experiments and other currently running fixed target and/or beam dump experiments. In addition, a summary of the proposals for future experiments sensitive to LLPs is presented, **Beacham, et al.** (2019)].

The paper is organized as follows. Section 1 describes the main observational motivations for a specific type of possible LLP, the so-called heavy neutral leptons. Section 2 briefly presents the main aspects to be considered for the analysis of LLPs production and decays, specializing to a production mode via a parent particle for clarity and in order to show the specific details of the exclusion regions in parameter space. Section 3 reviews the main results from Run II at the LHC experiments as well as the latest constraints from fixed target or beam dump experiments. Section 4 focuses on the outlook on a 10 to 15-year time-scale of new experiments or detectors that can increase the reach and sensitivity to LLPs. In section 5 we present the main conclusions.

## 1. Observational motivations for the existence of Heavy Neutral Leptons

We now detour briefly to consider current experimental observations that provide well motivated reasons for the existence of additional sterile states in addition to the Standard Model particle content.

**Models of neutrino masses.** Solar, atmospheric and reactor neutrino experiments all indicate the existence of non-zero neutrino masses **Esteban** (2017). Theoretical motivations for generating neutrino masses include diverse extensions of the Standard Model, such as incorporating sterile neutrinos, Dirac or Majorana, invoking a left-right asymmetry, grand unified theories and many more models, for a review see **Hernandez** (2015).

We consider the simplest extension of adding sterile neutrinos and recognizing the impact of the additional terms in the Lagrangian due to the presence of these new sterile states, **Majorana** (1937).

The Lagrangian is given by, **Majorana** (1937):

$$\mathcal{L} = \mathcal{L}_{SM} - \sum_{i=1}^{n_R} \bar{l}_L^\alpha Y^{\alpha i} \tilde{\Phi} \nu_R^i - \sum_{j=1}^{n_R} \frac{1}{2} \bar{\nu}_R^{jc} M_N^{ij} \nu_R^j + h.c. \quad (1)$$

Where, in addition to the Standard Model term, the second term is a Yukawa-type coupling between the sterile state, the left-handed lepton doublet and the Higgs boson. The third term is a mass term for the right-handed neutrino. Given this structure of the terms in the Lagrangian, a mixing between active and sterile neutrinos is now present.

One of the main aspects of course is the generation of masses for the left-handed neutrinos. On the other hand, charged and neutral currents containing neutrinos are now modified by the presence of this active-sterile mixing. The consequences of this modification of the currents is explored in detail in the accelerator-based experiments described below. Additionally, the Higgs invisible branching ratio to neutrino states is modified. There exist new additional phases in the lepton sector of the Standard Model when the additional sterile neutrinos are Majorana particles.

**Leptogenesis.** Another exciting possibility that is viable upon the introduction of extra sterile neutrinos states, is the dynamical generation of the matter - antimatter asymmetry that is observed in the Universe. **Fukugita and Yanagida** (1986), FY, were the first to propose the possibility of producing leptogenesis via lepton number violating decays of the right-handed neutrinos in a CP violating way in the backdrop of the expanding Universe. The net lepton asymmetry is then converted to a baryon asymmetry via rapid B-L conserving sphaleron processes before the electroweak phase transition occurs in the early Universe. Thus, fulfilling the necessary conditions formulated by Sakharov for producing dynamically the matter-antimatter asymmetry. Typically, the right-handed neutrinos are quite massive, on the order of  $10^{10}$  GeV in mass, with order (1) couplings. The mechanism of FY has undergone exhaustive



investigations and significant variants have been identified—see references **Davidson, et al.** (2008), **Nardi, et al.** (2006), **Abada, et al.** (2006), Bhupal et al (2018). One of the most interesting variants proposed by Akhmedov, Rubakov and Smirnov, **Akhmedov, et al.** (1998 ) relies on generating the asymmetry via oscillations in the right handed neutrino sector, this coupled with flavor effects (whose relevance was determined in the works of **Nardi, et al.** (2006) and **Abada, et al.** (2006), can provide an alternative mechanism for leptogenesis with sterile neutrinos on the order of the MeV-GeV scale, **Drewes, et al.** (2018), **Shaposhnikov, M** (2008), **Hernandez, et al.** (2016). It is out of the scope of this paper to detail the mechanism and results of leptogenesis but suffice it to say that one of the main features is that the range of masses and mixings of the sterile states now lies within the range of accessibility of current and proposed experiments unlike the case of the FY-inspired models. This makes the search for these new heavy neutral leptons all the more exciting. The additional CP phases in the lepton sector are also a crucial ingredient for the mechanism to work and can provide novel signatures at experiments.

**Dark matter.** Observational astrophysics provides the main justification for the existence of dark matter **Zwicky** (1933). The particle physics interpretation of dark matter requires the existence of very weakly interacting particles that exist in the Universe, **Bergstrom** (2012). Sterile neutrinos of a given mass and couplings are still a viable solution to the dark matter problem **Boyarsky, et al.** (2012).

We do not delve into the details of this but simply state that in order to solve neutrino masses, leptogenesis and dark matter a minimum of three sterile neutrinos is required **Asaka, et al.** (2005). Two of these right-handed neutral leptons must be much heavier than the sterile neutrino that provides a solution to the dark matter abundance in the Universe.

## 2. Basics of LLP production and decay

There have been many searches for heavy neutral leptons over the last decades, figure 1 is a schematic representation of the reach in the relevant parameter space of a series of experiments that have carefully deployed searches for these extra particles, either via fixed target experiments, beam dump or collider experiments. For the fixed target/beam dump experiments the mass of the decaying hadron defines the energy reach, for colliders it is defined by the center of mass energy.

At colliders, the LLPs can be produced via one of the following processes: resonance, pair production, parent decay, Higgs boson decay, charged current. This is the case of the energy frontier in which it is through the direct production or parent particle production which is of a large mass that the sensitivity to LLP production is reached.

There are several scenarios for the decay of the LLP:

- It can decay to SM particles in the detector (analysis of final states)

- Its decay length can exceed the detector volume (missing energy )

On the other hand, in the intensity frontier, the aim is for larger rates with less backgrounds, although limited in energy reach. For fixed target /beam dump experiments long lived particles will be produced in the leptonic or semileptonic decays of mesons produced by the impinging protons. The mass of these mesons defines the maximum energy reach. In this case the LLP options are:

- It can decay before or in the detector to SM particles
- Its decay length can be larger than the detector region (missing energy)
- It can scatter with the shielding before the detector

**Production.** The total number of expected events with a heavy neutral lepton, HNL, decaying to SM particles is given by:

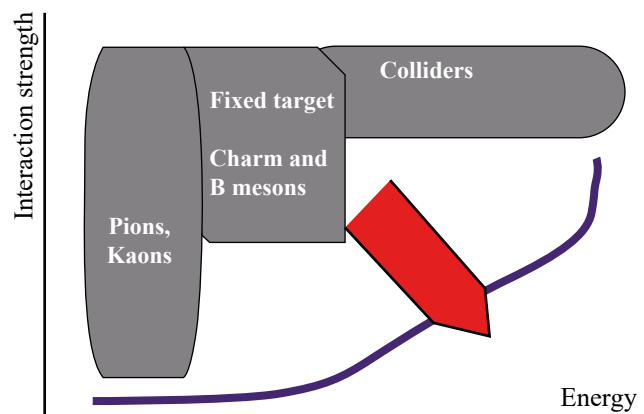
$$N^{\text{expected}} = L \int d\sigma \times \text{BR}(\text{parent particle} \rightarrow \text{LLP}) \times \text{BR}(\text{LLP} \rightarrow \text{SM}) \times P_N \times \epsilon_{\text{geo}} \quad (2)$$

Where L is the total integrated luminosity,  $d\sigma$  the differential cross section, and the branching ratios from the parent particle to the LLP and from the LLP to the SM particles.  $P_N$  is the probability that the decay will occur within the detector volume, a measure of longitudinal acceptance, and  $\epsilon_{\text{geo}}$  is the geometrical acceptance.

It is then crucial to enhance the number of observed events considering the strong dependence on the size of the detector, the location with respect to the production of the LLP and the particle identification of the decay products.

We take as an example the case of Heavy Neutral Leptons. Depending on the production process the cross section that produces the LLP must be determined.

Consider the simple model of the Standard Model plus one right-handed neutrino given by the Lagrangian in eq. (1), presented in Section 1.



**Figure 1.** Schematic representation of exclusion regions from collider and fixed target/beam dump experiments in the plane of interaction strength versus energy associated to the LLP. The goal of new experiments is to continue to explore the rest of parameter space

The LHC is a W boson factory, with an integrated luminosity of 3000 fb<sup>-1</sup>, on the order of 10<sup>11</sup> W bosons are expected to be produced from pp collisions. We consider the case of  $M_N < m_W$ . In this case the production of HNLs from W boson decay is flavor dependent. Instead the production via Z or H decay is flavor independent. Figure 2 shows the branching ratio of the gauge bosons W, Z and the Higgs boson to the HNL, N. in the case of the simplest model of the SM plus one HNL, N.

Alternatively, the HNL can be produced at fixed target/beam dump experiments from pions, kaons or charm and B meson decays,  $M \rightarrow Nl$ , or  $M' \rightarrow MNl$ .

**Decay.** In both cases, collider and fixed target experiments, the produced heavy neutral lepton will then decay. In the case of HNLs produced by mesons the maximum mass of the N is given by the kinematic limit. The decay of the HNL, once again is mainly into leptonic or semileptonic final states and can be lepton number conserving or not. The lifetime will scale as, **Gronau, et al.** (1984):

$$\tau \sim G_F^{-2} M_N^{-5} |V|^2$$

In the case of colliders, for masses in the range 5 GeV-30 GeV the produced HNL can be long-lived and decay a measurable distance from the interaction point (IP). The smaller the mass and the mixing angle the longer the lifetime and decay length. The distance it travels is given by,

$$L = \beta \gamma c \tau_N / M_N$$

As long as  $V^2$  is small enough (on the order of 10<sup>-6</sup>), for the range of masses we are interested in (5-30GeV), the lifetime and decay length will be large enough to be able to detect the particle. The probability that the LLP will decay in a specific detector volume is given by

$$P_N = \exp(-D_1/L) - \exp(-D_2/L)$$

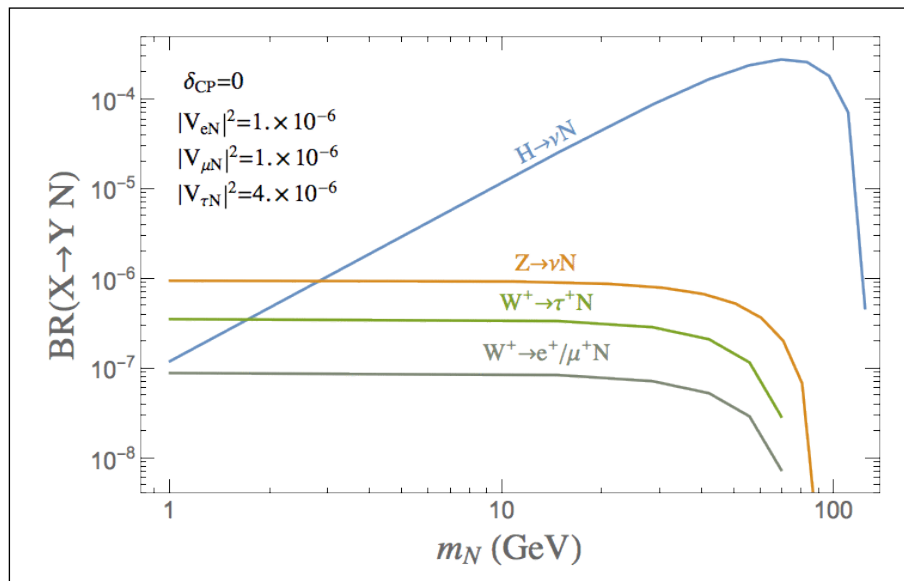
Where  $D_1$  and  $D_2$  are given by the location and size of the detector with respect to the production point, **Gronau, et al.** (1984). The relevant point is that for as a function of the decay length L, and the values of  $D_1$  and  $D_2$  it is possible to define a longitudinal acceptance of the detector.

**Signatures.** One of the characteristics of LLPs are their distinctive signatures in colliders that include: disappearing tracks, displaced multitrack vertices, displaced leptons, lepton-jets or lepton pairs, displaced and emerging jets, etc.

Although the HNL will decay to SM particles, the precise signatures will be different than the standard signatures expected at collider experiments. HNLs can produce displaced vertices, one of the key smoking gun signatures. At the secondary vertex the HNL decays to SM particles. However, in the case of colliders the precise features of the decay, no originating track for charged leptons and quarks, the low momentum of the outgoing particles, the small angle between the decay products if the HNL is highly boosted, etc make triggering and particle identification an important challenge.

If the HNL is a Majorana particle its decays can be lepton number conserving (LNC) or lepton number violating (LNV). There are two distinctive final states when the HNL decays after production through a W. First, consider the final state of dilepton and 2 jets. In this case, the mass of HNL can be fully reconstructed from the particles emanating from the displaced vertex. The leptons can be opposite sign (LNC) or same sign (LNV). The other final state to consider is a trilepton with missing energy, in this case the mass of the HNL cannot be fully reconstructed.

There are clear challenges for these signatures of the decay related to: displaced vertex reconstruction, track reconstruction efficiency, trigger acceptance and thresholds, background estimation and understanding.



**Figure 2.** Branching ratios of W,Z and H bosons to the heavy neutral lepton N in the SM+ 1 N model

**Background.** For the signatures mentioned in the previous section the main backgrounds are provided by: random track crossings, delayed decays of SM particles, cosmic rays, hadronic interactions, etc.

The cosmic ray and the decays from boosted SM particles are reducible backgrounds that can be effectively reduced with appropriate cuts (reconstructed mass, angular separation, pseudo-rapidity). For the random track crossing a tight lepton id requirement and timing window with respect to bunch crossing is effective.

### 3. Summary of main recent results

There have been some results of searches on the context of HNLs performed at colliders and fixed target experiments that we summarize in this section.

ATLAS has performed a search for heavy neutral leptons with masses below the W boson mass. It separates the analysis into two regimes depending on the promptness of the decay of the right-handed neutrinos. It focuses on fully leptonic final states, considering both lepton number conserving and lepton number violating final states.

The results present for the first time the exclusion limits on displaced decays to lepton in the inner tracker of the ATLAS detector improving existing limits by one order of magnitude **Aaboud, et al.** (2019b). For displaced decays, signal strengths up to  $2 \cdot 10^{-6}$  are excluded for mass ranges in the 4.5-10 GeV range.

Both ATLAS and CMS have provided limits for the region of prompt decays with fully leptonic decays in the final state. The main consequence is a small increment in the exclusion limit with respect to the mixing angle for the range of masses explored by the LEP experiments and an increase in the mass exclusion limit for larger masses that the range covered by LEP, **Sirunyan, et al.** (2018), **Aaboud, et al.** (2019b). ATLAS excludes coupling strengths larger the  $4 \cdot 10^{-5}$  for the mass range 10 – 50 GeV. CMS has excluded signal intensities between  $1.2 \cdot 10^{-5}$  and 1,8 for masses between 1 GeV and 1.2 TeV.

1. Over the last few decades there have been a plethora of experiments that have studied rare decays of pions, kaons and charmed mesons **Bernardi, et al.** (1988), **Vaitaitis, et al.** (1999), **Bergsma, et al.** (1986), **Vilain, et al.** (1995), **Badier, et al.** (1986), **Artamonov, et al.** (2015), **Baranov, et al.** (1993), **Cooper-Sarkar, et al.** (1986), **Gallas, et al.** (1995), **Astier, et al.** (2001), **Aaji, et al.** (2017), **Aguilar-Arevalo, et al.** (2015), **Abreu, et al.** (1997), **Adriani, et al.** (1992), **Achard, et al.** (2001), **Aad, et al.** (2015), **Khachatryan, et al.** (2015). All of these experiments have produced an exclusion region in the  $|V|^2$  versus  $M_N$  plane.

**PIENU.** PIENU is a high precision experiment of rare decays at TRIUMF. Its focus is measuring lepton flavour universality in pion decays. This recent experiment has searched for peaks in the distribution of pion decays, from stopped pions of a pion beam of 75-MeV, increasing the exclusion limit below the pion mass in the range of mixing

angle of the right-handed neutrino with the electron neutrino. The improvement factors in the exclusion are approximately an order of magnitude in the mixing angle with respect to previous searches in the same low mass  $M_N$  range.

**NA62.** More recently, NA62, a fixed target experiment running at CERN, has produced two relevant results in the search of HNLs, **Lazzeroni, et al.** (2017), **Cortina Gil, et al.** (2019). This fixed target experiment copiously produces kaons. Thus, it provided an ideal setting for exploring the existence of HNLs in kaons decays. A recent result is the study of  $K \rightarrow N 1$  process, increasing the exclusion region. In addition, NA62 has searched for LNC and LNV violating decays of kaons. A new limit is set on the branching ratios:

$$\begin{aligned} \mathcal{B}(K^+ \rightarrow \pi^- e^+ e^+) &< 2.2 \times 10^{-10} \\ \mathcal{B}(K^+ \rightarrow \pi^- \mu^+ \mu^+) &< 4.2 \times 10^{-11} \end{aligned} \quad (3)$$

In addition to target mode, NA62 can also run beam dump mode producing D and B mesons that can then decay via the weak interactions to HNLs. The projected run for 2021-2023 could then set an improvement of bound obtained from the CHARM experiment of close to one order of magnitude.

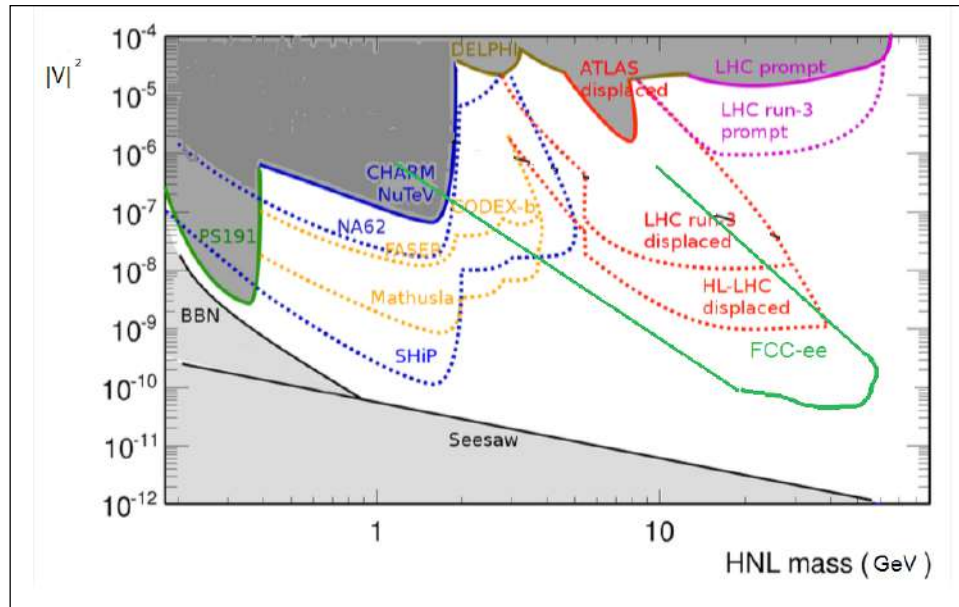
**Heavy ion collisions.** Recently, a new analysis has been put forward that studies the case of searching for HNLs in heavy ion collisions at the LHC, **Drewes, et al.** (2019). The analysis considers the reach in Pb-Pb and Ar-Ar collisions versus p-p collisions in the decays of both W bosons and B meson decays. They conclude that although there is no increase in the exclusion limit in the case of W decays from heavy ion collisions versus proton-proton interactions. For the case of B meson decays in Ar-Ar collisions a significant increase of sensitivity is obtained, of two orders of magnitude in the upper bound of the mixing angle.

The HL-LHC upgrade will provide new opportunities to search for HNLs, although with some increased challenges in terms of the possible increased backgrounds for existing detectors CMS, ATLAS and LHCb, **Alimena, et al.** (2019).

### 4. New proposals for extending LLP searches

There are several recent proposals that have been made to increase the reach of the search for LLPs. Here we consider a few of them in detail, the reach in terms of exclusion plot for all is summarized in figure 3 in the plane of mixing angle squared versus right-handed neutrino mass.

**FASER.** FASER is a proposal that was approved in March 2019 to place a detector in the forward direction of an interaction point (IP) of the LHC (480m) and take advantage of the particles that are copiously produced due to the inelastic scattering, Ariga et al (2018), Feng et al (2018). These particles are mainly mesons that can decay to the LLP, as in the fixed target experiments. The detector is some distance away from the interaction point such that for long decay lengths the probability of actual decay of the LLP occurring in the detector will be enhanced. The main advantage are the negligible backgrounds and specially designed triggers sensitive to low momentum particles



**Figure 3.** Exclusion plots of current and future experiments in the plane of mixing angle versus HNL mass. Adapted from previous plots to illustrate the reach of future searches. In gray the current bounds from experiments referenced in the text

unlike the decays occurring within main LHC detectors. Figure 3 summarizes the reach of FASER in the relevant parameter space.

**MATHUSLA.** Mathusla is a modular large surface detector of dimensions 200x200x20 m<sup>3</sup> that would be located directly above an LHC interaction point, *Curtin, et al.* (2018). The main search is for neutral LLPs that are produced at the LHC IP but have long lifetimes, thus producing a very displaced vertex in the Mathusla detector. In addition, unlike the LHC detectors it would have a small background, can have triggers that are specifically designed for the resulting kinematics of the decay process and in some region of parameter space have a larger acceptance. The strength of the proposal is the combination of the energy frontier of the LHC with a dedicated LLP detector. The detector is essentially a tracker, with good timing resolution that can distinguish the main background, coming from cosmic rays, from the signal. This signal is essentially two well separated charged particles originating from a displaced vertex. The particles can be quarks, gluons or charged leptons.

**SHiP.** The SHiP experiment is proposed in the Beam Dump Facility at CERN, with on the order of 2x10<sup>20</sup> protons delivered on target over a 5 year period, *Alekhin, et al.* (2015). As a result, large amounts of D and B mesons will be produced which can then decay to the HNL. The subsequent decay on the HNL will be detected with a spectrometer and calorimeters and muon detectors for particle identification. The spectrometer will have the capability of reconstructing the corresponding decay vertex.

**FCC-ee.** Among the proposals for future colliders an option is the FCC-ee, *Blondel, et al.* (2016). This facility is a high-luminosity, high-precision e<sup>+</sup>e<sup>-</sup> circular collider

envisioned in a new 80-100 km tunnel in the Geneva area, with a centre-of-mass energy from 90 to 400 GeV. At the Z peak, the design luminosity would be 4.6 x 10<sup>36</sup> cm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, while for HZ production the luminosity would be 1.6 x 10<sup>35</sup> cm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

Figure 3 presents the current and future exclusion limits of the diverse collider and fixed target /beam dump experiments that have been discussed in this paper. The exclusion lines for future experiments assume mixing with only one right-handed neutrino and zero background.

It is quite impressive to see the enormous coverage of current allowed parameter space, in the |V|<sup>2</sup>- M<sub>N</sub> plane, that can be achieved through these experimental efforts. NA62 and LHC experiments currently provide the strongest constraints for masses above the kaon mass scale, placing upper bounds on the mixing angle squared on the order of 10<sup>-7</sup> for masses below the D-meson mass and at most 2 10<sup>-6</sup> for the displaced vertex mass range 5-10 GeV.

## 5. Conclusions

The possibilities of discovering new physics that is given by weakly interacting long lived particles has been discussed in the context of accelerator-based experiments. For the case of heavy neutral leptons over many decades a wide variety of experiments have provided exclusion regions in the parameter space of the active-sterile mixing angle and the mass of the HNL. Without a doubt, a number of exciting experiments and new proposals are sensitive to discovering LLP both in the energy frontier and the intensity frontier. SHiP will provide more than two orders of magnitude increased sensitivity to the mixing angle squared compared to NA62, for M<sub>N</sub> in the range 1-2 GeV. FCC-ee could also

provide a two order of magnitude improvement in the mixing angle upper bound for masses of the right-handed neutrino in the range 10-30 GeV, compared to the LHC reach of displaced vertices. The prospects we have discussed can extend the sensitivity reach over more than one or two orders of magnitude for a specific range of masses of the new particles. For the novel signature of a displaced vertex the proposals consider setups to have none or very small backgrounds compared to the LHC.

### Conflict of interest

None to declare

### References

- Aaboud, M., et al.** (2019c). ATLAS CN, Observation of electroweak WZ boson pair production in association with two jets in  $\sqrt{s} = 13$  TeV with the ATLAS detector,” Phys. Lett. B 793, 469 (2019). doi:10.1016/j.physletb.2019.05.012
- Aaboud, M., et al.** (2019d). ATLAS Collaboration, [https://atlas.web.cern.ch/Atlas/GROUPS/PHYSICS/CombinedSummaryPlots/EXOTICS/ATLAS\\_Exotics\\_Summary/ATLAS\\_Exotics\\_Summary.png](https://atlas.web.cern.ch/Atlas/GROUPS/PHYSICS/CombinedSummaryPlots/EXOTICS/ATLAS_Exotics_Summary/ATLAS_Exotics_Summary.png), accessed Sept 30, 2019.
- Aad, G., et al.** (2019a). ATLAS CN, The ATLAS collaboration, Luminosity determination in  $\sqrt{s} = 13$  TeV using the ATLAS detector at the LHC, ATLAS-CONF-2019-021.
- Aad, G., et al.** (2012). ATLAS CNATLAS Collaboration, Observation of a new particle in the search for the Standard Model Higgs boson with the ATLAS detector at the LHC,” Phys. Lett. B 716, 1 (2012). doi:10.1016/j.physletb.2012.08.020
- Aad, G., et al.** (2015). ATLAS and CMS CN, ATLAS and CMS Collaborations, Combined Measurement of the Higgs Boson Mass in pp Collisions at  $\sqrt{s} = 7$  and 8 TeV with the ATLAS and CMS Experiments,” Phys. Rev. Lett. 114, 191803 (2015). doi:10.1103/PhysRevLett.114.191803
- Aad, G., et al.** (2016). ATLAS and CMS CN, ATLAS and CMS Collaborations, Measurements of the Higgs boson production and decay rates and constraints on its couplings from a combined ATLAS and CMS analysis of the LHC pp collision data at  $\sqrt{s} = 7$  and 8 TeV,” JHEP 1608, 045 (2016). doi:10.1007/JHEP08(2016)045
- Aad, G., et al.** (2015). ATLAS Collaboration Search for heavy Majorana neutrinos with the ATLAS detector in pp collisions at  $\sqrt{s} = 8$  TeV - JHEP 1507 (2015) 162 arXiv:1506.06020 [hep-ex] CERN-PH-EP-2015-070
- Aad, G., et al.** (2019b). ATLAS Collaboration, Search for heavy neutral leptons in decays of  $W$  bosons produced in 13 TeV  $\sqrt{s}$  collisions using prompt and displaced signatures with the ATLAS detector, arXiv:1905.09787 [hep-ex].
- Aaij R, et al.** (2017). LHCb Collaboration Search for massive long-lived particles decaying semileptonically in the LHCb detector - Eur.Phys.J. C77 (2017) no.4, 224 arXiv:1612.00945 [hep-ex] CERN-EP-2016-283, LHCb-PAPER-2016-047
- Abada A, Davidson S, Josse-Michaux FX, Losada M, Riotto A.** (2006). Flavor issues in leptogenesis, JCAP 0604, 004 (2006). doi:10.1088/1475-7516/2006/04/004.
- Abreu, P., et al.** (1997). DELPHI Collaboration Search for neutral heavy leptons produced in Z decays - Z.Phys. C74 (1997) 57-71, Erratum: Z.Phys. C75 (1997) 580 CERN-PPE-96-195.
- Achard, P., et al.** (2001). L3 Collaboration Search for heavy isosinglet neutrino in  $e^+e^-e^+e^-$  annihilation at LEP - Phys. Lett. B517 (2001) 67-74 hep-ex/0107014 CERN-EP-2001-045.
- Adriani, O., et al.** (1992). L3 Collaboration Search for isosinglet neutral heavy leptons in Z0 decays - Phys.Lett. B295 (1992) 371-382 CERN-PPE-92-164
- Aguilar-Arevalo A, et al.** (2015). PIENU Collaboration, Phys. Rev. Lett. 115 (2015) 071801.
- Akhmedov E Kh, Rubakov VA, Smirnov AYu.** (1998). Baryogenesis via neutrino oscillations Phys.Rev.Lett. 81 (1998) 1359-1362 hep-ph/9803255 IC-98-22, INR-98-14-T
- Alehkin S., et al.** (2015). A facility to Search for Hidden Particles at the CERN SPS: the SHiP physics case, Rept. Prog. Phys. 79 (2016) 124201, [1504.04855].
- Alimena J., et al.** (2019). The LHC Long-Lived Particle Community, Searches for long-lived particles beyond the Standard Model at the Large Hadron Collider, <http://arxiv.org/abs/1903.04497>
- Ariga A., et al.** (2018). FASER collaboration, FASER’s Physics Reach for Long-Lived Particles, arXiv:1811.12522.
- Artamonov A.V., et al.** (2015). E949 Collaboration, Search for heavy neutrinos in  $K^+ \rightarrow \mu^+ \nu H K^+ \rightarrow \mu^+ \nu H$  decays - Phys.Rev. D91 (2015) no.5, 052001, Erratum: Phys. Rev. D91 (2015) no.5, 059903 arXiv:1411.3963 [hep-ex] FERMILAB-PUB-14-609-E
- Asaka T, Shaposhnikov M.** (2005). The nuMSM, dark matter and the baryon asymmetry of the Universe, Phys.Lett. B620 (2005) 17-26.DOI: 10.1016/j.physletb.2005.06.020
- Astier, P., et al.** (2001). NOMAD Collaboration Search for heavy neutrinos mixing with tau neutrinos - Phys.Lett. B506 (2001) 27-38 hep-ex/0101041 CERN-EP-2001-005
- Badier, J., et al.** (1986). NA3 Collaboration Direct Photon Production From Pions and Protons at 200- $\{GeV\}/cc$  - Z.Phys. C31 (1986) 341 CERN-EP-85-200
- Baranov, S.A., et al.** (1993). Search for heavy neutrinos at the IHEP-JINR neutrino detector - Phys.Lett. B302 (1993). 336-340 JINR-P1-92-494
- Beacham, J., et al.** (2019), Physics Beyond Colliders at CERN: Beyond the Standard Model Working Group Report, arXiv:1901.09966 [hep-ex].
- Bergsma, F., et al.** (1986), CHARM Collaboration A Search for Decays of Heavy Neutrinos in the Mass Range 0.5- $\{GeV\}$  to 2.8- $\{GeV\}$  - Phys.Lett. 166B (1986) 473-478 CERN-EP-85-190Bergstrom (2012), Bergstrom, L., Dark Matter Evidence, Particle Physics Candidates and Detection Methods, Annalen Phys. 524 (2012) 479-496.
- Bernardi, G., et al.** (1988). Further Limits On Heavy Neutrino Couplings - Phys.Lett. B203 (1988). 332-334 CERN-EP/87-23.
- Blondel, A., et al.** (2016). FCC-ee study Team collaboration, Search for Heavy Right Handed Neutrinos at the FCC-ee, Nucl. Part. Phys. Proc. 273-275 (2016). 1883-1890, [1411.5230].
- Bhupal, D.P.S., et al.** (2018), Flavor effects in leptogenesis Int.J.Mod.Phys. A33 (2018). 1842001 arXiv:1711.02861 [hep-ph] and references therein.

- Boyarsky, A., Ruchyarsky, O., Shaposhnikov M.** (2009), The role of sterile neutrinos in cosmology and astrophysics, *Ann.Rev.Nucl.Part.Sci.* 59 (2009) 191-214.
- Chatrchyan, et al.** (2012). CMS CN, CMS Collaboration, observation of a new boson at a mass of 125 GeV with the CMS experiment at the LHC, *Phys. Lett. B* 716, 30 (2012). doi:10.1016/j.physletb.2012.08.021
- Cooper-Sarkar, A.M., et al.** (1986). WA66 Collaboration Search for Heavy Neutrino Decays in the {BEBC} Beam Dump Experiment - *Phys.Lett.* 160B (1985) 207-211 CERN-EP-85-104.
- Cortina Gil, E., et al.** (2019). NA62 collaboration, Searches for lepton number violating  $K^+ \rightarrow \mu^+ \nu_\mu$  decays,” arXiv:1905.07770 [hep-ex.]
- Curtin, D., et al.** (2018). Long-Lived Particles at the Energy Frontier: The MATHUSLA Physics Case, arXiv:1806.07396.
- Davidson S., Nardi E., Nir Y.** (2008). Leptogenesis -. *Phys.Rept.* 466 (2008) 105-177 arXiv:0802.2962 [hep-ph]
- Drewes M., et al.** (2018). ARS Leptogenesis - *Int.J.Mod.Phys. A33* (2018) no.05n06, 1842002 arXiv:1711.02862 [hep-ph]
- Drewes M., Giammanco A., Hajer J., Lucente, M.** (2019). Long Lived Particles Searches in Heavy Ion Collisions at the LHC, arXiv:1905.09828 [hep-ph].
- Esteban, I., et al.** (2017). Updated fit to three neutrino mixing: exploring the accelerator-reactor complementarity, *JHEP* 1701 (2017) 087, doi:10.1007/JHEP01(2017)087
- Feng, J.L., et al.** (2018). ForwArd Search ExpeRiment at the LHC, *Phys. Rev. D* 97 (2018) 035001, [1708.09389].
- Fukugita, M. and Yanagida, H.** (1986). Baryogenesis Without Grand Unification - *Phys.Lett.* B174 (1986) 45-47 RIFP-641.
- Gallas, E., et al.** (1995). FMMF Collaboration Search for neutral weakly interacting massive particles in the Fermilab Tevatron wide band neutrino beam - *Phys.Rev. D* 52 (1995) 6-14.
- Gronau M., Leung C.N., Rosner, J.** (1984). Extending limits on neutral heavy leptons, *Phys. Rev. D* 29, 1984, 2539.
- Hernandez, P.** (2015). Neutrino Physics, CERN Yellow Report CERN 2015-005, pp 85-142.
- Hernandez P., Kekic M., Lopez-Pavon J., Racker J., Salvado J.** (2016). Testable Baryogenesis in Seesaw Models, *JHEP* 1608 (2016) 157 arXiv:1606.06719 [hep-ph].
- Khachatryan V., et al.** (2015). CMS Collaboration Search for heavy Majorana neutrinos in  $\mu^\pm \mu^\pm \mu^\pm \mu^\pm$  jets events in proton-proton collisions at  $\sqrt{s} = 8$  TeV - *Phys.Lett.* B748 (2015) 144-166 arXiv:1501.05566 [hep-ex] CMS-EXO-12-057, CERN-PH-EP-2015-001.
- Lazzeroni C., et al.** (2017). NA62 Collaboration Search for heavy neutrinos in  $K^+ \rightarrow \mu^+ \nu_\mu K^+ \rightarrow \mu^+ \nu_\mu$  decays-*Phys.Lett.* B772 (2017) 712-718 arXiv:1705.07510 [hep-ex] CERN-EP-2017-114, Search for heavy neutral lepton production in  $K^+$  decays, *Phys. Lett.* B778 (2018) 137–145, [1712.00297]
- Lee L., Ohm C., Soffer A., Yu T.T.** (2019). Collider Searches for Long-Lived Particles Beyond the Standard Model, *JPPNP* 3695 (2019).
- Majorana, E.** (1937). Teoria simmetrica dell’elettrone e del positrone, *Nuovo Cim.* \{\bf 14\}, 171 (1937). doi:10.1007/BF02961314
- Nardi E., Nir Y., Racker, J., Roulet, E.** (2006). “The Importance of flavor in leptogenesis,” *JHEP* 0601, 164 (2006). doi:10.1088/1126-6708/2006/01/164.
- Shaposhnikov, M.** (2008). The nuMSM, leptonic asymmetries, and properties of singlet fermions - *JHEP* 0808 (2008) 008 arXiv:0804.4542 [hep-ph]
- Sirunyan A., et al.** (2019a). CMS CN, CMS Collaboration, Measurement of electroweak WZ boson production and search for new physics in WZ + two jets events in pp collisions at  $\sqrt{s} = 13$  TeV CMS Collaboration, *Phys.Lett.* B795 (2019) 281-307. doi: 10.1016/j.physletb.2019.05.042
- Sirunyan A., et al.** (2019b). CMS CN, CMS Collaboration, [https://twiki.cern.ch/twiki/pub/CMSPublic/SummaryPlotsEXO13TeV/EXO\\_barchart\\_Jan19.svg](https://twiki.cern.ch/twiki/pub/CMSPublic/SummaryPlotsEXO13TeV/EXO_barchart_Jan19.svg) accessed, Sept 30, 2019.
- Sirunyan A., et al.** (2018). CMS Collaboration, Search for heavy neutral leptons in events with three charged leptons in proton-proton collisions at  $\sqrt{s} = 13$  TeV,” *Phys.\ Rev.\ Lett.* \{\bf 120\}, no. 22, 221801 (2018) doi:10.1103/PhysRevLett.120.221801
- Vaitaitis U.K., et al.** (1999). NuTeV and E815 Collaborations Search for neutral heavy leptons in a high-energy neutrino beam - *Phys.Rev.Lett.* 83 (1999) 4943-4946 hep-ex/9908011 FERMILAB-PUB-99-223-E.
- Vilain P., et al.** (1995). CHARM II Collaboration Search for heavy isosinglet neutrinos - *Phys.Lett.* B343 (1995) 453-458, *Phys. Lett.* B351 (1995) 387-392 CERN-PPE-94-16801422-9. doi:10.1016/0370-2693(94).
- Zwicky F.** (1933). “Die Rotverschiebung von extragalaktischen Nebeln”, *Helvetica Physica Acta*, 6: 110-127.

# Polychaetes from the Caribbean coast of Colombia: An updated checklist and some taxonomic annotations

## Poliquetos de la costa Caribe en Colombia: una lista de chequeo actualizada y algunas anotaciones taxonómicas

✉ M. Victoria Leon<sup>1,\*</sup>, ✉ Ana Milena Lagos<sup>1</sup>, ✉ Sigmer Y. Quiroga<sup>1</sup>, ✉ Pedro R. Dueñas-Ramírez<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Grupo de Investigación MIKU, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Magdalena, Santa Marta, D.T.C.H., Colombia

<sup>2</sup> Programa de Biología Marina, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta, Colombia

### Abstract

We present an updated list of the polychaete species described for the Caribbean coasts of Colombia after a historical review of the literature. The taxonomic list includes references to the nomenclature, the synonymies, the data from the ecoregion, the habitat and the bathymetry. Based on the review, we were able to determine that up to September 2019, 51 families, 230 genera, and 293 species with scientific validity had been described for the Colombian Caribbean coast. Eunicidae is the family with the highest number of records, with a total of 33 (11.3%) species, followed by Syllidae with 23 species (7.8%) and Nereididae with 19 species (6.5%). The Tayrona ecoregion presented the greatest diversity, with 32% of species records, followed by the Magdalena ecoregion with 23.4%. Polychaetes in Colombia have been collected in natural habitats such as mangroves, seagrasses, and even as parasites and commensals of other organisms; however, about 60% of the taxonomic records correspond to organisms collected in soft and hard bottoms, mainly between 0 and 15 m deep. The descriptions and records of species on the Colombian Caribbean coast are due to the important contributions made in the 19th century by international and national researchers.

**Keywords:** Records; diversity; checklist; Polychaeta.

### Resumen

Se presenta una lista actualizada de las especies de poliquetos descritos para las costas del Caribe en Colombia con base en la revisión histórica de documentos. La lista taxonómica incluye referencias de nomenclatura, sinonimias, datos de la ecorregión, hábitat y batimetría. Mediante la revisión se pudo determinar que hasta septiembre del 2019 se han descrito 51 familias, 230 géneros y 293 especies con validez científica en la costa del Caribe en Colombia. Eunicidae es la familia con el mayor número de registros de especies, con un total de 33 (11,3 %), seguida de Syllidae, con 23 especies (7,8 %), y Nereididae, con 19 especies (6,5 %). La ecorregión Tayrona fue la que presentó la mayor diversidad, con el 32 % de los registros de especies, seguida de la ecorregión Magdalena, con 23,4 %. Los poliquetos en Colombia se han recolectado en hábitats naturales como manglares, pastos marinos e, incluso, como parásitos y comensales de otros organismos; sin embargo, cerca del 60 % de los registros taxonómicos corresponden a organismos recolectados en fondos blandos y duros, principalmente entre los 0 y 15 m de profundidad. Las descripciones y registros de especies en la costa Caribe colombiana se deben a las importantes contribuciones realizadas en el siglo XIX por investigadores internacionales y nacionales.

**Palabras clave:** registros; diversidad; lista de chequeo; poliquetos.

### Introduction

Polychaetes comprise a group of annelids (segmented worms) that possess lateral fleshy extensions or parapodia bearing several chitinous bristles or setae from which its name is derived. Although Polychaeta is paraphyletic (Struck, *et al.*, 2011; Purschke, *et al.*, 2014; Weigert, *et al.*, 2014), the term “polychaetes” is still used as a reference for taxonomic purposes (Dean, 2012; Tovar-Hernández, *et*

*al.*, 2014). Polychaetes are abundant and diverse in marine benthic environments (Seaver, 2003) where they play a critical role as part of processes such as bioturbation, recycling of nutrients, and transference of energy to upper levels in

\*Corresponding author:

M. Victoria Leon; [mvleon0221@gmail.com](mailto:mvleon0221@gmail.com)

Received: December 11, 2018

Accepted: July 4, 2019

Editor: Nestor Campos

the trophic web (Hutchings, 1998). On the other hand, they are considered as good bioindicators, especially of the contamination produced by organic matter and heavy metals (Dean, 2008).

Despite their importance, the biodiversity of polychaetes has not been completely assessed. The low sampling effort in some regions and the misidentifications made by inexperienced taxonomists make it difficult to assess with certainty the number of species and their distribution (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa, 2004; Dean, 2012). Furthermore, compiling information is a difficult task due mainly to the lack of updated checklists and the large quantity of information published in journals with a restricted or regional distribution. Colombia holds an important representation of the Polychaeta fauna recorded in the Caribbean (Miloslavich, *et al.*, 2010), and in that context, we are presenting an updated checklist of polychaetes to contribute a more accurate estimate of the number of species known in the Caribbean coast of the country.

## Materials and methods

An updated list of polychaete records for the Caribbean coast of Colombia is presented (Table 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/802/2624>). The information was gathered from 59 formal publications (scientific journals or books) including the most recent list of species (Báez & Ardila, 2003) and ecological papers. All the species names and taxonomic authorities were corroborated against the World Register of Marine Species (WoRMS) database. The checklist includes the current valid names, synonyms, bathymetric ranges, habitat, and distribution for each species. A bathymetric range of 0 to 2 meters was assigned to those species recorded from mangroves. For records based on misidentifications, a superscript number was added to the reference indicating the author(s) who corrected the identification following the numbering of table 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/802/2625>. We kept the records of genera and species complexes in the list as they were reported; their validity, taxonomic status, and the confirmation of their presence in the region could be the purpose of further studies. This checklist is based on records made before September 2019. Additionally, we are presenting tables and graphics with the cumulative number of recorded species for each ecoregion.

## Results

**Historical review of Polychaeta richness.** The former species *Mastigonereis heterodonta*, currently valid as *Nereis (Perinereis) heterodonta*, was the first and only polychaete recorded for Colombia during the 19th century (Schmarda, 1861). In the 20th century, the results of enormous oceanographic surveys, particularly the Museen von Leiden und Amsterdam (Augener, 1922; 1933a, b, c; 1934) and the Allan Hancock (Hartman, 1944) expeditions, were important contributions to the knowledge of polychaete

fauna in the Caribbean, including some records for the coast of Colombia. Also in the same century, many foreign researchers also made important contributions (Zibrowius, 1969; Southward, 1972; Fauchald, 1973; Kirsteuer, 1973; Dexter, 1974). In the late 70s and the beginning of the 80s, Colombian researchers emerged with some checklists and ecological studies (Palacios, 1978; Victoria & Pérez, 1979; Rodríguez-Gómez, 1979; Dueñas, 1981). Since then, there has been a significant increase in the knowledge of polychaete diversity (Figure 1), particularly due to the contribution of Dueñas (1999), who made almost 250 reports of polychaetes for the Caribbean coast of the country.

Laverde-Castillo & Rodríguez-Gómez (1987) compiled a list of species for the Caribbean coast of Colombia and contributed with 11 new records. Almost two decades later, Báez & Ardila (2003) made a new checklist with 35 additional records. To date, it has not been possible to establish an accurate number of species for the Caribbean coast of Colombia, which has sometimes been overestimated by the addition of species recorded from unconventional literature and the inclusion of morph-species and frequently underestimated by the omission of some records from ecological articles. A comprehensive historical review was published by Londoño-Mesa (2017).

In the last 15 years, the number of new polychaetes reports increased by almost 20% with a rate of about four new records per year. Herein we present an updated checklist of polychaetes for the Caribbean coast of Colombia until September 2019. A total of 51 families, 230 genera, and 293 species have been recorded (Table 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/802/2624>). This number does not include nine species previously recorded as cf. (Victoria & Pérez, 1979; Báez & Ardila, 2003; Lagos, *et al.*, 2018) and one species, *Neoamphitrite amphitrite*, considered questionable due to the lack of records in WORMS or in any other database. The family Eunicidae was best represented with 33 species (11.3%), followed by Syllidae with 23 species (7.8%) and Nereididae with 19 species (6.5%) (Figure 2). The family Longosomatidae was recorded in an ecology paper (Guzmán-Alvis & Solano, 1997) without mentioning a specific genus. Twenty-one species found in Colombia have been new to science, however, one has been invalidated (*Eupanthalis oculata* Hartman 1944 now *Zachsiella nigromaculata* (Grube, 1878), as it was considered a subjective synonym.

**Habitat and spatial and bathymetrical distribution.** The Caribbean coast of Colombia is divided into nine strategic ecoregions according to environmental, social, cultural, and political dimensions; six are continental, two insular, and one oceanic (Díaz & Gómez, 2000). The Tayrona ecoregion is one of the smallest in coastal extension, however, 32% of all polychaetes have been recorded there. The Magdalena ecoregion is second in richness with 23.4%, and the insular ecoregion (San Andrés and Old Providence), as well as the Guajira Ecoregion, each with 11.2% of the records,



are third (Figure 3). Polychaetes in Colombia have been found inhabiting in mangroves, seagrass, and even as parasites and commensal of sponges, ascidians, crinoids, bivalves, and other polychaetes; they have also been found in artificial substrates such as wrecks, woodpiles, concrete remains, and plastic objects. However, about 60% of the records correspond to species dwelling on soft and hard bottoms (Figure 4). Regarding the bathymetrical distribution, individuals have been recorded in depths up to 2,875 m, but most of them in the range between 0 to 15 m (Figure 5).

**Discussion**

Báez & Ardila (2003) recorded 43 families, 138 genera, and 238 species of polychaetes; our update has increased these figures to 51, 230, and 293, respectively. Even including the number of polychaete species recorded in the country's

Pacific coasts (Londoño-Mesa, 2011), the total number would be small compared to the 1,500 species recorded in México alone (Tovar-Hernández, et al., 2014), or the 1,341 species recorded in Brazil (Lana, et al., 2017). This clearly shows the need to increase the number of taxonomic studies in Colombian waters. The estimate of species richness would be more accurate if further taxonomic revisions were carried out. For example, the revision of terebellids polychaetes in Colombia (Londoño-Mesa, 2011) led to a reduction in the number of recorded genera, but the number of species records increased in about 50% (Londoño-Mesa, 2017). Likewise, there are cases of species complexes waiting to be solved such as *Neanthes acuminata* and *N. caudata* (Reish, et al., 2014), *Lumbriconereis latreilli* and *L. floridiana* (Carrera-Parra 2001), *Cirriiformia filigera* and *Timarete filigera* (Magalhães, et al., 2014), which could lead to an increase in the number of species records for Colombia.

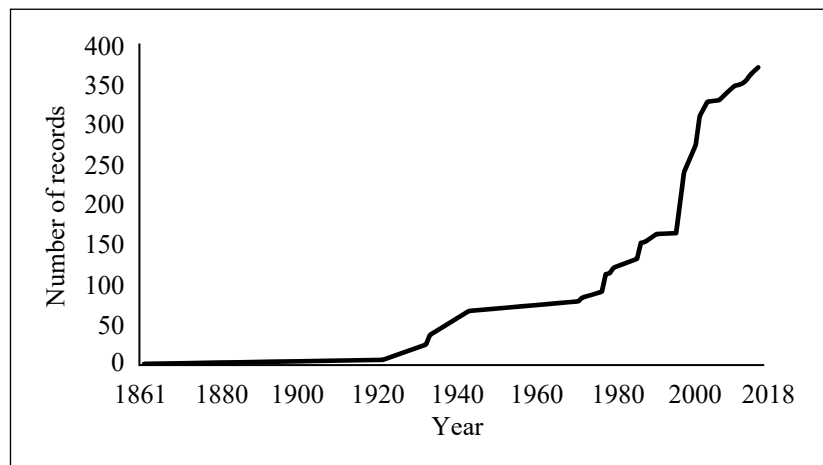


Figure 1. Cumulative curve of the number of new polychaete records along the Caribbean coast of Colombia

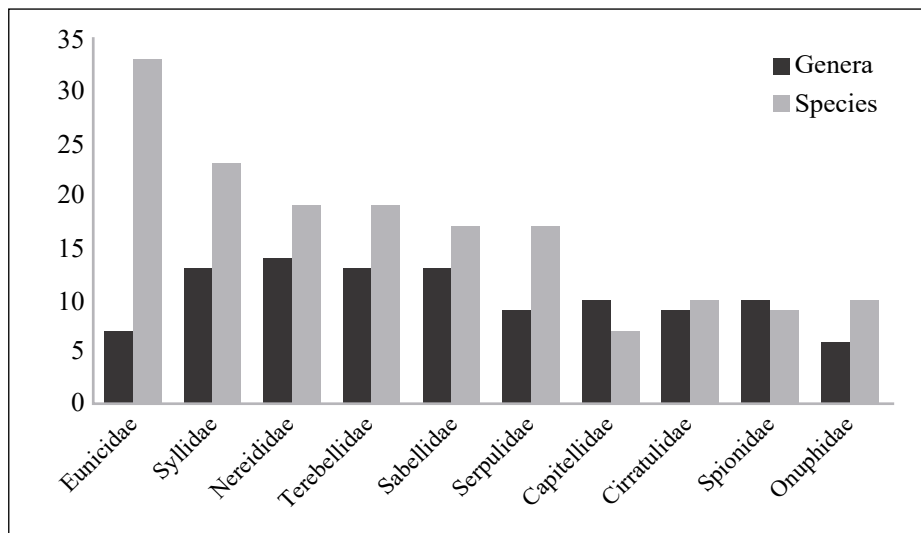
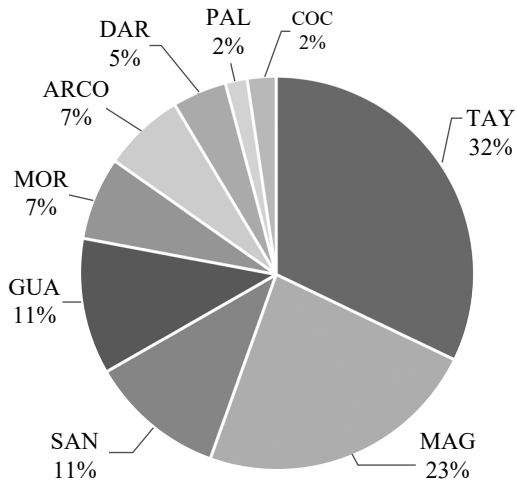


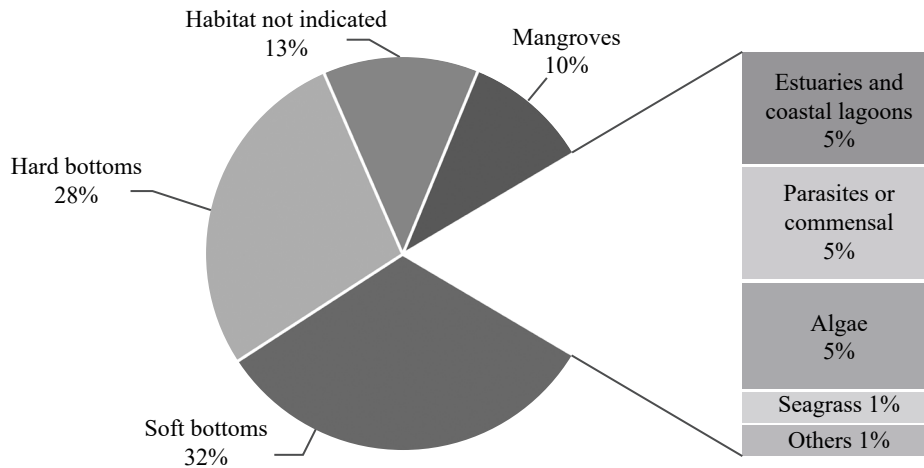
Figure 2. Main families according to the number of species and genera



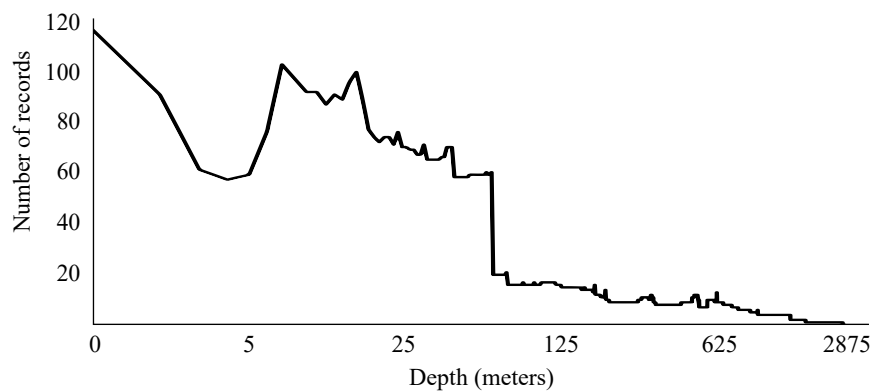
**Figure 3.** Relative dominance of species in each ecoregion. TAY: Tayrona ecoregion; MAG: Magdalena ecoregion; SAN: Archipelago of San Andrés and Providencia ecoregion; GUA: Guajira ecoregion; MOR: Golfo de Morrosquillo ecoregion; ARCO: Coral Archipelagos ecoregion; DAR: Darién ecoregion; PAL: Palomino ecoregion; COC: Oceanic Caribbean ecoregion

Species recorded for the first time in previous checklists lack species diagnoses, information on methods and habitat, and vouchers in biological collections. It is highly recommended that future surveys where new records are registered include such aspects and that specimens be deposited in biological collections so that they will be available when identifications need confirmation. Consequently, this will allow for more accurate estimates of diversity.

Bias in the records is evident. Families with high numbers of species records (e.g. Eunicidae, Syllidae, Nereididae, and Terebelidae) (Figure 2) are the consequence of the particular preference of some authors for those families. Families such as Spionidae and Capitellidae contribute considerably to the number of genera records because they are abundant in soft bottoms where most ecological studies or environmental assessments are performed, however, most of this type of studies rarely provide identification to the species level. Localities with high richness seem to be related to the closeness of the research institutes that have undertaken extensive scientific efforts to catalog their marine vicinities (Miloslavich, *et al.*, 2010). The security and accessibility



**Figure 4.** Main habitats of the species reported for the Caribbean coast of Colombia



**Figure 5.** Bathymetric distribution of polychaete records along the Caribbean coast of Colombia

to the different ecoregions also seem to have some impact on the knowledge of the polychaete diversity. Regarding the bathymetric distribution, most of the records came from depths up to 15 m where the sampling methods are easier and less expensive.

To have more comprehensive and accurate results of the diversity of polychaetes in the Caribbean coast of Colombia we recommend: 1) To focus on families with few species records; 2) to use integrative taxonomy methods to validate taxa; 3) to make a greater sampling effort in the ecoregions with few or no records; 4) to be more rigorous in the taxonomic work, which should include complete information on the habitat, bathymetric range, and ecological remarks, and to deposit the biological material examined in a scientific reference collection when new records are published.

### Acknowledgements

This work had financial support from the *Departamento de Ciencia, Tecnología e Innovación* (Colciencias) (grant number 739-2017) and the *Universidad del Magdalena*.

### Authors' contributions

M. Victoria Leon gathered the information, conducted the statistical analyses, and prepared the figures and tables. Ana M. Lagos, Pedro Dueñas, and Sigmer Quiroga helped compile and analyze data and contributed to the writing of the paper. Sigmer Quiroga translated the manuscript.

### Conflict of interests

The authors declare that there is no conflict of interest of any kind that could possibly affect the publication or the results of this research process.

---

### Supplementary material

---

**Table 1S.** List of polychaete records for the Caribbean coast of Colombia. See the table 1S in: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/802/2624>

**Table 2S.** List of publications that contributed to the gathered of information. See the table 2S in: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/802/2625>

---

### References

- Álvarez-León, R., & Laverde-Castillo, J. A. (2003). Polychaetes from the Sur de Chengue (Magdalena) lagoon, Colombian Caribbean. *Arquivos de Ciências do Mar*. **36**: 129-136.
- Ardila, N.E., Fauchald, K., Lattig, P. (2005). *Eunice colombia* (Eunicidae: Polychaeta), a new species from the southern Caribbean. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. **118**: 259-263.
- Arteaga-Flórez, C., Fernández-Rodríguez, V., Londoño-Mesa, M.H. (2014). First record of *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) (Annelida, Polychaeta, Serpulidae) in the Colombian Caribbean, South America. *Zookeys*. **371**: 1-11.
- Arteaga-Flórez, C. & Londoño-Mesa, M. H. (2015). Neréididos (Nereididae, Polychaeta, Annelida) asociados a raíces de mangle rojo, *Rhizophora mangle*, en Islas San Andrés y Providencia, Caribe colombiano. *Boletín de Investigación Marina y Costera*. **44** (1): 163-184.
- Augener, H. (1922). Ueber litorale Polychaeten von Westindien. *Sitzungsberichte der Gesellschaft. Naturforschender Freunde zu Berlin*. **1922**: 38-63.
- Augener, H. (1933a). Polychaeten aus den zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. *Zoologische Mededeelingen Leiden*. **15**: 177-260.
- Augener, H. (1933b). Polychaeten aus den zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. Pt. II. *Zoologische Mededeelingen Leiden*. **16**: 107-162.
- Augener, H. (1933c). Polychaeten aus den zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. Pt. III. *Zoologische Mededeelingen Leiden*. **16**: 177-260.
- Augener, H. (1934). Polychaeten aus den zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. Pt. IV. *Zoologische Mededeelingen Leiden*. **17**: 67-160.
- Báez, D. P. & Ardila, N. E. (2003). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del Mar Caribe colombiano. *Biota Colombiana*. **4** (1): 89-109.
- Bastida-Zavala, J. R. & ten Hove, H. (2002). Revision of *Hydroides Gunnerus*, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Western Atlantic Region. *Beaufortia*. **52** (9): 103-178.
- Böttgermann, M. (2005). Revision of the Goniadidae (Annelida, Polychaeta). *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*. **39**: 1-354.
- Carrera-Parra, L. F. (2001). Lumbrineridae (Annelida: Polychaeta) from the Grand Caribbean region with the description of six new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **81** (4): 599-621.
- Dean, H. K. (2008). The use of polychaetes (Annelida) as indicator species of marine pollution: A review. *Revista de Biología Tropical*. **56** (4): 11-38.
- Dean, H. K. (2012). A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. *Zootaxa*. **3596**: 1-86.
- Dexter, D. M. (1974). Sandy-beach fauna of the Pacific and Atlantic coasts of Costa Rica and Colombia. *Revista de Biología Tropical*. **22**: 51-66.
- de León-González, J.A. (1990). Dos serpúlidos nuevos para el Pacífico mexicano y duplicidad opercular en *Hydroides crucigerus* (Polychaeta: Serpulidae). *Revista de Biología Tropical*. **38** (2A): 33S-338.
- Díaz, J. M. & Gómez, D.I. (2000). Programa nacional de investigación en biodiversidad marina y costera (PNIBM). Santa Marta. INVEMAR, FONADE y MMA.
- Dueñas, P. R. (1981). Inventario preliminar de los poliquetos (Annelida) de aguas someras de la Bahía de Cartagena y áreas adyacentes. *Boletín del Museo del Mar*. **10**: 82-138.
- Dueñas, P. R. (1999). Algunos poliquetos (Annelida) del Caribe colombiano. *Milenio*. **1**: 9-18.
- Dueñas-Ramírez, P. R. & Dueñas-Lagos, A. (2016). Primer registro de *Branchiomma coheni* (Polychaeta: Sabellidae) en las costas del Caribe colombiano. *Revista de ciencias marinas y Costeras*. **8** (2): 101-105.
- Dueñas-Ramírez, P. R. & Quirós-Rodríguez, J. (2012). Presencia de *Pseudonereis gallapagensis* Kinberg, 1865 (Annelida: Polychaeta: Nereididae) en la costa Caribe colombiana. *Revista Colombiana Ciencias Animales*. **4** (2):454-457.

- Fauchald, K.** (1969). A revision of six species of the *flavus-bidentatus* group of *Eunice* (Eunicidae: Polychaeta). *Smithsonian Contributions to Zoology*. **6**: 1-15.
- Fauchald, K.** (1973). Polychaetes from Central American sandy beaches. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. **72**: 19-31.
- Fauchald, K.** (1992). A review of the genus *Eunice* (Eunicidae: Polychaeta) based upon type material. *Smithsonian Contributions to Zoology*. **523**: 1-422.
- Fernández-Rodríguez, V., Londoño-Mesa, M.H., Ramírez-Restrepo, J. J.** (2016). Polychaetes from Red Mangrove (*Rhizophora mangle*) and their relationship with the water conditions in The Gulf of Urabá, Colombian Caribbean. *Acta Biológica Colombiana*. **21** (3): 611-618.
- García, J.M. & Palacio, J.** (2008) Macroinvertebrados asociados a las raíces sumergidas del Mangle Rojo (*Rhizophora mangle*). *Gestión y ambiente*. **11** (3): 55-66
- Guzmán-Alvis, A. I. & Solano, O. D.** (1997). Estructura de la taxocenosis Annelida-Mollusca en la región de Mingueo, Guajira (Caribe, colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **26**: 35-52.
- Guzmán-Alvis, A. I. & Carrasco, F.** (2005). Influence of a tropical lagoon discharge and depth on the structure of adjacent shelf macroinfauna (Southern Caribbean). *Cahiers de Biologie Marine*. **46**: 81-93.
- Guzmán-Alvis, A., Solano O. D., Córdoba-Tejada, M., López-Rodríguez, A.** (2001). Comunidad macroinfaunal de fondos blandos someros tropicales (Caribe colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **30**: 39-66.
- Guzmán-Alvis, A. I., Lattig, P., Ruiz, J. A.** (2006). Spatial and temporal characterization of soft bottom polychaetes in a shallow tropical bay (Colombian Caribbean). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **35**: 19-36.
- Hartman, O.** (1944). Polychaetous annelids. *Reports of Allan Hancock Atlantic Expeditions*. **3**: 1-33.
- Hutchings, P.** (1998). Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodiversity Conservation*. **7** (9): 1133-1145.
- Kirsteuer, E.** (1973). Über das Vorkommen von *Chaetopterus variopedatus* (Annelida, Polychaeta) in einem karibischen Korallenriff. *Zoologischer Anz*. **1901-2**: 115-123
- Knight-Jones, P. & Perkins, T.H.** (1998). A revision of *Sabella*, *Bispira* and *Stylomma* (Polychaeta: Sabellidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. **123**: 385-467.
- Lagos, A. M., Leon, M. V., Quiroga, S., Martínez, A.** (2018). Interstitial annelids from the Caribbean coast of Colombia. *Revista de Biología Tropical*. **66** (2): 658-673.
- Lana, P.C, Pagliosa, P., Paiva, P.C., Carreterre, O., Paresque, K., de Matos Nogueira, J. M., Zacagnini Amaral, A. C., Steiner, T. M., Christoffersen, M. L., Senna Garraffoni, A. R., Di Domenico, M., Barroso, R., Rizzo A.E., Fukuda, M.V.** (2017). Polychaetes in Brazil: People and places, past, present and future. En: Díaz-Díaz, O. D., Bone, C.; Rodríguez, T., Delgado-Blas V.H. (Editores). *Poliquetos de Sudamérica, Volumen especial del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela. Cumaná: Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT)*. p. 24-50
- Lattig, P. & Martin, D.** (2011). Sponge-associated *Haplosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from the Caribbean Sea, with the description of four new species. *Scientia Marina*. **75** (4): 733-758.
- Laverde-Castillo, J. A.** (1992). Occurrence of *Grubeulepis westoni* Pettibone (Annelida: Polychaeta: Eulepethidae) in the Colombian Caribbean. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. **21**: 131-134.
- Laverde-Castillo, J. & Rodríguez-Gómez, H.** (1987). Lista de los poliquetos registrados para el Caribe colombiano, incluyendo comentarios sobre su zoogeografía. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. **17**: 95-112.
- Londoño-Mesa, M. H.** (2011). Terebélidos (Terebellidae: Polychaeta: Annelida) del Caribe colombiano. *Biota Colombiana*. **12** (1): 17-34.
- Londoño-Mesa, M. H.** (2012). New species of *Pista* Malmgren, 1866 (Polychaeta: Terebellidae) from the Caribbean. *Zootaxa*. **3317**: 39-48
- Londoño-Mesa, M. H.** (2017). Poliquetos de Colombia: un reto para la megadiversidad. En: Díaz-Díaz, O., Bone, D., Rodríguez, C.T., & Delgado-Blas, V.H. (Editores). *Poliquetos de Sudamérica, Volumen especial del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela. Cumaná: Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT)*. p. 71-88.
- Londoño-Mesa, M. H. & Arteaga-Flórez, C.** (2016). Gusanos marinos de manglares del Golfo de Urabá. 177-219. En: Blanco-Libreros, J. F. & M. H. Londoño-Mesa (Editores). *Expedición Caribe sur: Antioquia y Chocó costeros. Bogotá (323): Secretaría Ejecutiva de la Comisión Colombiana del Océano*.
- Londoño-Mesa, M. H., Polanía, J., Vélez, I.** (2002). Polychaetes of the mangrove-fouling community at the Colombian Archipelago of San Andrés and Old Providence, Western Caribbean. *Wetlands Ecology and Management*. **10**: 227-232.
- Maciolek, N. J. & Holland, J. S.** (1978). *Scoloplos texana*: A new orbiniid polychaete from South Texas, with notes on the related species *Scoloplos treadwelli* Eisig. *Contribution to Marine Science*. **21**: 161-169
- Magalhães, W. F., Seixas, V. C., Paiva, P. C., Elias, R.** (2014). The Multitentaculate Cirratulidae of the genera *Cirriformia* and *Timarete* (Annelida: Polychaeta) from shallow Wwaters of Brazil. *PLoS ONE*. **9** (11): e112727.
- Miloslavich, P., Díaz, J. M., Klein, E., Alvarado, J. J., Díaz, C., Gobin J., Escobar-Briones, E., Cruz-Motta, J. J., Weil, E., Cortés, J., Bastidas, A. C., Robertson, R., Zapata, F., Martín, A., Castillo, J., Kazandjian, A., Ortiz, M.** (2010). Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns. *PLoS ONE*. **5** (8): e11916.
- Molina-Acevedo I. C. & Londoño-Mesa, M. H.** (2015). Terebélidos (Annelida: Polychaeta: Terebellidae) de Isla Fuerte, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **44** (2): 253-279
- Palacios, J.** (1978). Variación de la fauna de invertebrados del área estuárica de la Ciénaga Grande de Santa Marta en relación con los cambios de salinidad. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. **10**: 111-126.
- Perkins, T. H.** (1980). Review of species previously referred to *Ceratonereis mirabilis*, and descriptions of new species of *Ceratonereis*, *Nephtys*, and *Goniada* (Polychaeta). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. **93** (1): 1-49.

- Perkins, T. H.** (1984). Revision of *Demonax* Kinberg, *Hypsicomus* Grube, and *Notaulax* Tauber, with a review of *Megalomma* Johansson from Florida (Polychaeta: Sabellidae). Proceedings of the Biological Society of Washington. **97**: 285-368.
- Purschke, G., Bleidorn, C., Struck, T. H.** (2014). Systematics, evolution and phylogeny of Annelida – a morphological perspective. *Memoirs of Museum Victoria*. **71**: 247-269.
- Quinceno, P. A. & Palacio, J. A.** (2008). Aporte al conocimiento de los macroinvertebrados asociados a las raíces del Mangle (*Rhizophora mangle*) en la ciénaga la Boquilla, municipio de San Onofre, Sucre. *Gestión y ambiente*. **11** (3): 67-78
- Quirós-Rodríguez, J., Dueñas, P. R., Campos, N. H.** (2013). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) asociados a algas rojas intermareales de Córdoba, Caribe colombiano Polychaetes (Annelida: Polychaeta) associated with intertidal red algae of Córdoba, Colombian Caribbean. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. **48** (1): 87-98
- Reish, D. J., Anderson, F. E., Horn, K. M., Hardege, J.** (2014). Molecular phylogenetics of the *Neanthes acuminata* (Annelida: Nereididae) species complex. *Memoirs of Museum Victoria*. **71**: 271-278.
- Reyes, R. & Campos, N.** (1992a). Moluscos, anélidos y crustáceos asociados a las raíces de *Rhizophora mangle* Linnaeus, en la región de Santa Marta, Caribe colombiano. *Caldasia*. **17** (1): 133-148.
- Reyes, R. & Campos, N.** (1992b). Macroinvertebrados colonizadores de raíces de *Rhizophora mangle* en la Bahía de Chengue, Caribe colombiano. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras Punta Betín*. **21**: 101-116.
- Rodríguez-Gómez, H.** (1979). Poliquetos de aguas someras colectados en las Islas del Rosario. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras Punta Betín*. **11**: 27-29.
- Rodríguez-Gómez, H.** (1988). Contribución al conocimiento de los anélidos (Annelida: Polychaeta) de aguas someras en la bahía de Nenguange Parque Nacional Natural Tayrona, Colombia. *Trianea*. **2**: 403-443.
- Romero-Murillo, P. E. & Polanía, J.** (2008) Sucesión temprana de la taxocenosis Mollusca-Annelida-Crustacea en raíces sumergidas de mangle rojo en San Andrés Isla, Caribe colombiano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. **43** (1): 63-74.
- Schmarda, L. K.** (1861). Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde 1853 bis 1857. 1 Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. **2**: 1-164.
- Salazar-Vallejo, S.I.** (2012). Revision of *Trophoniella* Hartman, 1959 (Polychaeta, Flabelligeridae). *Zoosystema*. **34**: 453-519.
- Salazar-Vallejo, S. I. & Londoño-Mesa, M. H.** (2004). Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Zoología*. **75** (1): 9-97.
- Seaver, E. C.** (2003). Segmentation: Mono- or polyphyletic? *The International Journal of Developmental Biology*. **47**: 583-595.
- Southward, E. C.** (1972). On some Pogonophora from the Caribbean and the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. **22** (4): 739-776.
- Struck, T.H.** (2011). Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. **49**: 340-345.
- Tovar-Hernández, M. A., Salazar-Silva, P., De León-González, J. A., Carrera-Parra, L. F., Salazar-Vallejo, S. I.** (2014). Biodiversidad de Polychaeta (Annelida) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **85**: 190-196.
- Ten Hove, H. A.** (1989) Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: IV- *Pseudovermilia madracicola* sp. n., a symbiont of corals. *Uitgaven Natuurwetenschappelijke Studiekring vor Suriname en de Nederlandse Antillen*. **123**: 135-144.
- Victoria, C. H. & Pérez, M. E.** (1979). Los taxa Annelida-Mollusca-Crustacea en las raíces sumergidas del mangle rojo en dos áreas costeras del Caribe colombiano. *Informe Museo del Mar*. **21**: 1-27.
- Weigert, A., Helm, C., Meyer, M., Nickel, B., Arendt, D., Hausdorf, B., Santose, S. R. Halanych, K. M., Purschke, G., Bleidorn, C., Struck, T. H.** (2014). Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **31** (6): 1391-1401.
- WoRMS Editorial Board.** (2019). World Register of Marine Species. Accessed on: 2019-03-30. Available from: <http://www.marinespecies.org> at VLIZ
- Zibrowius, H.W.** (1969). *Hydroides gairacensis* Augener, 1934, a little known serpulid polychaete from Central and South America. *Bulletin of Marine Science*. **19**: 366-376.

## Potencial de propagación y conservación de semillas del árbol del té de Bogotá, *Symplocos theiformis* (L. f.)

### Propagation and seed conservation potential of *Symplocos theiformis* (L. f.) from Bogotá

 Johanna Esperanza Romero-Murcia

Línea Investigación Especies y Propagación, Subdirección Científica,  
Jardín Botánico de Bogotá “José Celestino Mutis”, Bogotá, Colombia.

#### Resumen

El género *Symplocos* registra ocho especies en Colombia, entre ellas *Symplocos theiformis*, llamada “té de Bogotá” debido a sus cualidades astringentes y tónicas similares a las del té y el café. Tiene un alto potencial de aprovechamiento y presenta una distribución restringida en las zonas rurales del Distrito Capital, por lo que su propagación y conservación son importantes. El objetivo del presente estudio fue evaluar la tolerancia a la desecación en las semillas, así como su dormancia fisiológica mediante la medición, bajo condiciones controladas de invernadero, del porcentaje de germinación y el tiempo medio de germinación utilizando semillas escarificadas y ácido giberélico (AG<sub>3</sub>: 400 ppm) y frescas, con un contenido de humedad de 10 y 5 %. Todos los tratamientos iniciaron la germinación en un término de 97 días; el porcentaje de germinación de las semillas frescas con un contenido de humedad de 10 y 5 % y de aquellas tratadas con AG<sub>3</sub> fue de 41,7, 26,7, 28,3 y 18,3 %, y el tiempo medio de germinación en días fue de 213,8, 210,6, 194,1 y 211,5, respectivamente. La tasa diaria de crecimiento promedio fue de 0,12 mm/día y las plántulas alcanzaron 4,2 cm de alto a los 183 días, y el 92,1 % sobrevivió hasta los 363 días. No hubo diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos en cuanto al porcentaje de germinación ( $p=0,2309$ ) ni en el tiempo medio de germinación ( $p=0,4517$ ). Se pudo concluir que, aunque no hubo diferencia entre los tratamientos, dada la disminución del potencial germinativo, las semillas se pueden considerar recalcitrantes al almacenamiento, además, la germinación es lenta y asincrónica en el tiempo, la propagación sexual es viable y su conservación *ex situ* a largo plazo es factible en colecciones vivas, bancos de plántulas o bancos de germoplasma *in vitro*.

**Palabras clave:** Symplocaceae; nativa; conservación; tolerancia a la desecación.

#### Abstract

Eight species of the genus *Symplocos* have been recorded in Colombia including *Symplocos theiformis*, called by Mutis “*té de Bogotá*” due to its astringent and tonic qualities similar to tea and coffee. It has a high potential for use and has a restricted distribution in the rural areas of the Capital District, for which its propagation and conservation are very important. The objective of the present study was to evaluate the tolerance to desiccation and the existence of physiological dormancy in the seeds. For this, under controlled greenhouse conditions, the germination percentage and the average germination time were evaluated in scarified and fresh seeds with a humidity content of 10% and 5% and with gibberellic acid (AG<sub>3</sub>: 400 ppm). As a result, with all treatments, germination started in 97 days; the germination percentage for fresh seeds with 10% and 5% humidity contents and AG<sub>3</sub> was 41.7%, 26.7%, 28.3%, and 18.3%; the average germination time was 213.8, 210.6, 194.1, and 211.5 days, respectively. Their daily growth rate was 0.12 mm/day, while the seedlings were 4.2 cm high after 183 days and 92.1% had survived after 363 days. There were no significant statistical differences between treatments in the germination percentage ( $p=0.2309$ ) nor in the average germination time ( $p=0.4517$ ). Although there was no difference between treatments, given the decrease in the germination power of the seeds, it can be said that they are recalcitrant to storage, their germination is slow and asynchronous over time, their sexual propagation is viable, and their long-term *ex situ* conservation is feasible in living collections, seedling banks or *in vitro* germplasm banks.

**Keywords:** *Symplocaceae*; native; conservation; desiccation tolerance.

#### Correspondencia:

Johanna Esperanza Romero-Murcia; [jromero@jbb.gov.co](mailto:jromero@jbb.gov.co); [johanna@catie.ac.cr](mailto:johanna@catie.ac.cr); **Recibido:** 6 de mayo de 2019; **Aceptado:** 31 de julio de 2019;  
**Editor:** Elizabeth Castañeda

## Introducción

El género *Symplocos* se compone de unas 500 especies distribuidas principalmente en áreas tropicales del mundo (Souza & Lorenzi, 2005). Las plantas de este género son importantes por su contenido de metabolitos secundarios, entre los cuales se han identificado flavonoides, lignanos, fenoles, esteroides, alcaloides, iridoides, terpenoides y antraquinonas (Badoni, et al., 2010). Estos compuestos son de interés por su actividad biológica antioxidante, antimicrobiana, antitumoral y antígenotóxica, entre otras. Por ello muchas especies del género tienen potencial para aprovechamiento en química y medicina (Badoni, et al., 2010; Patel, et al., 2012; Farooq, et al., 2017; Kar & Kumar, 2017). En China se ha reportado el uso de *Symplocos paniculata* como planta ornamental para paisajes urbanos, así como la utilización del aceite de los frutos para la producción de biodiesel (Liu, et al., 2017).

En Colombia se registran ocho especies de *Symplocos* (Bernal, et al., 2011), entre las que se encuentra *Symplocos theiformis*, especie nativa que se distribuye en los bosques húmedos andinos entre los 2.450 y los 3.724 m de los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cundinamarca y Santander (Kelly, 2018). Concretamente en los bosques altoandinos del noroccidente medio de Antioquia, se ha reportado como una especie más o menos abundante, que crece al interior de robledales y bosques secundarios (Toro & Vanegas, 2002). Se le llama “té de Bogotá” debido a sus cualidades astringentes y tónicas, similares a las del té y el café (Pérez, 1996).

En estudios de propagación por vía sexual y asexual en *S. theiformis* se ha encontrado que hasta un 96 % de las semillas se ve afectado principalmente por insectos himenópteros de la familia Eupelmidae (Córdoba, et al., 2010) y se ha confirmado que el fruto posee un endocarpio lignificado en donde reposan de 3 a 4 semillas (Cabezas, 2016). En cuanto a la viabilidad, el 74 % de las semillas solo tiene un embrión viable, el 14 %, dos embriones viables y el otro 12 %, tres embriones viables (Córdoba, et al., 2010). Cabezas (2016) determinó una viabilidad del 36,4 % mediante la prueba de tetrazolio. Se ha registrado un porcentaje de germinación de la especie de 1,7 % con la aplicación de concentraciones bajas de  $AG_3$  (200 ppm) e iluminación continua bajo condiciones de invernadero, usando sustrato compuesto por tierra en un 40 %, turba en un 40 % y cascarilla en un 20 %, lo cual fue corroborado mediante un modelo logístico en el que el tratamiento con la mejor respuesta de germinación incluyó la presencia de luz y el uso de ácido giberélico ( $AG_3$ ), con una probabilidad de ocurrencia de 0,045 (Cabezas, 2016). En cuanto a la siembra de semillas bajo condiciones *in vitro* en medio Murashige & Skoog (MS) con  $AG_3$  (1,5 mg/l), después de dos meses de evaluación se presentó un 5 % de germinación y el enraizamiento se logró en el medio MS con 1,5 mg/L de ácido indolbutírico (AIB) y 1 mg/L de 6-N-bencilaminopurina (BAP) (Linero, 2006). Los resultados tampoco han sido

buenos con la propagación asexual por esquejes (Cabezas, 2016), aunque Córdoba (2007) menciona que la especie se puede propagar vegetativamente por acodo aéreo y terrestre. Estos antecedentes evidencian que *S. theiformis* es una especie con requerimientos de propagación específicos, tanto por vía sexual como asexual, y que no se sabe nada sobre la tolerancia a la desecación de sus semillas.

Además, *S. theiformis* es una especie de distribución restringida en ecosistemas altoandinos y, dada la presión actual que soporta dicho ecosistema, es urgente estudiar su conservación y propagación y contar con la información requerida para una posible alimentación de las poblaciones *in situ* y su conservación *ex situ*.

En el presente trabajo se propuso evaluar la tolerancia a la desecación y la dormancia fisiológica en semillas de *S. theiformis* mediante la aplicación de los siguientes cuatro tratamientos a semillas escarificadas: T<sup>1</sup>, contenido de humedad inicial (CHI); T<sup>2</sup>, contenido de humedad reducido a 10 %; T<sup>3</sup>, contenido de humedad reducido al 5 %, y T<sup>4</sup>,  $AG_3$  en 400 ppm, bajo condiciones de invernadero.

## Materiales y métodos

Los frutos de *S. theiformis* se recolectaron a 3.257m en el páramo El Romeral (N4° 27' 52,8" – O74° 13' 9,13"), ubicado en el municipio de Sibate, Cundinamarca, Colombia. El espécimen recolectado se ingresó al Herbario del Jardín Botánico “José Celestino Mutis” de Bogotá (JBB22208). Dada la dificultad de encontrar poblaciones naturales de esta especie, se hizo un seguimiento fenológico a dos individuos en un pequeño parche de bosque con frutos sanos (sin afectaciones fitopatógenas) hasta el momento en que se pudieron recolectar manualmente (desgranado) los frutos en el punto de madurez ideal, es decir, cuando pasan de color verde a morado y a negro (Figura 1a).

En el laboratorio los frutos se lavaron con agua y se separó manualmente el mesocarpio de las semillas, las cuales se extendieron sobre papel periódico a temperatura ambiente y a la sombra por 48 horas. Para determinar el contenido de humedad inicial (T<sup>1</sup>:CHI), se pesaron tres grupos de  $\pm 0,5$  g (6 semillas), se colocaron en crisoles y estos se llevaron al horno (Binder) a 103 °C durante 17 horas, se dejaron enfriar y se pesaron para determinar el porcentaje de humedad de cada lote (International Seed Testing Association, ISTA, 2017). Para disminuir el contenido de humedad al 5 % (T<sup>2</sup>:CH5%) y al 10 % (T<sup>3</sup>:CH10 %), se seleccionaron las semillas, se pesaron y, posteriormente, se pusieron en bolsas de tela dentro de un frasco de vidrio con una relación semilla:silica de 1:2, bajando su contenido de humedad al 5 y al 10 % de forma gradual. Con el fin de determinar el peso requerido para alcanzar el contenido de humedad se aplicó la fórmula  $PFS = PIS * [(100 - CHI) / (100 - CHO)]$ , donde PFS corresponde al peso final de las semillas, PIS a su peso inicial, CHI al contenido de humedad inicial, y CHO, al contenido de humedad objetivo (Rao, et al., 2007).



**Figura 1. A)** Escala de madurez de los frutos de *S. theiformis*. **B)** Izquierda, semilla sin escarificar; derecha, semilla escarificada (retiro de parte del endocarpio lignificado) de *S. theiformis*

Posteriormente, se hizo un corte en el endocarpio lignificado (Figura 1b), en la parte apical del fruto (escarificación manual); después, las semillas T<sup>1</sup>, T<sup>2</sup>, T<sup>3</sup> se expusieron durante 22 horas a la hidratación en agua y un último lote a hidratación con 400 ppm de AG<sub>3</sub> (T<sup>4</sup>). A continuación, se llevó a cabo la siembra colocando las semillas de manera vertical y con el corte hacia arriba; se utilizó un sustrato a base de sustracoco y turba rubia Klasmann® (70:30), y se mantuvieron bajo condiciones de invernadero expuestas a una temperatura promedio de 7 °C durante la noche y de 33 °C en el día. Se aplicó un riego moderado cada dos a tres días, o cada ocho días según las condiciones ambientales, durante aproximadamente 10 meses; cada ocho días, se registró la germinación, considerada como la emergencia de plántulas, y también se verificó cada 8 días el crecimiento de 30 plántulas.

Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje de germinación (PG) con la fórmula  $PG = (N/NS) \times 100$ , donde N es el número de semillas germinadas y NS el número total de semillas (William, 1991). El tiempo medio de germinación (TMG), se calculó mediante la fórmula  $TMG = \sum_{i=1}^k ni \times ti / \sum_{i=1}^k ni$ , donde ti es el tiempo en días transcurrido para la germinación en el i-ésimo día; ni es el número de semillas germinadas en el i-ésimo día y k, la última germinación (Tompsett & Pritchard, 1998). La tasa de crecimiento relativo según la altura (TCRA) se calculó con la fórmula  $Mt - M(t-1) / t$ , donde Mt es la altura final; M(t-1) la altura inicial; t el tiempo (días) transcurrido entre las mediciones (Hastwell & Faccelli, 2003), en tanto que el porcentaje de supervivencia (PS) se estableció mediante la fórmula  $PS = (NT/NE) \times 100$ , donde NT es el número de plántulas trasplantadas y NE, el número de plántulas establecidas.

**Análisis estadístico.** Dado el poco material con el que se contaba, se empleó un diseño completamente al azar. Se sembraron tres réplicas de 20 semillas por tratamiento para un total de 240; se evaluó la normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilks (modificado) ( $p \leq 0,05$ ) y, para determinar las diferencias entre los tratamientos, se hizo un análisis de varianza (ANOVA), utilizando el programa estadístico INFOSTAT, versión 2014 (Di Rienzo, et al., 2008).

## Resultados

**Contenido de humedad, germinación y tiempo medio de germinación.** El CHI de las semillas fue de 16,55 %. Bajo condiciones de invernadero, se observó una germinación lenta y asincrónica en el tiempo con todos los tratamientos, la cual se inició a los 97 días de la siembra y se estabilizó en el día 266, sin que se observara una nueva germinación con ninguno de los tratamientos (Figura 2).

El análisis de varianza no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos para el porcentaje de germinación ( $p=0,2309$ ) ni para el tiempo medio de germinación ( $p=0,4517$ ) (Figuras 3 y 4); sin embargo, cabe destacar que las semillas frescas con el T<sup>1</sup> y un CHI de 16,55 % fueron las que expresaron el mejor potencial germinativo (41,7 %); se observó un menor porcentaje de germinación con los tratamientos T<sup>2</sup>=CH10 % y T<sup>3</sup>=CH5 %, (26,7 y 28,3 %, respectivamente). El uso de 400 ppm de ácido giberélico en el T<sup>4</sup> resultó inadecuado para inducir la germinación de esta especie, ya que con él se cuantificó el menor porcentaje de germinación (18,3 %). El tiempo medio de germinación en días con los tratamientos fue el siguiente: T<sup>1</sup>, 213,8; T<sup>2</sup>, 210,6; T<sup>3</sup>, 194,1, y T<sup>4</sup>, 211,5, con un rango de 194 a 214 días, lo que confirma que presentan una germinación lenta y asincrónica en el tiempo (Figura 4).

**Crecimiento.** La curva de crecimiento en el tiempo de la fase de plántula inicial de *S. theiformis* permite catalogarla como una especie arbórea de lento crecimiento, pues apenas alcanzó los 42 mm o 4,2 cm a los 280 de la siembra o a los 183 días de la germinación, lo que resultó en una tasa de crecimiento relativo según la altura (TCRA) de 0,12 mm/día (Figura 5 y 6). En el seguimiento posterior al trasplante de las plántulas hasta los 363 días de vida, se observó un porcentaje de supervivencia de 92,1 %, momento en el que las plántulas tenían, en promedio, entre 9 y 10 cm de altura.

## Discusión

**Germinación y tiempo medio de germinación.** La germinación fue lenta y las primeras semillas germinadas se observaron a los 97 días de la siembra. Esta respuesta contrasta con lo reportado por Córdoba (2007) y Cabezas (2016), quienes



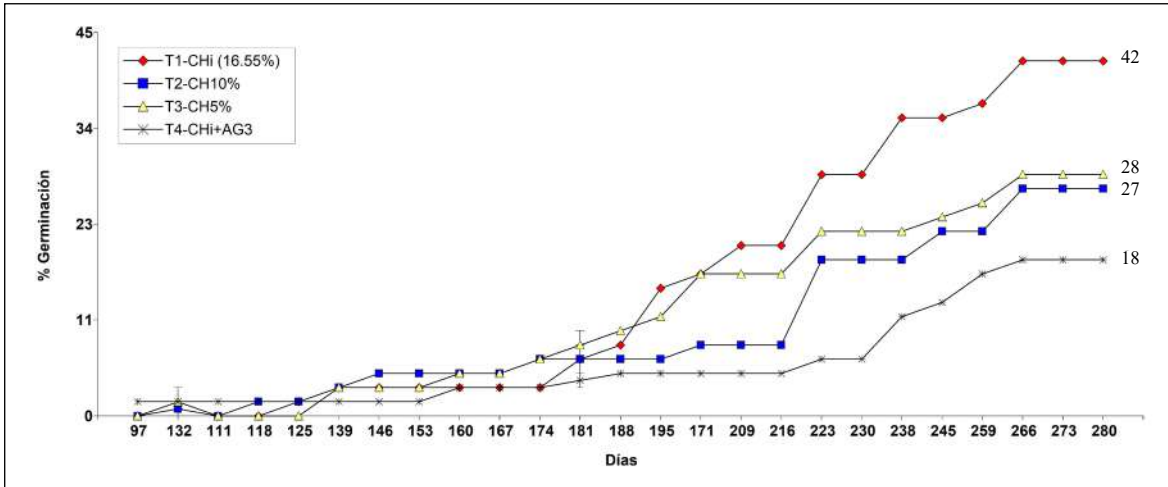


Figura 2. Germinación en el tiempo de *S. theiformis* con los tratamientos evaluados bajo condiciones de invernadero (n=20)

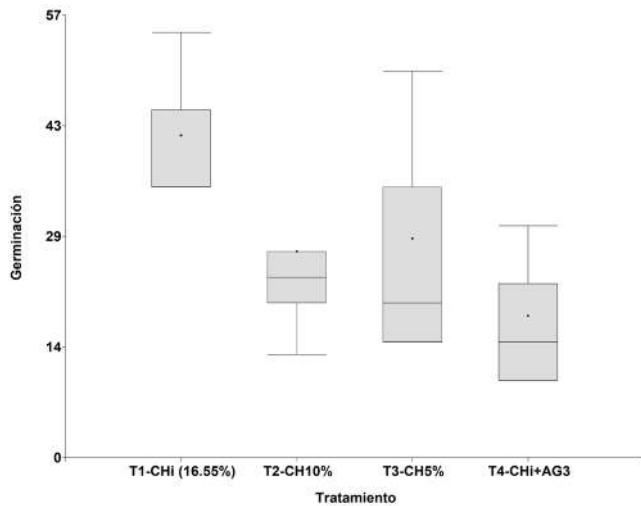


Figura 3. Porcentaje de germinación con los tratamientos evaluados

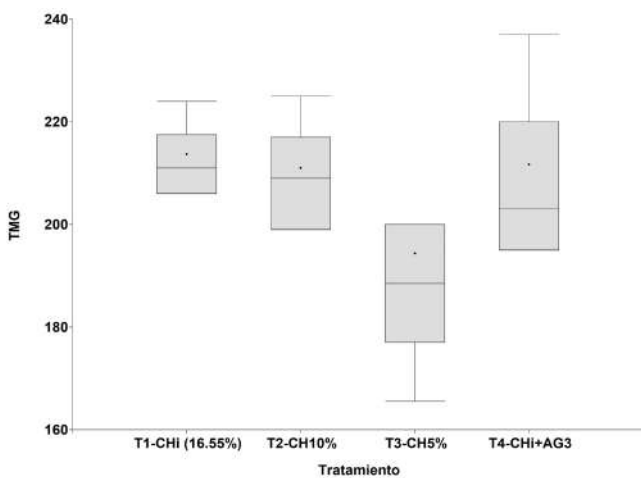


Figura 4. Tiempo medio de germinación con los tratamientos evaluados

registraron el inicio de la germinación entre los 15 y los 60 días de la siembra y los 30 y los 35 días, respectivamente; las diferencias encontradas pueden explicarse principalmente por las características genéticas de las especies, las cuales están relacionadas con el origen del material vegetal que provenía de diferentes fuentes de semillas, lotes e, incluso, individuos (Doria, 2010), así como por no tener en cuenta el estado de madurez del fruto ni la madurez fisiológica de las semillas usadas, pues se llegó a sembrar, incluso, una mezcla de semillas, lo que afectaría la respuesta germinativa. En este sentido, se conoce que en algunas especies el momento de máximo desarrollo de las semillas coincide fenológicamente con la madurez de consumo de los frutos, en tanto que otras lo hacen diacrónicamente (Bewley, et al., 2013), por lo tanto, seleccionar los lotes de frutos maduros homogéneos es importante para los estudios de germinación de las semillas.

Los frutos escarificados manualmente de *S. theiformis* bajo condiciones controladas presentaron un porcentaje de germinación de 18,3 a 41,7 %, lo que difiere de lo encontrado por Córdoba (2007) y Cabezas (2016), quienes reportaron un máximo de germinación en esta especie de 16 y 1,7 %, respectivamente, y asociaron esta respuesta con el bajo número de semillas con potencial de germinación encontrado en las pruebas de viabilidad, así como al hecho de que la fuente de semillas presentaba afectaciones por insectos, o a que el tiempo y las condiciones del ensayo (el uso de otros sustratos a base de tierra y cascarilla y la no escarificación manual del fruto), no permitieron establecer su máximo potencial germinativo.

Los resultados obtenidos en este estudio se asemejan a lo reportado por Ribeiro (2014) en *Symplocos uniflora*, cuya mayor germinación se dio con semillas provenientes de frutos maduros, aunque sin escarificar (30 %), almacenadas a temperatura ambiente y expuestas a la luz (18 %) y germinadas a una temperatura controlada de 25 °C (23 %).

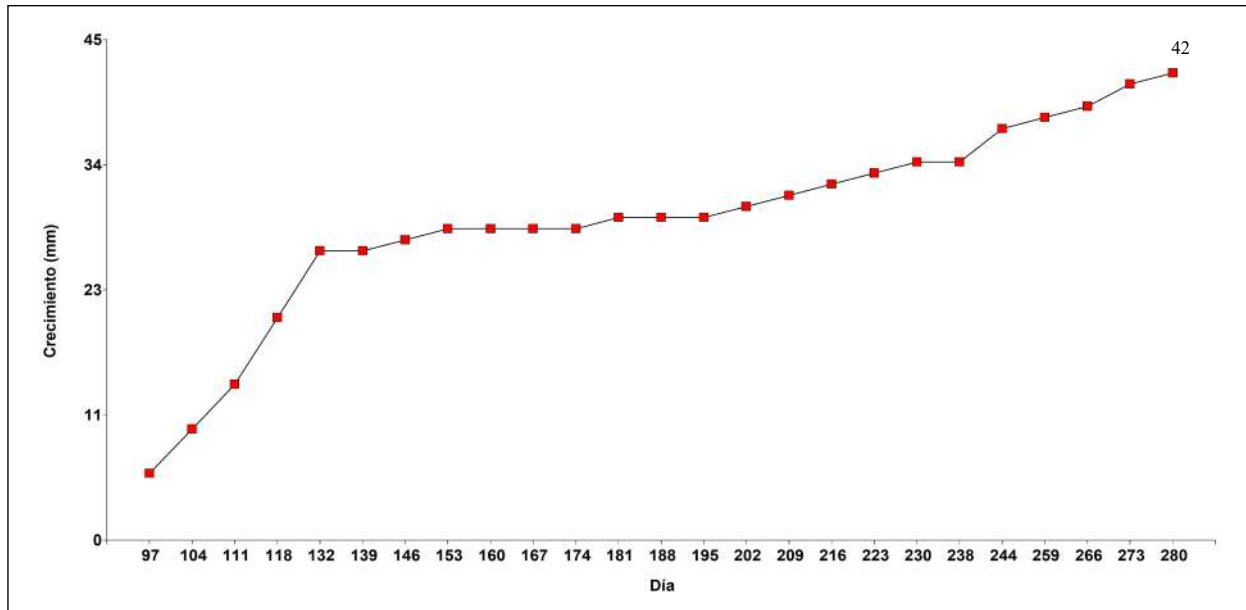


Figura 5. Curva de crecimiento en el tiempo de las plántulas de *Symplocos theiformis*



Figura 6. Plántula de *Symplocos theiformis* a los 175 días de vida

**Dormancia.** Es probable que algún tipo de dormancia pueda estar afectando la germinación en *S. theiformis*, ya que en otras especies como *S. uniflora* se ha reportado la dormancia exógena asociada con el hecho de que el fruto tiene un endocarpio lignificado que impide o dificulta la entrada de agua a las semillas (Carvalho, 2009), estructura que también está presente en los frutos de *S. theiformis* (Cabezas, 2016). Pareciera, entonces, que la escarificación mecánica o el retiro de una parte del endocarpio en la parte apical del fruto, como se hizo en el presente estudio, puede constituir un pretratamiento efectivo para activar el proceso de germinación, lo que demuestra que hay una dormancia mecánica y descartaría la dormancia fisiológica.

Por otra parte, no hubo una respuesta positiva al uso del  $AG_3$  con 400 ppm; por el contrario, con este tratamiento se registró el menor porcentaje de germinación (18,3 %), lo que difiere de lo hallado por Cabezas (2016), en cuyo estudio el mayor porcentaje de germinación se registró con el uso de 200 ppm de  $AG_3$  (1,7 %), por lo que es probable que no se presente la dormancia fisiológica al usar frutos maduros recién recolectados que contengan semillas frescas, o que las concentraciones sean muy bajas para generar un efecto sobre la posible dormancia de las semillas, o que, por el contrario, las concentraciones de  $AG_3$  empleadas hayan generado un efecto inhibitorio sobre la germinación, como se ha reportado en estudios de otras especies (Rojas, et al., 2001; Bradford & Nonogaki, 2007; Suárez, et al., 2011). Lo anterior puede deberse a una baja viabilidad de las semillas (34 %), o a la presencia de, por lo menos, un embrión viable (74 %), como lo han reportado Córdoba (2007) y Cabezas (2016), respectivamente, condición que podría ser determinante para la germinación y la emergencia final de las plántulas.

**Tolerancia a la desecación.** Al bajar el contenido de humedad de las semillas de *S. theiformis* de 10 a 5 %, se observó que su viabilidad se reducía, así como, posiblemente, su longevidad, por lo que se puede deducir que el potencial germinativo de las semillas de la especie disminuye cuando se reduce su contenido de humedad, lo que las clasifica como recalcitrantes (Hong & Ellis, 2002). En este sentido, en *S. uniflora*, que presenta semillas tetraloculadas, igualmente la viabilidad disminuye rápidamente y son consideradas recalcitrantes al almacenamiento (Lorenzi & Matos, 2008), por lo que no responden a ambientes secos y su viabilidad puede llegar, eventualmente, a cero (Hong & Ellis, 2002). Dichos resultados se pueden explicar porque la semilla proveniente de frutos maduros es pequeña, de color café claro y levemente turgente (Cabezas, 2016), y contiene estructuras que podrían verse directamente afectadas al bajar el contenido de humedad con la consecuente pérdida de turgencia y posible desecación del embrión, lo que, en últimas, afecta su viabilidad. Sin embargo, aunque la disminución prevaleció, se observó un leve aumento de germinación con el tratamiento CH5 % (28,3 %), frente al CH10 % (26,7 %), probablemente por las diferencias en el estado de deshidratación inicial de las semillas al alcanzar su estado de maduración, ya que se conoce que la fase final de maduración de algunas está acompañada por la deshidratación celular, la cual empieza con la pérdida de agua para el suministro vascular de la planta madre a la semilla (Bewley & Black, 1994), situación que favorece claramente a las semillas tolerantes a la desecación e, incluso, mejora su viabilidad y potencial de almacenamiento (Nkang, 2002). Dicha variación en la tolerancia a la desecación puede deberse a características intrínsecas de la planta y a las condiciones ambientales, lo que resulta en que la planta madre pueda producir semillas con un menor grado de recalcitrancia (Magnitskiy & Plaza, 2007).

**Crecimiento.** La humedad constante, el efecto del uso de sustratos de granulometría fina con alta capacidad de retención de humedad (turba y coco) frente a sustratos elaborados principalmente con tierra y cascarilla (Cabezas, 2016), probablemente potencializó las probabilidades de germinación de las semillas; estas condiciones se asemejan al patrón de regeneración natural de *S. paniculata*, especie que a pesar de que su dispersión se da en la estación seca, muestra picos de germinación en temporada lluviosa (Viswanath, et al., 2002). En esta línea, es claro que, a pesar de pertenecer a un mismo género o familia, cada especie requiere de condiciones ambientales (temperatura, luz, oxígeno y humedad) específicas para lograr la germinación de sus semillas (Carvalho & Nakagawa, 2000; Corbineau, et al., 2014).

Bajo condiciones de invernadero, las plántulas de *S. theiformis* obtenidas de la germinación requieren de especial cuidado; debe mantenerse una humedad moderada a baja en el sustrato, hacer revisiones fitosanitarias permanentes y trasplantar a un sustrato con buena materia orgánica y más

nutrientes al llegar a los 5 cm de altura, momento en el cual se observan plántulas con un tallo de grosor bien establecido y acorde con su edad y, en promedio, dos pares de hojas verdaderas, lo que, al parecer, hace que su porcentaje de supervivencia bajo condiciones controladas sea mayor del 90 % después de 363 días de vida. En consecuencia, puede inferirse que se trata de una especie de lento crecimiento, sobre todo en la fase de plántula, condición que dificultaría su establecimiento y regeneración natural bajo condiciones naturales.

Al parecer, al igual que *S. uniflora*, la estrategia reproductiva de *S. theiformis* consiste en producir muchas semillas (Lorenzi & Matos, 2008), para así aumentar la posibilidad de germinación y establecimiento de plántulas. Sin embargo, es probable que las condiciones de su ambiente natural no permiten una alta tasa de regeneración por semilla, lo que impide que sea abundante en el ecosistema. Según Zhang, et al. (2005) en *Symplocos laurina* la propagación es predominantemente clonal, con un embotellamiento en la propagación sexual en la etapa del paso de la semilla al almacigo y de almacigo a individuo adulto.

## Conclusiones

Para que la propagación sexual de *S. theiformis* tenga un alto potencial germinativo, se debe realizar la siembra inmediata de semillas provenientes de frutos completamente maduros con su humedad inicial y escarificando manualmente el endocarpio, debe sembrarse de forma inmediata. Se observó que los frutos presentaban una dormancia mecánica y se descartó la dormancia fisiológica en las semillas por los resultados obtenidos con el uso de AG<sub>3</sub>. Además, se comprobó que las semillas no respondieron adecuadamente a la desecación y fueron recalcitrantes. La especie tiene una germinación lenta y asincrónica en el tiempo, así como un lento crecimiento de las plántulas. Como estrategia de conservación, se recomienda mantenerla en un banco de plántulas *in vivo*, en colecciones vivas, o introducirla en bancos de germoplasma *in vitro*.

## Conflicto de intereses

La autora declara que no existe conflicto de intereses sobre la información presentada en este artículo.

## Agradecimientos

A la Subdirección Científica del Jardín Botánico de Bogotá “José Celestino Mutis”. A Colciencias y al proyecto “Biodiversidad Andina al Plato de Todos”, por la financiación de la investigación. A Camilo Andrés Cárdenas Burgos, por sus aportes en la revisión de este manuscrito. A los revisores anónimos por su tiempo y constructivos comentarios.

## Referencias

- Badoni, R., Senwal, K., Kothiyal, K., Rawat, U. (2010). Chemical constituents and biological applications of the genus *Symplocos*. *Journal of Asian natural products research*. **12**: 1069-1080.

- Bernal, H.Y., García, M.H., Quevedo, S.F.** (2011). Pautas para el conocimiento, conservación y uso sostenible de las plantas medicinales nativas en Colombia: estrategia nacional para la conservación de plantas. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. 232 p.
- Bewley, J.D. & Black, M.** (1994). Seeds: Physiology of development and germination. Plenum Press, New York. 445 p.
- Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, W. M., Nonogaky, H.** (2013). Seed. Physiology of development, germination and dormancy. Third Edition. Springer. New York, U.S.A. 392 p.
- Bradford, K.J. & Nonogaki, H.** (2007). Seed development, dormancy and germination. First edition. Oxford, Blackwell Publishing. p. 224-247.
- Cabezas, L.** (2016). Protocolo de propagación sexual y asexual de *Symplocos theiformis* (L. f.) Oken en la ciudad de Bogotá D.C. (Tesis de pregrado). Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá, Bogotá, Colombia. 49 p.
- Carvalho, N. & Nakagawa, J.** (2000). Sementes: ciencia, tecnologia e producao. 4. ed. Joboticabal: Funep, 588p.
- Carvalho, P.** (2008). Maria-Mode-do-Banhado (*Symplocos uniflora*). Embrapa Circular Técnica (148) 6p. ISSN 1517-5278.
- Corbineau, F., Xia, Q., Bailly C., El-Maarouf-Bouteau, H.** (2014). Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. *Front. Plant Science*. **5**: 1-13. Doi: 10.3389/fpls.2014.00539
- Córdoba, S.** (2007). Compilación y análisis de la información relacionada con la propagación de especies enmarcadas en el proyecto de uso sostenible de los recursos vegetales del Distrito Capital y la Región. Informe técnico inédito. Bogotá, D. C.: Jardín Botánico José Celestino Mutis-Subdirección Científica. 106 p.
- Córdoba, S., Guzmán-C, J., Pérez-M, B., Zúñiga-Upegui, P., Pacheco, R.** (2010). Propagación de especies nativas de la región andina. Subdirección Científica. Jardín Botánico José Celestino Mutis. Bogotá D.C. p. 209-212.
- Di Renzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., Robledo, C.W.** InfoStat (versión 2008), Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. p. 167-231.
- Doria, J.** (2010). Generalidades sobre las semillas: su reproducción, conservación y almacenamiento. *Cultivos Tropicales*. **31** (1): 00. Fecha de consulta: 6 de mayo de 2019. Disponible en: [http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0258-59362010000100011&lng=es&tlng=es](http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0258-59362010000100011&lng=es&tlng=es)
- Hastwell G.T. & Facelli J.M.** (2003). Differing effects of shade induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *Journal of Ecology*. **91**: 941-950. Doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00832.x
- Hong D.T. & Ellis R.H.** (2002). Storage. Chapter 3. In: Vozzo, J.A. (Ed.) 2002, Tropical tree seed manual. Washington DC, USDA Forest Service.
- International Seed Testing Association - ISTA** (2017). International Rules for Seed Testing. The International Seed Testing Association, Bassersdorf, Switzerland. Fecha de consulta: 3 de abril de 2018. Disponible en: [https://www.seedtest.org/en/ista-rules-for-2017-\\_content---1--1448.html](https://www.seedtest.org/en/ista-rules-for-2017-_content---1--1448.html)
- Farooq, U., Khan, S., Naz, S. Khan, A., Khan A., Ahmed A., Rauf, A., Bukhari S.M., Khan S.A., Kamil A., Riaz, N., Kahan A.R.** (2017). Three new anthraquinone derivatives isolated from *Symplocos racemosa* and their antibiofilm activity. *Chinese Journal of Natural Medicines*. **15** (12): 0944-0949.
- Kar, D. & Kumar, M.** (2017). *In vitro* antioxidant potential of methanolic extract of *Symplocos racemosa* Roxb. *Asian Journal of Chemistry*. **29** (10): 2271-2274.
- Kelly, L.M.** (2018). *Symplocos theiformis* (L.f.) Oken. En Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis (editores). 2015. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Fecha de consulta: 28 de junio de 2018. Disponible en: <http://catalogoplantadescolombia.unal.edu.co>
- Linero, J. C.** (2006). Desarrollar los protocolos de propagación *in vitro* de tres especies andinas priorizadas y complementar, validar y propagar el protocolo de propagación de la especie *Symplocos theiformis*, que se viene trabajando en el marco del proyecto de uso sostenible de los recursos vegetales del Distrito Capital y la Región. Informe técnico inédito. Bogotá, D.C.: Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis-Subdirección Científica. 97 p.
- Liu, Q., Sun, Y., Chen, J., Li, P., Li, C., Jiang, L., Niu, G.** (2017). *Symplocos paniculata*: A new ornamental plant species. *Acta Hort.* **1185**: 11-20.
- Lorenzi, H. & Matons, F.** (2008). Plantas Medicinai: Nativas e Exóticas. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 544 p.
- Magnitskiy, S. & Plaza, G.** (2007) Fisiología de semillas recalcitrantes de árboles tropicales. *Agronomía Colombiana*. **25** (1): 96-103.
- Nkang, A.** (2002). Carbohydrate composition during seed development and germination in two sub-tropical rainforest tree species (*Erythrina caffra* and *Guilfoylia monostylis*). *J. Plant Physiol.* **159** (5): 473-483.
- Patel, K., Gadewar, M., Tripathi, R., Prasad, S., Patel, D.** (2012). A review on medicinal importance, pharmacological activity and bioanalytical aspects of beta-carboline alkaloid "Harmine". *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*. **2** (8): 660-664.
- Pérez, A.E.** (1996). Plantas útiles de Colombia. Quinta edición. Fondo FEN Colombia. Bogotá, D.C., Colombia. 831 p.
- Rao, N.K., Hanson, J., Dulloo, E.M., Ghosh, K., Nowell, D., Larinde, M.** (2007). Manual para el manejo de semillas en bancos de germoplasma No.8. Biodiversity International. Roma, Italia. 165 p.
- Ribeiro, S.** (2014). Propagação in vitro e ex vitro de *Symplocos uniflora* (pohl.) Benth. (Symplocaceae). (Tesis pós-graduação em agrobiologia) Universidade Federal de Santa Maria, Centro de ciências naturais e exatas. Santa Maria. Brasil. 55 p.
- Rojas-Aréchiga, M., Casas, A., Vázquez-Yanes C.** (2001). Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the TehuacanCuicatlan Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. **49**: 279-287.
- Souza, V. & Lorenzi, H.** (2005). Botánica sistemática: guía ilustrada para identificación de familias angiospermas de la flora brasileña, basado en APGII. 1 ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 640 p.
- Suárez, D., Fernández, J., Melgarejo, L.** (2011). Efecto de la luz y del ácido giberélico (AG<sub>3</sub>) en la germinación de *Monthostachys mollis* KUNTH. GRISEB (LABIATAE). *Acta biológica Colombiana*. **16** (2): 149-154.

- Toro, J.L. & Vanegas, G.L.** (2002). Flora de los páramos y bosques altoandinos del noroccidente medio de Antioquia. Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia, Corantioquia. 1ª ed. Editorial Multimpresos, Medellín-Colombia. p. 180.
- Tompsett, P.B. & Pritchard, H.W.** (1998). The effect of chilling and moisture stress on the germination, desiccation tolerance and longevity of *Aesculus hippocastanum* L. seeds. *Annals of Botany* (Oxford, United Kingdom). **82**: 249-261.
- Viswanath, S., Singh, R., Thapliyal, R.** (2002). Seed germination patterns in a himalayan moist temperate forest. *Tropical Ecology*. **43** (2): 265-273.
- Zhang, Y., Du, X., Zhang, Q., Gao, X., Su, Z.,** (2005). Fitness analysis of seed and vegetative reproduction of clonal tree *Symplocos laurina*. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*. **16** (9):1687-92.

## Dinámica espacial y temporal de la interacción de *Ascomorphella volvocicola* y *Volvox* en el embalse Riogrande II, Antioquia, primer reporte para Colombia

### Spatial and temporal dynamics of the interaction of *Ascomorphella volvocicola* and *Volvox* in Riogrande II reservoir in Antioquia, first report for Colombia

✉ Ana Lucía Estrada-Posada, ✉ Edith Yohana Agudelo-Acevedo

Grupo de Limnología Básica y Experimental – LimnoBasE, Instituto de Biología,  
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

#### Resumen

Se estudió la variación espacial y temporal de las densidades de *Ascomorphella volvocicola* y *Volvox* en el embalse Riogrande II mediante la recolección de muestras cada diez días durante 12 meses en tres sitios ubicados en el eje longitudinal del río Chico. Asimismo, se estimó el porcentaje de daño de las membranas ocasionado por el rotífero y el porcentaje de infección en las colonias del alga. La comprobación de la hipótesis de investigación indicó que el rotífero (*A. volvocicola*) es un endoparásito obligado que desarrolla su ciclo de vida dentro del alga hospedera (*Volvox*), cuya dinámica poblacional está determinada por cambios espaciales y temporales del huésped y en ningún momento por las condiciones ambientales del embalse. Por otra parte, ni el parásito ni los nutrientes ni otras variables ambientales evaluadas determinaron las variaciones de las densidades del alga colonial, probablemente debido a la capacidad de migración de *Volvox* en la columna de agua, lo que le permite escoger los ambientes más convenientes. Se concluyó que solo *Volvox* determina la aparición y la dinámica de *A. volvocicola*, pero este no influye en la dinámica de *Volvox*, ya que el rotífero endoparásito no logró diezmar las poblaciones de *Volvox* en el ciclo hidrológico evaluado. Se comprobó que existe una relación de dependencia en un solo sentido, de tal manera que *A. volvocicola* solo está presente si existen colonias de *Volvox*.

**Palabras clave:** rotífera; parasitismo; embalse; migración vertical; Volvocales.

#### Abstract

We studied the spatial and temporal variations of *Ascomorphella volvocicola* and *Volvox* densities in Riogrande II reservoir by collecting samples every 10 days for 12 months at three sites located on the longitudinal axis of the Chico River. We also estimated the percentage of membrane damage caused by the rotifer and the percentage of infection in the algae colonies. The verification of the research hypothesis indicated that the rotifer (*A. volvocicola*) is an obligate endoparasite that develops its life cycle within the host algae (*Volvox*), whose population dynamics is determined by spatial and temporal changes of the host and at no time by the environmental conditions of the reservoir. In contrast, the variations in the density of the colonial algae were not determined by the parasite or by the nutrients or other environmental variables evaluated possibly due to the migration capacity of *Volvox* in the water column, which allows it to choose the most convenient environments. We concluded that only *Volvox* determines the appearance and dynamics of *A. volvocicola*, but this does not influence the dynamics of *Volvox*, as this endoparasite rotifer failed to decimate *Volvox* populations in the hydrological cycle evaluated. We also concluded that there is a one-way dependency relationship such that *A. volvocicola* will only be present if there are *Volvox* colonies.

**Keywords:** Rotifera; parasitism; reservoir; vertical migration; Volvocales.

---

#### \*Correspondencia:

Ana Lucía Estrada Posada; [limnobia.2007@gmail.com](mailto:limnobia.2007@gmail.com); **Recibido:** 6 de marzo de 2019; **Aceptado:** 8 de agosto de 2019; **Editor:** Sandra Baena

## Introducción

Durante el análisis de muestras de zooplancton recolectadas en el embalse Riogrande II, **Estrada-Posada (2007)** encontró individuos y huevos de *Ascomorphella volvocicola* dentro de las colonias de *Volvox* sp. A partir de este hallazgo, se retomaron dichas muestras para analizar la dinámica espacial y temporal de la interacción del rotífero y la clorofita. Este tipo de relación no ha sido reportada en los embalses de Colombia y, muy probablemente, tampoco en Suramérica, pues no se encontraron publicaciones en este sentido.

En cuanto a los embalses colombianos, solo se han registrado datos de abundancia o biomasa del rotífero *A. volvocicola* en Riogrande II (**Estrada-Posada, 2007; Villabona-González, et al., 2014**) y en La Fe (**Villabona-González, et al., 2014**). La distribución restringida de este rotífero puede estar asociada a la distribución de *Volvox* en los embalses colombianos, la cual, al parecer, también es limitada, pues solo se ha reportado su presencia en El Peñol (**Ramírez, 1986**), en La Fe (**Estrada-Posada, 1999**), en Riogrande II (**Estrada-Posada, 2007**), en Betania (**Martínez-Silva, 2015**) y en Quimbo (**Martínez, et al., 2018**).

El presente estudio constituye, entonces, el primer reporte de la presencia e interacción de *A. volvocicola* y sus huevos en las colonias de *Volvox* sp. en los embalses colombianos.

*Volvox* es un alga verde multicelular y esférica que presenta diferenciación entre las células somáticas biflageladas y unas pocas células hijas, llamadas gonidias, las cuales empiezan a desarrollarse dentro de la colonia madre. Las hijas aparecen en número de 2 a 10 y solo quedan libres al romperse la colonia madre (**Margalef, 1983; Kirk, 2004**). Las colonias de *Volvox* miden entre 300 y 500 µm de diámetro y contienen desde 500 hasta 50.000 células somáticas en una matriz gelatinosa que forma una esfera completa (**Margalef, 1983; Nozaki, 2003**).

El rotífero *Ascomorphella volvocicola* tiene un cuerpo en forma de barril, con una longitud total entre 120 y 160 µm y un ancho de 75 µm (**Koste, 1978**). Autores como **Edmondson (1959), Pennak (1989), Shiel & Koste (1992), y Wallace & Snell (2001)** describen a *A. volvocicola* como un endoparásito obligado y exclusivo de las especies del género *Volvox*. En ocasiones, estas asociaciones solo se mencionan de forma general en el campo del parasitismo, lo que indica que hay algunos rotíferos que consumen ciertas especies de *Volvox* (**Canter & Lund, 1995**).

El parasitismo es una relación obligatoria en la cual un huésped o parásito se aloja temporal o permanentemente dentro o sobre un individuo de especie diferente (huésped), del cual depende metabólicamente y le sirve de alimento (**Ricklefs, 1998; Stiling, 1996; Sánchez, 2000**). La mayoría de los parásitos se especializan más en sus huéspedes que los mismos depredadores que se comen la presa completa (**Lampert & Sommer, 1997; Ebert, 2005**). En los ecosistemas acuáticos los parásitos pueden infestar a diferentes grupos de organismos, entre ellos, bacterias, algas,

cianobacterias y peces (**Lampert & Sommer, 1997**). Incluso el plancton incluye especies de vida parasitaria, algunas de las cuales se pueden encontrar en protozoarios, cladóceros, copépodos, rotíferos y larvas de dípteros como *Chaoboridae* (**Ebert, 2005; Esteves, 2011**).

Algunas especies de rotíferos exhiben asociaciones de tipo simbiótico, comensal, epizoico, epifítico o parasítico con protozoarios, poríferos, anélidos, briozoarios, equinodermos, moluscos (especialmente en las conchas y las masas de los huevos de gastrópodos acuáticos) y crustáceos (**May, 1989**).

Los primeros reportes de parasitismo en el plancton se registraron en la cloroficea *Volvox* y el rotífero *Notommata parasita*. En 1835 **Ehrenberg** escribió una nota de su singular hábito parásito en *Volvox globator* (**May, 1989**). Desde el año 1800 este rotífero se ha identificado como *N. parasita* (**Ehrenberg, 1838**), *Proales parasita* (**Ehrenberg, 1838**), y *Cephalodella catellina volvocicola* (**Zavadovsky, 1916**); actualmente, se encuentra reportado en la literatura como *Ascomorphella volvocicola* (**Plate, 1886; May, 1989**).

Los estudios sobre *A. volvocicola* son pocos y se han enfocado en registros de abundancia y biomasa (**Villabona, et al., 2014**), en tanto que en *Volvox* se han hecho estudios con énfasis en la genética y los aspectos moleculares, mecánicos, hidrodinámicos, morfológicos, reproductivos, y de distribución vertical o de migración, entre otros (**Sommer & Gliwicz, 1986; Kirk, 2005; Drescher, et al., 2009; Brumley, et al., 2015**). No obstante, pocas investigaciones han evaluado la dinámica espacial y temporal de la interacción de *A. volvocicola* y *Volvox*. **Wetzel (2001)** consideraba que el parasitismo incrementa con frecuencia en cuerpos de agua eutróficos, sin embargo, no se cuenta con información que permita aproximarse a una valoración cuantitativa de la destrucción de las colonias de algas y la posibilidad de colapso de las poblaciones de *Volvox*, como lo postularon **Ganf, et al. (1983), Van Donk & Voogd (1998), y Fontaneto & De Smet (2015)**.

El rotífero *A. volvocicola* es considerado un endoparásito obligado, pues vive dentro de las colonias de *Volvox* alimentándose de las células somáticas (membrana envolvente de la colonia) y de las células reproductivas (denominadas gonidias), y completa su ciclo de vida dentro de la colonia al depositar sus huevos allí (**May, 1989; Nogrady, et al., 1993; Chandra & Rawat, 2017**).

Según las referencias bibliográficas revisadas, no se conoce del todo la dinámica temporal y espacial de la infección y de la presión debida al consumo del rotífero *A. volvocicola* en las colonias de *Volvox*; además, se desconoce dicha dinámica *in situ*, ya que, hasta la fecha, solo en algunos estudios se ha hecho el inventario de estas dos especies por separado a partir de muestreos de baja frecuencia e intensidad (**Ganf, et al., 1983; Pennak, 1989; Shiel & Koste, 1992; De Smet, 2006; Fontaneto & De Smet, 2015**).

El desconocimiento de la dinámica de interacción de *A. volvocicola* y *Volvox* se debe, probablemente, a que en los diferentes cuerpos de agua la presencia simultánea del

rotífero y la cloroficea es esporádica, o a que los muestreos de plancton se han extendido en el tiempo (se hacen, en su mayoría, trimestralmente o bimestralmente, y solo a veces son mensuales o quincenales); además, la visualización del rotífero es posible si están presentes las colonias de *Volvox* (Nozaki, 2003).

Los rotíferos poseen patrones ecológicos diferentes y específicos que dependen de las condiciones del cuerpo de agua que los aloja (Pennak, 1989; Nogrady, *et al.*, 1993; Sendacz, 1993; Lampert & Sommer, 1997; Fernando, 2002; Estrada-Posada, 2007); sin embargo, se desconoce si en *A. volvocicola* los patrones abióticos representan algún tipo de influencia, dado que esta especie se ha considerado como un parásito o consumidor obligado (Shiel, 1995; Wallace & Snell, 2001; Fontaneto & De Smet, 2015), que puede depender en mayor grado de la dinámica poblacional del huésped.

En este contexto surgieron varias preguntas que constituyeron la base formal del presente estudio: ¿cuáles variables bióticas o abióticas determinan los cambios de abundancia de *Volvox* y del rotífero *A. volvocicola* en el embalse Riogrande II? ¿Cuál es la tasa de infección (presencia de rotíferos y huevos) y de consumo (daño en la membrana) del rotífero *A. volvocicola* en el alga cloroficea *Volvox* en el embalse Riogrande II? ¿Dichas tasas de infección y consumo cambian espacial y temporalmente?

Estas preguntas llevaron a postular la siguiente hipótesis: si el rotífero *A. volvocicola* es un parásito obligado altamente especializado y, por lo tanto, pasa la mayor parte de su ciclo de vida dentro de las colonias de *Volvox*, entonces su dinámica poblacional está determinada por la dinámica espacial y temporal del alga, mientras que la abundancia de *Volvox* en el embalse Riogrande II está controlada diferencialmente por dos fuerzas, como son las concentraciones de los nutrientes del medio abiótico (*bottom-up*) y la tasa de consumo del parásito (*top-down*), lo cual permite predecir que los florecimientos de *Volvox* se iniciarían en las épocas y sitios que presenten un incremento en la oferta de nutrientes, cuando y donde la tasa de infección y consumo de *A. volvocicola* sea baja, en tanto que el final del florecimiento de la clorofita se regiría tanto por la disminución de nutrientes como por el incremento de la tasa de infección y de consumo del rotífero.

## Materiales y métodos

**Área de estudio.** El embalse Riogrande II está localizado en la parte central del departamento de Antioquia (Colombia), en la cuenca del río Grande (6° 35' 57" - 6° 28' 79" N y los 75° 32' 17" y 75° 25' 8" O). La cuenca aportante tiene una extensión de 1.214 hectáreas y la conforman los municipios de Donmatías, Entreríos, San Pedro de Los Milagros y Santa Rosa de Osos. En el embalse se represan las aguas aportadas por las subcuencas del río Grande y del río Chico y la quebrada Las Ánimas (Empresas Públicas de Medellín - EPM, 2005; Mazo, *et al.*, 2015).

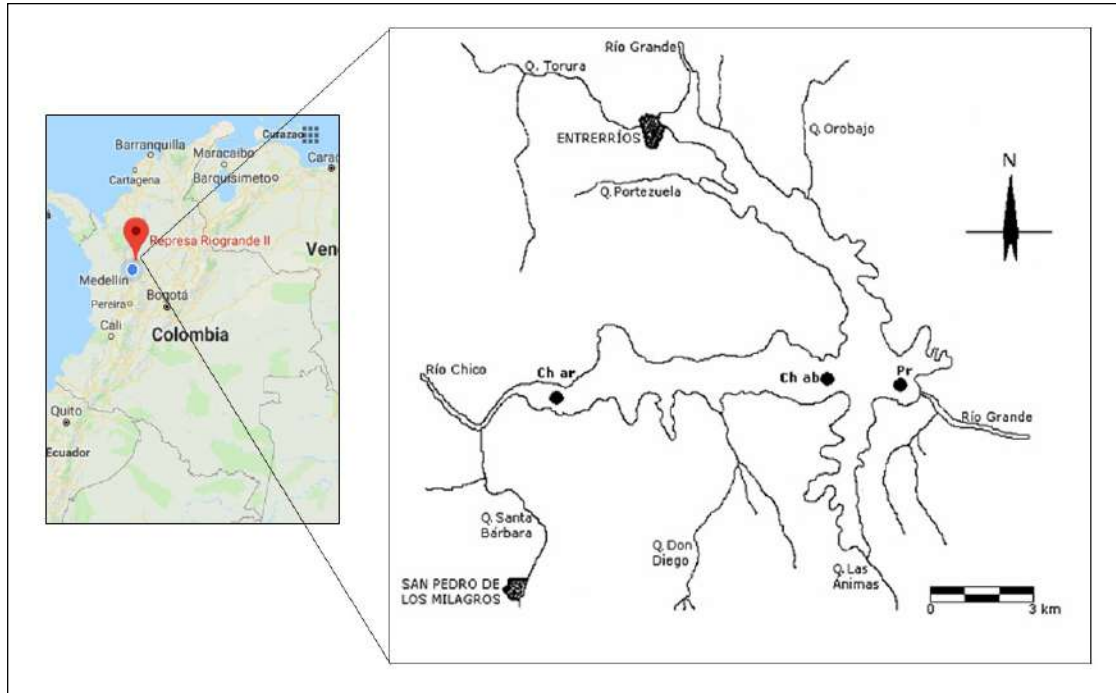
El embalse hace parte del programa de aprovechamiento múltiple Riogrande II, del cual se destacan los siguientes hitos: llenado del vaso en noviembre de 1990; entrada en operación de la planta de potabilización Manantiales en 1991, e inicio de la operación de las dos centrales eléctricas (Tasajera y Niquia) en 1993 (EPM, 2005; 2019). La cota máxima del embalse está ubicada a 2.270 msnm, con un volumen total de 240,58 millones de m<sup>3</sup>, una profundidad máxima de 42,0 m y una media de 37,9 m. El tiempo de residencia es de 72,8 días, la longitud del brazo más largo (río Chico) es de 10 km. Los caudales anuales del río Chico son, en promedio, de 4,7 m<sup>3</sup>/s (1,5-12,0 m<sup>3</sup>/s), y los del río Grande, de 29,0 m<sup>3</sup>/s (16,7 - 43,8 m<sup>3</sup>/s). La cuenca presenta dos periodos lluviosos, de abril a mayo y de septiembre a octubre. La precipitación anual oscila entre 1.800 y 3.000 mm, y el rendimiento hídrico promedio es de 19 l/s/km<sup>2</sup> (EPM, 2005; Estrada-Posada, 2007).

**Variables abióticas y bióticas.** Este estudio se basó en los datos reportados por Estrada-Posada (2007) para las variables abióticas, y en las muestras de plancton recolectadas cada 10 días a lo largo de un año y almacenadas en la colección biológica del Laboratorio de Limnología del grupo LimnoBasE. Las muestras biológicas corresponden a tres sitios del embalse Riogrande II: 1) río Chico arriba (6°30'37" N 75°32'17" O), cola del embalse, brazo del río Chico; 2) río Chico abajo (6°30'66" N 75°28'39" O), zona media, brazo del río Chico, y 3) presa (6°30'25" N 75°27'01" O), a 0,5 km de esta (Figura 1).

En la columna de agua en cada sitio se tomaron los perfiles verticales de temperatura y oxígeno disuelto cada 25 cm en los primeros diez metros y, después, cada metro hasta el fondo. Además, se establecieron los perfiles de conductividad eléctrica, pH, alcalinidad total y turbidez cada 5 m en los sitios más profundos (río Chico abajo y presa), y cada 2,5 m en el sitio río Chico arriba. En la zona fótica se recolectaron muestras de agua en tres profundidades diferentes (subsuperficie, mitad de la zona y límite de la zona) y se integraron para evaluar las concentraciones de sólidos totales, sólidos disueltos, sólidos suspendidos totales, sólidos volátiles y sólidos fijos, fósforo soluble, nitratos, amonios, nitrógeno total y la demanda química de oxígeno. Los métodos y las características de la masa de agua han quedado registrados en los estudios de Estrada-Posada (2007), Mazo-B, *et al.* (2015) y Estrada-Posada & Giraldo-Moy (2018).

Para la recolección del zooplancton se integraron cuatro profundidades (subsuperficie, 30 % de la zona fótica, 60 % de la zona fótica, y límite de la zona fótica) dentro de esta zona en cada sitio de muestreo, tomando un total de 20 litros con una botella de Schindler, de los cuales se extrajeron 500 ml para evaluar la biomasa fitoplanctónica, en tanto que el volumen restante se filtró en un tamiz con poro de 60 µm, y la muestra se concentró en un vial de 50 ml para determinar la composición y la densidad del zooplancton en la zona fótica (Estrada-Posada, 2007). El zooplancton





**Figura 1.** Sitios de muestreo en el eje del río Chico, embalse Riogrande II (Ch ar: río Chico arriba, Ch ab: río Chico abajo y Pr: presa).  
Fuente: Estrada-Posada & Giraldo-Moy, 2019

se conservó en frío y, horas después, se fijó con una mezcla de azúcar y solución de Transeau (formol al 37 %, alcohol al 96 % y agua, en proporciones de 1:3:6) para controlar las deformaciones (Haney & Hall, 1973).

Las muestras para evaluar la biomasa fitoplanctónica se almacenaron en botellas oscuras a 4 °C para analizarlas posteriormente mediante el método de la clorofila *a* usando filtros de celulosa ( $\varnothing=45 \mu\text{m}$ ) y etanol caliente al 96 % como solvente extractor, y acidificando el extracto con HCl 0.01 N para diferenciar entre clorofila *a* y feopigmentos, según el protocolo de Sartory & Grobbelaar (1984).

Para determinar la tasa de consumo o daño de la membrana de las colonias de *Volvox* por parte de *A. volvocicola*, se empleó un microscopio fotónico y una cámara de Sedgwick-Rafter, con el fin de contabilizar los mililitros necesarios para obtener 100 colonias de *Volvox*, ya fuesen sanas o perforadas. Simultáneamente, se registró la densidad de *A. volvocicola* y los huevos en cada colonia para estimar la tasa de infección. El número de organismos hallados y el volumen filtrado se emplearon para estimar la densidad de cada especie por litro.

El porcentaje de daño de la membrana de la colonia se estimó proyectando en hojas de papel las imágenes observadas en el microscopio para dibujar los diferentes contornos a escala de la membrana que contenía la colonia y del área dañada; toda la esfera y las áreas dañadas (huecos en la membrana) se cortaron y luego se pesaron en una balanza analítica; el área dañada se expresó como porcentaje del total del área de la esfera (Ganf, *et al.*, 1983).

La determinación taxonómica de ambas especies se hizo usando las guías de identificación de Pennak (1989), Shiel & Koste (1992), Nogrady, *et al.*, 1993; Shiel (1995), Canter-Lund & Lund (1995), y Nozaki (2003).

**Análisis numérico de los datos.** Se hizo un análisis estadístico descriptivo de los datos de las variables bióticas y abióticas. Para ello se usaron la media aritmética y la mediana como medidas de tendencia central, y la desviación estándar y el coeficiente de variación de Pearson como medidas de dispersión absoluta y relativa, respectivamente.

Las diferencias con significación estadística entre los sitios de muestreo y entre las fechas según las variables abióticas, se determinaron mediante un análisis de varianza (pruebas de comparaciones múltiples) y un análisis *post hoc* de Tukey para comparar las medias en las distribuciones que cumplieron con los supuestos exigidos por la estadística paramétrica. Las pruebas de Kruskal-Wallis y la U de Mann-Whitney (*post hoc*) se usaron para comparar las medianas en aquellas variables que después de haberlas sometido a diferentes transformaciones no cumplieron con las exigencias de los análisis paramétricos.

Las diferencias espaciales y temporales de las densidades de ambas especies y las tasas de infección y de daños de la membrana colonial, se definieron mediante un análisis de varianza (ANOVA de dos vías, espacio y tiempo) y la prueba de Newman-Keuls para la comparación múltiple de medias.

El grado de dependencia de las densidades de *Volvox* en relación con *A. volvocicola* y otras variables, se determinó mediante un análisis de regresión lineal simple en cada sitio,

considerando variables como la densidad de *Ascomorphella*, la cantidad de huevos del rotífero, la cantidad de colonias de *Volvox* dañadas, y el porcentaje de daño de la membrana. Todos los análisis se efectuaron con los programas estadísticos STATGRAPHICS Plus 4.0, STATISTICA 7.0 y MVSP 3.13.

### Resultados

Con un n de 35, correspondiente a las fechas de muestreo, se encontraron diferencias estadísticamente significativas para los tres sitios de muestreo en 12 de las variables abióticas evaluadas (Tabla 1). Para las formas de nitrógeno (N-NO<sub>3</sub>,

N-NH<sub>3</sub>, NTK), la demanda química de oxígeno (DQO), el hierro total y el manganeso no se encontraron diferencias estadísticamente significativas. El mayor contraste se observó en los dos extremos del eje longitudinal del brazo del río Chico: el sitio río Chico arriba, ubicado en la entrada del río al embalse, con poca profundidad, y el sitio de la presa, que fue el más profundo y amplio, ubicado en el centro del embalse.

El sitio río Chico arriba presentó mayores valores de temperatura, oxígeno disuelto, conductividad eléctrica, pH, turbidez, fósforo soluble reactivo y las diferentes formas de sólidos. En contraste, en la presa se registraron valores

**Tabla 1.** Tendencia central y de dispersión de las variables ambientales evaluadas en la zona fótica en tres sitios de muestreo en el embalse Riogrande II. Las primeras doce variables presentaron diferencias espaciales (pruebas ANOVA y *post hoc*: Tukey o U de Mann Whitney; en negrita, el promedio del sitio diferente), agosto 2002 – julio 2003

Variable ANOVA/ <i>post hoc</i>	Grados de libertad	Estadístico	Sitios de muestreo		
			Río Chico arriba	Río Chico abajo	Presa
Profundidad máxima (m) F=83,41, p<0,01	35	Promedio	<b>13,13</b>	26,53	35,52
		CV (%)	22,41	24,24	17,00
Extensión de zona fótica (m) F=11,10, p<0,01	35	Promedio	<b>3,37</b>	5,53	5,06
		CV (%)	43,12	31,69	29,71
Temperatura del agua (°C) F=6,60, p<0,01	35	Promedio	<b>22,60</b>	21,30	20,70
		CV (%)	4,50	3,20	4,66
Oxígeno disuelto (mg/l) X <sup>2</sup> =22,75, p<0,01	35	Promedio	<b>8,00</b>	7,15	6,72
		CV (%)	18,93	12,32	22,40
Conductividad eléctrica (uS/cm) F=16,32, p<0,01	35	Promedio	<b>47,60</b>	38,90	36,30
		CV (%)	9,41	9,50	11,00
pH (unidades) X <sup>2</sup> =49,63, p<0,01	35	Promedio	<b>9,61</b>	9,11	8,92
		CV (%)	3,70	6,44	6,56
Turbidez (FTU) X <sup>2</sup> =19,49, p<0,01	35	Promedio	<b>28,55</b>	9,31	10,55
		CV (%)	257,30	57,48	66,51
Sólidos totales (mg/L) X <sup>2</sup> =19,04, p<0,01	35	Promedio	<b>80,60</b>	68,60	64,80
		CV (%)	24,40	20,26	20,79
Sólidos suspendidos total (mg/L) X <sup>2</sup> =27,06, p<0,01	35	Promedio	<b>16,23</b>	7,36	7,47
		CV (%)	102,63	31,76	33,92
Sólidos volátiles totales (mg/L) F=7,17, P<0,01	35	Promedio	<b>53,20</b>	43,40	37,80
		CV (%)	27,45	30,14	30,57
Sólidos disueltos (mg/L) X <sup>2</sup> =10,19, p<0,05	35	Promedio	<b>64,33</b>	61,25	57,32
		CV (%)	22,44	22,47	22,14
Fósforo soluble reactivo (mg/L) F=6,24, p<0,01	11	Promedio	<b>0,14</b>	0,07	0,04
		CV (%)	54,70	129,88	218,53
Nitratos (mg/L) p>0,05 D.N.S.	11	Promedio	1,57	1,56	1,52
		CV (%)	61,48	62,25	61,23
NH <sub>4</sub> (mg/L) p>0,05 D.N.S.	11	Promedio	0,38	0,19	0,26
		CV (%)	104,22	144,88	106,11

D.N.S.: diferencias estadísticamente no significativas, en negrilla los valores que mostraron diferencias significativas

menores de las variables antes mencionadas y mayor profundidad. El sitio río Chico abajo presentó valores medios o menores para la mayoría de las variables, y los mayores promedios para la extensión de la zona fótica (Tabla 1). Los tres sitios de muestreo presentaron estratificación térmica y química en el eje gravedad-luz, con mezcla del agua metalimnética dentro de la capa superficial y con hipolimnio anóxico durante el año de muestreo (Mazo, *et al.*, 2015).

Las concentraciones promedio de clorofila **a** presentaron diferencias estadísticamente significativas (ANOVA,  $F=22,30$ ;  $p<0,01$ ,  $gl=35$ ). La prueba U de Mann-Whitney permitió determinar que el sitio río Chico arriba fue diferente y presentó los mayores valores (109,3 ug/l) en los meses de abril y mayo de 2003, llegando a ser seis veces más que el promedio registrado para la presa (18,5 ug/l) y cuatro veces mayor que río Chico abajo (25,9 ug/l).

Las densidades de las colonias de *Volvox* fueron mayores en el sitio río Chico arriba, con picos de hasta 2.547 ind/l, tanto que en los sitios río Chico abajo y presa las densidades máximas fueron de 342 y 125 ind/l, respectivamente. Estos picos de densidades de *Volvox* y otros menores se registraron a finales de octubre de 2002 (río Chico abajo), noviembre de 2002 (en los tres sitios), primera quincena de abril y junio de 2003 (río Chico arriba y presa) (Figura 2). Además, *Volvox* se detectó en 32 de los 35 muestreos realizados en, por lo menos, un sitio de muestreo. La mayor frecuencia de colonias de *Volvox* se observó en río Chico arriba, con 26 fechas de muestreo, río Chico abajo, con 19, y presa, con 17.

Con base en estos hallazgos, la densidad de *Volvox* presentó diferencias estadísticamente significativas en la dimensión espacial (ANOVA,  $F=4,43$ ;  $p<0,01$ ). En este sentido, la prueba de Newman-Keuls indicó que río Chico arriba fue diferente (por presentar las mayores densidades), en tanto que los sitios río Chico abajo y presa no mostraron diferencias significativas entre ellos y registraron las menores densidades (Figura 2).

También se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la dimensión temporal para las densidades de *Volvox* (ANOVA,  $F=2,59$ ;  $p<0,01$ ). La prueba de Newman-Keuls indicó que solo noviembre de 2002, cuando se presentó el mayor pico de densidad en el sitio río Chico arriba, difirió en cuanto a las densidades de *Volvox*.

*Ascomorphella volvocicola* se encontró en los tres sitios de muestreo en las diferentes épocas del año, coincidiendo con la presencia de *Volvox*. En los análisis microscópicos no se observaron individuos de vida libre del rotífero, todos estaban dentro de las colonias de *Volvox*. La densidad de *A. volvocicola* presentó un máximo de 166,67 ind/l en río Chico arriba (noviembre de 2002), de 12,75 ind/l en presa (junio de 2003) y de 11,25 ind/l en río Chico abajo (octubre de 2002) (Figura 2).

Se observaron diferencias temporales y espaciales de la abundancia de *A. volvocicola*, con picos de densidad en las mismas fechas que *Volvox*: a finales de octubre de 2002 (en río Chico abajo), noviembre de 2002 (en los tres sitios), y

primera quincena de abril de 2003 y de junio de 2003 (en río Chico arriba y presa) (Figura 2). Durante 16 fechas de muestreo no se registraron individuos de *A. volvocicola* en ninguno de los tres sitios.

Los huevos de *A. volvocicola*, al igual que las colonias de *Volvox* y el rotífero, presentaron tres picos de densidad en los mismos meses, con mayor variabilidad en los datos de densidad en el sitio río Chico arriba (comparado con los sitios río Chico abajo y presa) (Figuras 3 y 4). La cantidad de huevos por colonia varió entre cero (0) y cuatro (4).

En 13 fechas de muestreo (37,14 %) las colonias de *Volvox* no presentaron infestación de *A. ascomorphella*; es decir, no se observaron evidencias de consumo o daños en la membrana, ni presencia del rotífero o sus huevos (Figuras 2 y 3).

En cuanto al daño de la membrana de *Volvox*, se registraron diferentes porcentajes de consumo (entre 5 y 52 %) (Figura 3), pero sin diferencias estadísticamente significativas entre los sitios de muestreo; sin embargo, se encontraron diferencias en el tiempo (ANOVA,  $F=5,03$ ;  $p<0,01$ ), siendo noviembre de 2002 el mes diferente (según la prueba de Newman-Keuls *post hoc*), pues se observó mayor porcentaje de daño en la membrana.

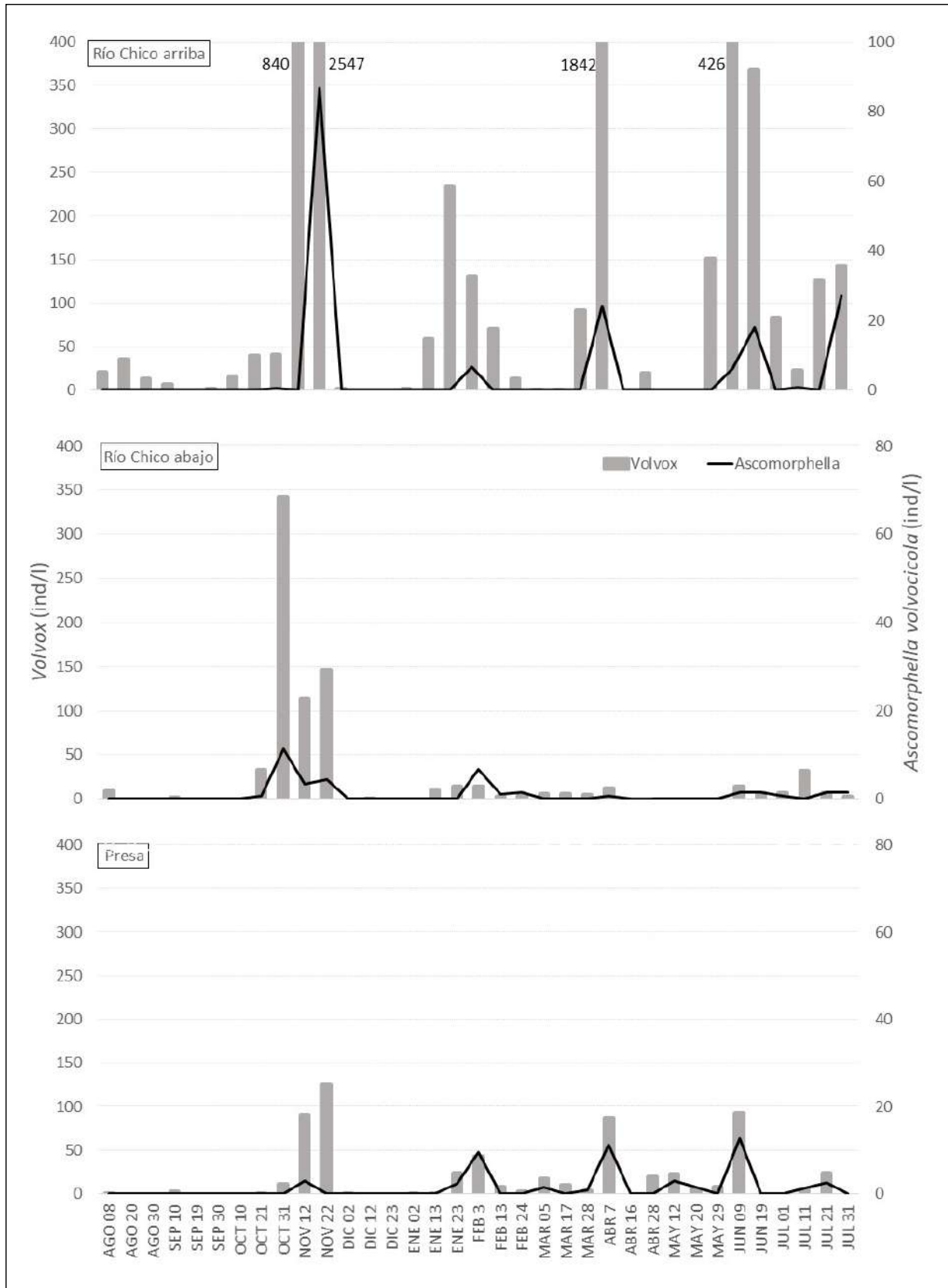
Durante los picos de densidad de *Volvox*, todas las colonias presentaron algún tipo de daño en la membrana o infestación (entendida como presencia de huevos o adultos de *A. volvocicola*) en el sitio de la presa, mientras que en río Chico arriba se observó que el 62,60 % de las colonias presentó daños o infestación, y en río Chico abajo se registró el menor porcentaje de daño o infestación (10,50 %).

En cuanto a las tasas de incremento o descenso de las abundancias del rotífero y el alga, se encontró que *A. volvocicola* apareció luego de *Volvox* y ambas disminuyeron al mismo tiempo, patrón que se cumplió para todos los sitios de muestreo (Figura 2).

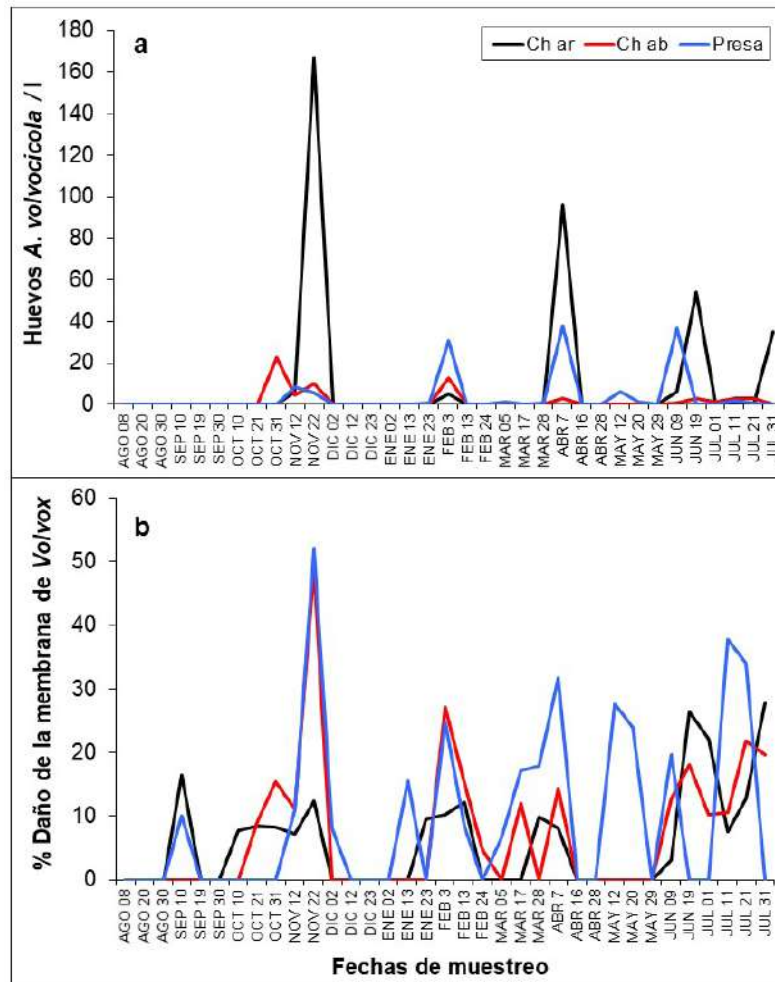
Mediante el análisis de regresión lineal simple se estableció que no hubo relaciones significativas de las densidades de *Volvox* ni de *A. volvocicola* con factores abióticos, en tanto que sí se encontraron relaciones significativas de *Volvox* con algunas variables bióticas. Estos análisis evidenciaron la relación de las densidades de *Volvox* con la variación de la abundancia del rotífero (en los tres sitios), con el número de huevos de *A. volvocicola* (en río Chico arriba y Chico abajo), el porcentaje de daño de la membrana (en río Chico abajo) y la cantidad de individuos de *Volvox* dañados (en río Chico arriba y presa) (Tabla 2).

## Discusión

El embalse Riogrande II es un cuerpo de agua eutrófico con las mayores concentraciones de nutrientes (fósforo), clorofila **a** y sólidos en la cola del embalse (río Chico arriba), y con menor concentración de estas variables hacia los tramos más profundos y leníticos (río Chico abajo y presa). Este patrón está relacionado con la retención, la sedimentación y la mineralización del material aportado por la cuenca



**Figura 2.** Dinámica temporal y espacial de la densidad de colonias de *Volvox* y de individuos de *Ascomorphella volvocicola* en el embalse Riogrande II, agosto 2002 – julio 2003. En tres sitios de monitoreo: río Chico arriba, río Chico abajo y presa



**Figura 3.** Registros de infestación por *Ascomorphella volvocicola* en colonias de *Volvox* en tres sitios de muestreo en el embalse Riogrande II. **a.** Densidad de huevos del rotífero. **b.** Porcentaje de daño en la membrana, agosto 2002 – julio 2003. Ch ar: río Chico arriba, Ch ab: río Chico abajo y Pr: presa

afluente, que se presenta en el primer tramo del recorrido de los ríos represados (Armengol, *et al.*, 1999, Espíndola, *et al.*, 2000, Duggan, *et al.*, 2002, Armengol, *et al.*, 2009). En el presente estudio, dicho patrón condujo a predecir inicialmente que las poblaciones de *Volvox* del embalse Riogrande II presentarían densidades diferenciadas en el espacio gracias a la heterogeneidad en las concentraciones de los nutrientes.

Las tendencias físicas y químicas encontradas en el brazo del río Chico fueron heterogéneas en el eje longitudinal. Estas condiciones abióticas favorecen el desarrollo diferente tanto en el espacio como en el tiempo del fitoplancton y del zooplancton (Lampert & Sommer, 1997), lo que explicaría la mayor biomasa de fitoplancton (cuantificada como clorofila *a*) en el sitio río Chico arriba. Sin embargo, según los resultados de los análisis estadísticos, las diferencias en el ambiente, caracterizado a partir de 20 variables, no parecen relacionarse con la dinámica de las poblaciones de *Volvox* y *A. volvocicola*.

Algunos reportes señalan que las especies de *Volvox* se ven afectadas por la concentración de calcio en el agua (variable no evaluada en esta investigación), y pueden ser estimuladas a desplazarse en la columna de agua (eje vertical) cuando el ambiente es eutrófico y presentan orientación fototáctica (Moss, 1972; Ganf, *et al.*, 1983, Reynolds, 2006).

Investigadores como Lampert & Sommer (1997) y Drescher, *et al.* (2009) han reportado la habilidad de las colonias de *Volvox* para migrar verticalmente, llegando a desplazarse a una velocidad de  $1 \text{ mm s}^{-1}$  (Sommer & Gliwicz, 1986). Cualquier factor de presión o de insuficiencia, como el de los nutrientes o la luz, puede ser resuelto por las colonias de *Volvox*, ya que se ha reportado que durante el día estas algas permanecen en la zona fótica para captar la luz necesaria y en la noche migran a las profundidades donde se encuentran disponibles los nutrientes (Sommer & Gliwicz, 1986).

Los resultados obtenidos indican que *A. volvocicola* es un endoparásito obligado que predomina en los ambientes y



**Figura 4.** *Ascomorphella volvocicola* parasitando *Volvox*. Fotografía: 400X, tomada por las autoras, 2007

**Tabla 2.** Valores obtenidos en las regresiones lineales para describir las relaciones entre la densidad de *Volvox* y las variables bióticas en cada sitio ( $p < 0,01$ )

Sitio	Variable	r	Tipo de relación
Río Chico arriba	Densidad <i>Ascomorphella</i>	0,86	Lineal
	Huevos	0,93	Lineal
	Número de <i>Volvox</i> dañados	0,93	$\sqrt{X}$
Río Chico abajo	Densidad <i>Ascomorphella</i>	0,86	Lineal
	Huevos	0,87	Lineal
	Porcentaje de daño membrana	0,59	$\sqrt{Y}$
Presa	Densidad <i>Ascomorphella</i>	0,68	$\sqrt{Y}$
	Número de <i>Volvox</i> dañados	0,93	$\sqrt{X}$

en las épocas en que aparecen las colonias de *Volvox*, ya que no se encontró fuera de las colonias ni en épocas diferentes. La aparición de este rotífero ocurre después de que esta clorofícea aflora y la densidad disminuye cuando *Volvox* comienza a decaer. Los escasos reportes de *A. volvocicola* en los inventarios de este estudio pueden deberse a que no apareció en todas las ocasiones en que floreció *Volvox*. En un tercio de los muestreos en el embalse Riogrande II no se observaron estos rotíferos, sin embargo, se presentaban colonias de *Volvox*. Los picos de densidad de *A. volvocicola* posiblemente están asociados con mayores densidades de su hospedero, de ahí su ausencia cuando las densidades de *Volvox* eran bajas.

La presencia de colonias de *Volvox* que portaban únicamente huevos puede indicar que el rotífero tiene un patrón de uso itinerante de las colonias de *Volvox*, que responde a la ruptura de la membrana, el consumo de una parte de esta, la reproducción y la postura de los huevos en el interior de la colonia y, luego, el abandono del alga para repetir el proceso en otras colonias y así continuar su ciclo de vida, hecho también reportado por **Ganf, et al.** (1983). Este tipo de ciclo de vida ambulante de *A. volvocicola* en el embalse Riogrande II puede llegar a producir el daño de hasta el 60 % de la membrana en las colonias de *Volvox* parasitadas, posiblemente como resultado de varios individuos parásitos. Esta estrategia ambulante también permite que quede suficiente alimento para los rotíferos hijos cuando salen de sus huevos.

En cuanto al rotífero *A. volvocicola*, se concluyó que su presencia, densidad y reproducción no dependieron de las condiciones abióticas del embalse, sino de la presencia de *Volvox*, condición propia de los parásitos (**Ebert, 2005**), los depredadores o los herbívoros altamente especializados (**Lampert & Sommer, 1997**). Puesto que, en ningún momento, el rotífero parásito *A. volvocicola* redujo la abundancia de colonias de *Volvox*, se infiere que tanto el alga clorofita como el rotífero tenían suficientes recursos. El avance de la infección o su eficiencia dependen de la diferencia entre la tasa de incremento de las poblaciones del hospedero y del parásito; si el hospedero presenta limitaciones ambientales, su tasa de incremento tiende a disminuir, lo que haría vulnerable la estabilidad de la población ante la infección del parásito (**Lampert & Sommer, 1997**).

La estrecha relación entre *A. volvocicola* y *Volvox* lleva a postular que la presencia de este rotífero estuvo completamente ligada a la aparición y florecimiento de *Volvox*, como también se ha reportado en cuerpos de agua de otras latitudes (**Ganf, et al., 1983**). En las diferentes especies de fitoplancton existentes en el embalse Riogrande II no se encontraron individuos de *A. volvocicola* infectando otras algas, por lo tanto, esta especie de rotífero es altamente especializada y solo infecta al género *Volvox*.

Autores como **Canter-Lund & Lund (1995)** consideran a *Volvox* como el hábitat de *A. volvocicola*. **Wallace & Snell (2001)** hacen referencia a este rotífero como una especie depredadora dentro de la colonia de *Volvox* (Tabla 3). Para otros autores, como **Ganf, et al. (1983)**, este rotífero es un parásito cuya presencia se relaciona estrechamente con la de *Volvox*, pues al igual que en el presente estudio, no hallaron individuos de vida libre ni asociados con otras algas. Según los resultados del presente estudio, la especie *A. volvocicola* se comporta como un parásito de alta especificidad y dependencia que aparece solo durante los florecimientos de *Volvox* y, además, tiene la capacidad de ocasionar daños de magnitud importante sobre la membrana.

Teniendo en cuenta los resultados, y retomando la hipótesis formulada, esta debe rechazarse en cuanto al control de los nutrientes y del endoparásito sobre *Volvox*,

**Tabla 3.** Consideración del uso dado por *A. volvocicola* a las colonias de *Volvox* según diferentes autores

Autor	Año	Hábitat	Hospedero-parásito	Presa-depredador
Ehrenberg (May, 1989)	1835		X	
Gosse	1852		X	
Williams	1852		X	
Edmonson	1959	X		
Pennak	1989		X	
Ganf, <i>et al.</i>	1983		X	
Shiel & Koste	1992		X	
Canter-Lund & Lund	1995	X		
Wallace & Snell	2001			X
Fontaneto & Smet	2015		X	

y aceptarse en lo que respecta al hecho de que la dinámica poblacional del rotífero *A. volvocicola* está determinada por la dinámica del alga, lo cual respondería al hecho de que *Volvox* puede escoger su entorno, mientras que *A. volvocicola*, al ser un endoparásito altamente especializado, no puede hacerlo, pues cumple su ciclo de vida dentro de las colonias de *Volvox*. La habilidad de migración de *Volvox* sería una de las razones por las que el rotífero no diezma las poblaciones de esta alga; otra podría ser la alta disponibilidad de nutrientes en el sitio río Chico arriba, lo que ayuda a que dicha alga mantenga una tasa de reproducción mayor que la del rotífero parásito.

Por último, en el embalse Riogrande II no existe una regulación de las densidades de *Volvox* según los nutrientes, ya que este se encuentra en una condición eutrófica, lo que permite que haya disponibilidad todo el tiempo, con predominio de esta condición en la cola del río Chico (Estrada-Posada, 2007; Zabala, 2013 y Villabona, *et al.*, 2015).

### Agradecimientos

Las autoras agradecen a los funcionarios del embalse Riogrande II y de las Empresas Públicas de Medellín que hicieron posible las jornadas de toma de muestras. Al profesor John Jairo Ramírez Restrepo, por facilitar el espacio y los equipos necesarios para el procesamiento de las muestras. Al profesor Abel Díaz por el apoyo en el análisis estadístico. Al equipo humano y académico del Laboratorio de Limnología del grupo LimnoBasE, del Instituto de Biología de la Universidad de Antioquia, en cuya colección biológica se mantuvieron las muestras de plancton recolectadas por Estrada-Posada (2007). A los revisores anónimos por sus oportunos aportes.

### Contribución de las autoras

Las autoras declaran haber participado activamente en cada una de las fases del estudio y la preparación del manuscrito y en todo lo concerniente a la gestión, procesamiento, análisis y discusión de la información aquí descrita.

### Conflicto de intereses

Las autoras declaran no tener conflictos de intereses que puedan de alguna manera influir en la transparencia u objetividad del proceso de revisión. Tampoco tienen conflictos de intereses personales ni de tipo financiero.

### Referencias

- Armengol, J., García, J.C., Comerma, M., Romero, M., Dolz, J., Roura, M. Han, B. P., Vidal, A., Simek, K. (1999). Longitudinal Processes in Canyon Type Reservoirs: The case of Sau (N.E. Spain). En: Theoretical Reservoir Ecology and its Applications. Tundisi J. G. y Straskraba M. (eds.). p. 313-345.
- Armengol, J., Rodríguez, J. J., García, J.C., Ordóñez, J., Marcé, R. (2009). La gestión de los embalses en relación a la calidad del agua en condiciones de sequía extrema. Ingeniería del Agua. 16 (4): 285-294.
- Brumley, D. R., Polin, M., Pedley, T. J., & Goldstein, R. E. (2015). Metachronal waves in the flagellar beating of *Volvox* and their hydrodynamic origin. Journal of the Royal Society Interface. 12 (108): 20141358.
- Canter-Lund, H. M., Lund, J. W.G. (1995). Freshwater algae: Their microscopic world explored. Bristol: Biopress. p. 380.
- Chandra, S., Rawat, D. (2017). Species richness estimate of freshwater rotifers (Animalia: Rotifera) of western Maharashtra, India with comments on their distribution. Current Science. 112 (4): 695-698.
- De Smet, W. H. (2006). Asciaporrectidae, a new family of Rotifera (Monogononta: Ploima) with description of *Asciaporrecta arcellicola* gen. et sp. nov. and *A. difflugicola* gen. et sp. nov. inhabiting shells of testate amoebae (Protozoa). Zootaxa. 1339: 31-49.
- Drescher, K., Leptos, K. C., Tuval, I., Ishikawa, T., Pedley, T. J., Goldstein, R. E. (2009). Dancing *Volvox*: Hydrodynamic bound states of swimming algae. Physical Review Letters. 102 (16): 168101.
- Duggan, I. C., Green, J. D., Shiel, R. J. (2002). Distribution of rotifer assemblages in North Island, New Zealand, lakes: Relationships to environmental and historical factors. Freshwater Biology. 47: 195- 206.

- Ebert, D.** (2005). Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in *Daphnia*. National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. p. 98.
- Edmondson, W. T.** (1959). Freshwater Biology. New York, E.U.A. John Willey & Sons, Inc. p. 1248.
- EPM – Empresas Públicas de Medellín.** (2005). Cincuenta años de hidrometeorología en Empresas Públicas de Medellín. Revista Hidrometeorológica. **1** (1): 1-150.
- EPM – Empresas Públicas de Medellín.** (2019). Institucional, nuestras plantas. Fecha de consulta: 20 de julio de 2019. Disponible en <https://www.epm.com.co>
- Espíndola, E.L.G., Matsumura-Tundisi, T., Rietzler, A. C., Tundisi, J. G.** (2000). Spatial heterogeneity of the Tucuruí reservoir (State of Parana, Amazonia, Brazil) and the distribution of zooplanktonic species. Revista Brasileira de Biología. **60**: 179-194.
- Esteves, F. A.** (2011). Fundamentos de limnología. 3a. Edición. Río de Janeiro. Brazil. Editora Interciencia Ltda. p. 790.
- Estrada-Posada A. L.** (1999). Variação espacial e temporal da comunidade zooplancônica do Reservatório “La Fé”, Antioquia, Colombia. Tesis de maestría. [Sao Paulo (Brasil)]: Universidad de São Paulo. p. 78.
- Estrada-Posada, A. L.** (2007). Variación de la estructura y la distribución del zooplancton en función de gradientes longitudinales abióticos y bióticos en el embalse Riogrande II (Antioquia), Colombia. Tesis de Doctorado en Biología, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia.
- Estrada-Posada, A. L. & Giraldo-Moy, M. A.** (2018). Dinámica de la dieta de *Asplanchna girodi* (De Guerne. 1888) en un embalse tropical, Colombia. Orinoquia – Universidad de los Llanos – Villavicencio, Meta. Colombia. **22** (2): 189-203.
- Fernando, C. H.** (2002). A guide to tropical freshwater zooplankton: Identification, ecology and impact on fisheries. Leiden, The Netherlands. Backhuys Publishers.
- Fontaneto, D. & De Smet, W.** (2015). 4. Rotifera. Handbook of zoology, Gastrotricha and Gnathifera. 217-300.
- Ganf, J. G. G., Shiel, R. J., Merrick, C. J.** (1983). Parasitism: The Possible Cause of the Collapse of a *Volvox* Population in Mount Bold Reservoir, South Australia. Aust. Journal Marine. Freshwater. Res. **34**: 489-94.
- Gosse, P.H.** (1852). On the Notommata parasita Ehrbg., a rotiferous animal inhabiting the spheres of *Volvox globator*. Trans. Microsc. Soc. London. **3**: 143-146.
- Haney, J. F. & Hall, D. J.** (1973). Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera. Limnology Oceanography. **18**: 331-333.
- Kirk, D. L.** (2004). *Volvox*. Current biology. **14** (15): R599-R600.
- Kirk, D. L.** (2005). *Volvox*: A search for the molecular and genetic origins of multicellularity and cellular differentiation. Vol. 33. Cambridge University Press. p. 381.
- Koste, W.** (1978). ROTATORIA. Uberordnung Monogononta. Vol. II. Berlín, Alemania. p. 234.
- Lampert, W. & Sommer, U.** (1997). Limnoecology: The ecology of lakes and streams. New York, Oxford University Press. p. 382.
- Margalef, R.** (1983). Limnología. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. p. 1010.
- Martínez-Silva, P.** (2015). Variación espacio-temporal de microalgas acuáticas del embalse de Betania–Huila y su relación con la calidad del agua. Revista Intropica. **10**: 11-19.
- Martínez Silva, P., Muñoz Y. J. L., Losada B. L. C., Rodríguez, S. R.** (2018). Composition of the Phytoplankton Community in the First Stages of the Quimbo Dam Life Cycle in Huila–Colombia. Contemporary Engineering Sciences. **11** (19): 907-924.
- May, L.** (1989). Epizoic and parasite rotifers. Hydrobiologia. **186/187**: 59-67.
- Mazo, B. D., Ramírez-Restrepo, J. J., Díaz-C, A.** (2015). Caracterización física y química del embalse Riogrande II (Antioquia), Colombia. Actualidades Biológicas, **37** (103): 155-168.
- Moss, B.** (1972). The Influence of Environmental Factors on the Distribution of Freshwater Algae: An Experimental Study: I. Introduction and the Influence of Calcium Concentration. The Journal of Ecology. **60** (3): 917-932.
- Nogrady, T., Wallace, R. L., Snell, T. W.** (1993). Rotifera: Biology, ecology and systematics. Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the World. The Netherlands. SPB Academic Publishing. p. 142.
- Nozaki, H.** (2003). Flagellated green algae. En: Wehr, J.D., Sheath, R.G. (Eds). Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification. Academic Press. p. 918.
- Pennak, R. W.** (1989). Freshwater invertebrates of the United States. Tercera edición. New York, E.U.A. John Willey y Sons, Inc. p. 628.
- Ramírez, J. J.** (1986). Fitoplancton de red en el embalse de El Peñol, Colombia. Actualidades biológicas. **15** (56): 2-13.
- Reynolds, C. S.** (2006). The ecology of Phytoplankton. Cambridge University Press. p. 535.
- Ricklefs, R. E.** (1998). Invitación a la ecología: la economía de la naturaleza. España. Ed. Médica Panamericana S.A. p. 692.
- Sánchez, C.** (2000). Origen y evolución del parasitismo. Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza. Sdad. Coop. De Artes.
- Sartory, D. P. & Grobbelaar, J. U.** (1984). Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. Hydrobiologia. **114**: 177-187.
- Sendacz, S.** (1993). Distribuição geográfica de alguns organismos zooplancônicos na America do Sul. Acta Limnologica Brasiliensia. **6**: 31-41.
- Shiel, R.J. & Koste, W.** (1992). Rotifera from Australian Inland waters VIII. Trichocercidae (Monogononta). Transactions of the Royal Society of South Australia. **116** (1):1-27.
- Shiel, R. J.** (1995). A guide to identification of rotifers, cladocerans and copepods from Australian inland waters. Albury, Australia. Co-operative Research Centre for Freshwater Ecology. p. 144.
- Sommer, U. & Gliwicz, Z. M.** (1986). Long range vertical migration of *Volvox* in tropical Lake Cahora Bassa (Mozambique). Limnology and Oceanography. **31** (3): 650-653.
- Stiling, P.D.** (1996). Ecology: theories and Applications. Tercera edición. University of South Florida. Prentice Hall, New Jersey. p. 539.
- van Donk, E. & Voogd, H.** (1998). Control of *Volvox* blooms by Hertzwigia, a rotifer. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen. **26** (4): 1781-1784.
- Villabona-González, S. L., Buitrago-Amariles, R. F., Ramírez-Restrepo, J. J., Palacio-Baena, J. A.** (2014). Biomasa de rotíferos de dos embalses con diferentes estados tróficos



- (Antioquia, Colombia) y su relación con algunas variables limnológicas. *Actualidades Biológicas*. **36** (101): 149-162.
- Villabona-González, S. L., Ramírez-Restrepo, J. J., Palacio-Baena, J. A., Bonecker, C. C.** (2015). Respuesta de la biomasa zooplanctónica a los gradientes de estado trófico y precipitación de un embalse tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **39** (152): 374-388.
- Wallace, R. L. & Snell, T. W.** (2001). Phylum Rotifera. En: Thorp, J. H., Covich, A. P. *Ecology and classification invertebrates of North American Freshwater Invertebrates*. USA. 3a ed. Academic Press. 173-236.
- Wetzel, R. G.** (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. USA. 3a ed. Academic Press. p. 1006.
- Williams, J.** (1852). On the occurrence of parasitic Rotifera in *Volvox globator*. *Trans. Microsc. Soc. London*. **3**: 129-131.
- Zabala, A.M.** (2013). Evaluación del estado trófico del embalse Riogrande II Antioquia, Colombia) a través del comportamiento espacial y temporal de los nutrientes (Trabajo de grado). Universidad de Antioquia. Medellín.

# Sucesión vegetal en áreas de minería a cielo abierto en el bosque pluvial tropical del departamento del Chocó, Colombia

## Open sky mining and plant succession in a tropical pluvial forest in Chocó, Colombia

© Giovanni Ramirez<sup>1</sup>, © J. Orlando Rangel-Ch.<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico “John von Neumann”;  
Doctorado en Biología, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

### Resumen

Se caracterizaron las comunidades vegetales (composición florística y estructura) en tres sectores de minas abandonadas hace 30, 15 y 5 años, ubicadas en el corregimiento de Jigualito, municipio de Condoto, departamento del Chocó, Colombia. En cada área se establecieron cinco parcelas de 500 m<sup>2</sup> de superficie, en las cuales se registraron y midieron los individuos de todos los estratos definidos según la altura. Se constató que la riqueza aumenta y los valores de las abundancias disminuyen en la medida en que se incrementa el tiempo de recuperación, lo cual favorece el aumento de la diversidad y la aparición de una estructura más compleja que pasa de tres estratos en los cinco primeros años a cinco estratos claramente definidos después de 30 años de regeneración natural del bosque. Los resultados se contrastaron con los de un bosque testigo, y se observó que después de 30 años, la comunidad vegetal se encuentra aproximadamente en un 50 % de sus condiciones iniciales en cuanto a la composición florística y el arreglo de la estructura y la arquitectura. Sin embargo, esta nueva comunidad es completamente diferente a la del bosque testigo, lo cual es evidencia de que la actividad minera ocasiona una serie de alteraciones y transformaciones que hacen bastante improbable que se retorne a la condición inicial del bosque pluvial.

**Palabras clave:** sucesión vegetal; bosque pluvial tropical; minería a cielo abierto; riqueza; ecología.

### Abstract

We characterized the plant communities in three mining sites abandoned 30, 15, and 5 years ago, all of them located in the village of Jigualito, municipality of Condoto, department of Chocó (Colombia). We established five plots of 500 m<sup>2</sup> in each of these areas where we recorded and measured the individuals in all the strata defined according to their height. We observed how the richness has increased and the abundance has decreased as the time of recovery augmented and how a more complex structure has appeared to include three strata in the first five years to five clearly defined strata after 30 years of natural forest regeneration. We contrasted this floristic composition and the forest structure and architecture with those of a control forest. After 30 years, the plant community had reached approximately 50 % of its initial conditions as regards the floristic composition, however, the arrangement of the structure and the architecture is completely different from that of the control forest. These results evidenced that open sky mining activities cause a series of alterations and transformations that make the recovery of the initial configuration of humid forests very unlikely.

**Keywords:** Plant succession; tropical rain forest; open sky mining; richness; ecology.

### Introducción

La actividad minera mecanizada en la región chocoana del Pacífico desde 1950 ha afectado drásticamente sus ambientes y ecosistemas, especialmente en la región del distrito minero del San Juan, modificando la estructura hídrica e hidrológica de la zona y alterando sus ecosistemas (Leal, 2009). Como consecuencia de la intervención se degradaron numerosas áreas naturales en las que, después de muchas décadas de abandono de la explotación, todavía

se nota el impacto, ya que la complejidad, el vigor y la diversidad características de esta selva húmeda ya no son evidentes. Actualmente, las áreas remanentes no tienen conectores biofísicos que permitan su articulación con

#### \*Correspondencia:

J. Orlando Rangel-Ch; [jorangelc@unal.edu.co](mailto:jorangelc@unal.edu.co)

Recibido: 16 de mayo de 2019

Aceptado: 12 de agosto de 2019

Editor: Elizabeth Castañeda

bloques originales de selva, por lo cual no se ha logrado la integración de los grupos biológicos ni el desarrollo de las funciones ecológicas básicas.

La tecnología que hoy se emplea en la minería de oro y platino a cielo abierto cambió sus prácticas extractivas, lo que ha multiplicado el impacto, y más preocupante, incluso, es que se ha abierto el acceso a lugares que habían estado resguardados por la dificultad para llegar a ellos. En la zona de estudio del presente trabajo, las acciones adelantadas en torno a la problemática minera se han concentrado en los diagnósticos, la aplicación de metodologías de calificación del impacto ambiental y los ensayos de reforestación con especies foráneas. En este contexto, **Ayala, et al.** (2008) evaluaron la adaptabilidad de la acacia (*Acacia mangium*) y la bija (*Bixa orellana*) en áreas degradadas por la actividad minera aluvial en Condoto (Chocó biogeográfico). **Vargas, et al.** (2009) presentaron un diagnóstico ambiental de áreas degradadas por la minería de oro y platino en el municipio de Atrato, investigación que incluyó un diseño de alternativas de recuperación de la áreas degradadas mediante el establecimiento de plantaciones de *A. mangium* (exótica), *B. orellana* y *Ochroma pyramidale*. Sin embargo, persisten vacíos considerables de información en torno a los impactos reales en la estructura y la composición de los ecosistemas (esqueleto vegetal), a los aspectos importantes de sus funciones ecológicas, la afectación del sustrato y la caracterización de los efectos de la intervención en el espacio y en el tiempo. Si continúa la incorporación de nuevos territorios a la actividad minera a gran escala, los efectos perturbadores sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos aumentarán.

La caracterización de la riqueza y de la diversidad vegetal, así como de aspectos de la estructura (densidad, dominancia), han sido básicos para entender el patrón de sucesión ecológica natural en la región tropical del Caribe colombiano (**Berdugo-L., 2008; Berdugo-L., et al., 2012**). Dado que la minería mecanizada a gran escala causa transformaciones muy serias tanto en el componente biótico como en el medio físico, en el presente estudio se planteó como objetivo principal documentar los cambios en la comunidad vegetal en diferentes fases de recuperación. Se utilizaron como referencias la caracterización de aspectos básicos de la estructura y la composición florística, con la finalidad de responder a la siguiente pregunta: ¿la cuantificación de las variaciones en los patrones de riqueza y diversidad (composición florística, aspectos de la estructura) en áreas sometidas a explotación minera a cielo abierto en diferentes fases de recuperación puede proporcionar información apropiada para respaldar decisiones gubernamentales en torno a la minería a cielo abierto?

## Metodología

**Área de estudio.** El municipio de Condoto se localiza al suroriente del departamento del Chocó y su extensión es de 46.690,67 hectáreas. El corregimiento de Jigualito se ubica

en el costado occidental del municipio de Condoto, en la subcuenca del río Opogodó, dentro de la jurisdicción del consejo comunitario mayor de Condoto, y a él se accede por una ruta carretable a partir de una desviación en el costado occidental de la vía que de Condoto conduce a Nóvita; allí se extrae oro, platino y plata (Figura 1).

La precipitación anual en la estación del Aeropuerto de Condoto es de 6.803 mm, con una media mensual de 567 mm; en Opogodó es de 7.260 mm al año y la media es de 605 mm; la temperatura media mensual es de 25,6 °C con una media máxima de 32,6 °C y una media mínima de 20,9 °C (**Rangel & Arellano, 2004**).

En la zona de estudio aún hay áreas con una densa cobertura vegetal donde no ha habido intervención antrópica y se encuentran árboles con alturas entre 30 y 45 m. Entre las especies con amplio uso figuran *Brosimum utile* (Kunth) Oken, *Huberodendron patinoi* Cuatrec., *Camposperma panamense* Standl., *Oenocarpus minor* Mart., *Carapa guianensis* Aubl., *Cespedesia spathulata* (Ruiz & Pav.) Planch., *Vismia macrophylla* Kunth., *Humiriastrum procerum* (Little) Cuatrec., así como numerosas especies de palmas, entre las que destacan *Euterpe precatória* Mart., *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav, *Wettinia quinaria* (O.F.Cook & Doyle) Burret, *Welfia regia* H.Wendl., *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl., *Oenocarpus bataua* Mart. y *Mauritiella macroclada* (Burret) Burret, esta última, endémica del Choco biogeográfico.

Se seleccionaron los siguientes sitios de “recuperación” que habían sido intervenidos con minería a cielo abierto: un área de bosque con más de 30 años de sucesión y recuperación; un área con 15 años de recuperación que se encuentra rodeada por pozos de agua producto de la actividad minera, y un área con cinco años de sucesión rodeada por cuerpos de agua, así como un bosque testigo sin evidencias de actividad minera (Figura 2). Se delimitaron 20 parcelas de 5 x 20 m para un total de 2.000 m<sup>2</sup> (0,2 ha) (5 parcelas de 500 m<sup>2</sup>, es decir, 0,05 ha) por área. En cada una de las parcelas se registró y midió la vegetación, tomando todos los estratos definidos según la altura alcanzada por los individuos (**Rangel & Lozano, 1986**), así: arbóreo superior (As), > 25 m; arbóreo inferior (Ai), 25 – 12 m; subarbóreo (Ar), 12 - 5 m; arbustivo (Arb), 5 – 1,5 m; herbáceo (H), 1,5 – 0,25 m; rasante (R), <0,25 m. Se hicieron recolecciones completas de toda la vegetación en las parcelas y otras adicionales en los sectores aledaños.

El material recolectado fue secado, prensado y etiquetado, y las muestras se identificaron con la ayuda de claves taxonómicas especializadas (**Gentry, 1993**). Asimismo, se consultaron herbarios virtuales como el del *New York Botanical Garden* (NY) y el *Neotropical Herbarium Specimens* (<https://plantidtools.fieldmuseum.org/en/rrc>). Además, se contó con la colaboración de los botánicos especialistas del Herbario CHOCÓ y el Herbario Nacional Colombiano (COL), lugares donde fueron depositados los exsiccata.

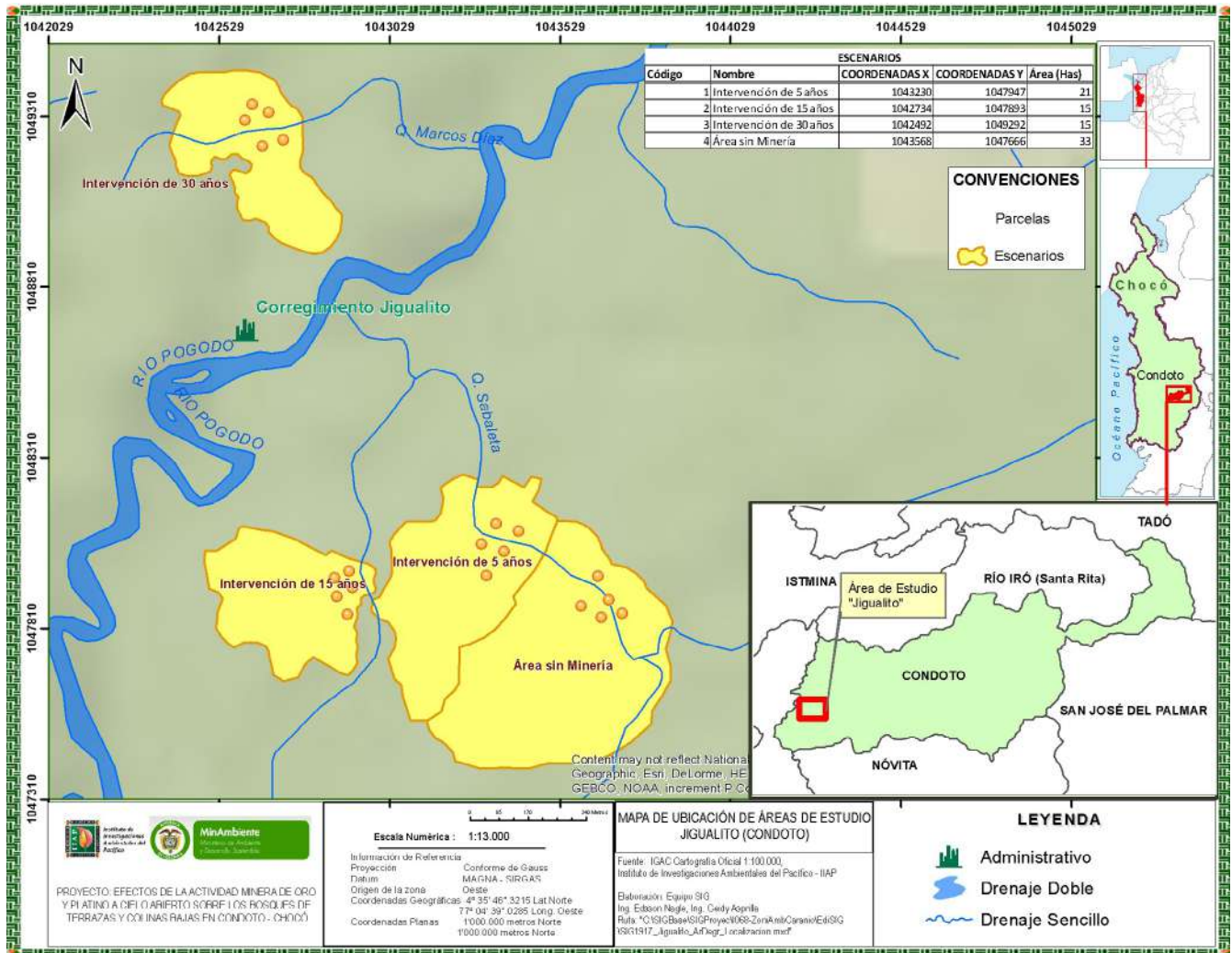


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo

Las tablas de composición florística se elaboraron con base en la abundancia relativa (Ab%), que es el número de individuos de una especie dividido por el número total de individuos de las diferentes especies multiplicado por 100; la frecuencia (fr%), es decir, el número de parcelas en la que está presente una especie dividido por el número total de parcelas, y el índice de dominancia de las especies por estrato, que es la suma de la abundancia relativa y la frecuencia relativa.

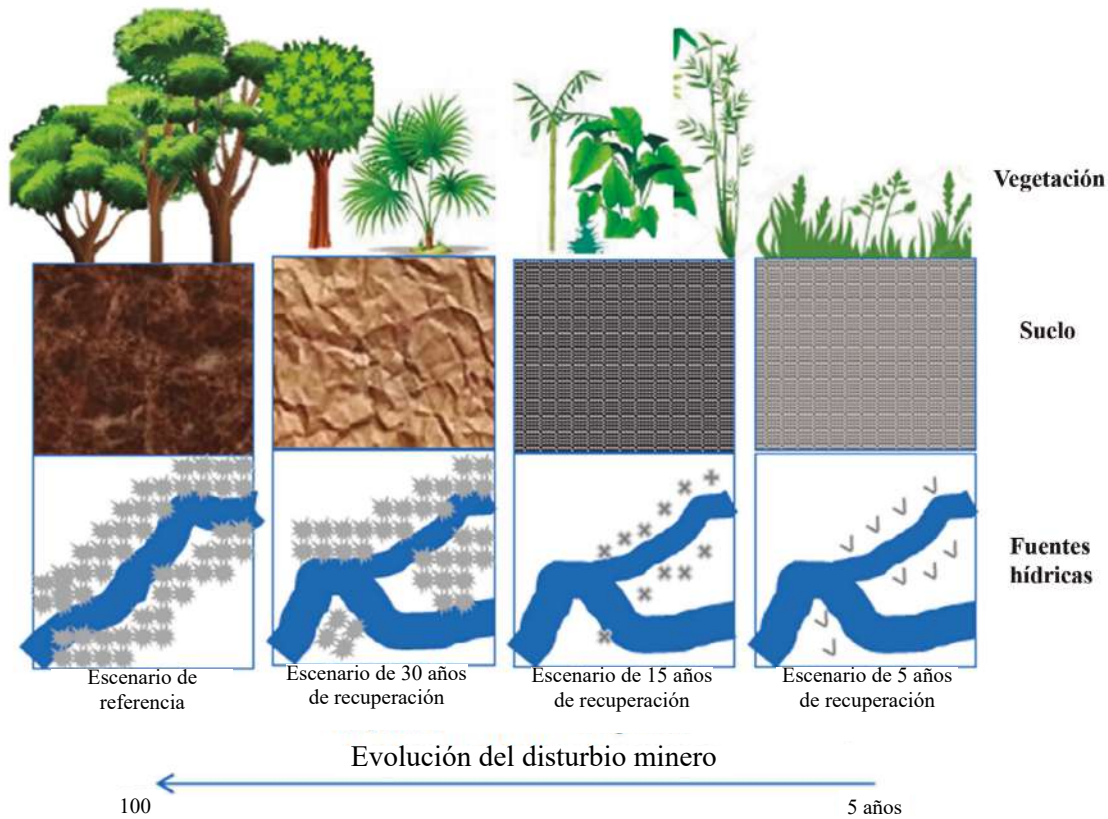
## Resultados

### Las comunidades vegetales

**Bosque testigo.** Palmar mixto de *Pholidostachys dactyloides* y *Tapirira guianensis* (Tabla 1).

**Fisionomía y composición:** se diferenció un estrato arbóreo inferior donde aparecen en más de una parcela *Hieronyma oblonga*, *Swartzia* cf. *amplifolia*, *Apeiba membranacea* y *Eschweilera sclerophylla*. Otras especies asociadas son *Matisia castano* y *Dussia* cf. *lehmannii*;

se encontraron esporádicamente 12 especies entre las cuales figuran *Vochysia ferruginea*, *Sorocea* cf. *affinis*, *Phragmotheca mammosa*. El estrato dominante es el sub-arbóreo, en el cual, además de las dos especies características, figuran como dominantes *Anaxagorea allenii*, *Aiphanes* cf. *bekarii*, *S. exorrhiza*, *Garcinia madruno*, *Symphonia globulifera*, *Guatteria amplifolia* y *O. minor*. Se registraron otras 14 especies poco frecuentes, entre las cuales figuran *Pholidostachys pulchra*, *W. quinaria*, *Grias haughtii*, *W. regia*, *Perebea xanthochyma*, *Poulsenia armata* y *Vismia baccifera*. En el estrato arbustivo las especies más frecuentes son *Anaxagorea allenii* y *Geonoma caliptrognoide*. Se registraron otras 27 especies de poca frecuencia entre las cuales figuran *Croton chocoanus*, *Bactris hondurensis*, *Pentaclethra macroloba* y *Carpotroche longifolia*. En el estrato herbáceo, muy disminuido en vigor (densidad y cobertura), dominan *Cyclanthus bipartitus* y *Faramea calophylla*. Se registraron otras 24 especies poco frecuentes entre las cuales figuran *H. patinoi*, *Ischnosiphon inflatus*



**Figura 2.** Sitios de muestreo: fases de recuperación de áreas afectadas por la minería

y *Palicourea tenerior*. En el estrato rasante se registraron *Schnella guianensis*, *Paullinia alata* y *Triolena cf. spicata*. El número de especies por parcela, sin incluir las epífitas, varió entre 46 (P1) y 20 (P3).

**Área minera con >30 años de recuperación.** Palmar mixto de *Welfia regia* y *Cespedesia spathulata* (Tabla 2).

**Fisionomía-composición:** palmar ralo con un estrato arbóreo inferior disminuido en el cual dominan *Cecropia peltata*, *V. baccifera* y *Cosmibuena macrocarpa*. Como acompañante aparece *O. pyramidale*. En el estrato subarbóreo (de arbolitos) domina *C. spathulata* y aparece asociada *P. xanthochyma*. Otras especies que aparecen esporádicamente son *Inga chocoensis*, *Ocotea cernua* y *Pourouma bicolor*. En el estrato arbustivo dominan *W. regia*, *Miconia cooperi* y *G. haughtii*. Esporádicamente aparecen *Miconia conomacrantha* y *Palicourea pseudoaxillaris*. En el estrato herbáceo dominan *Trichilia poeppigii*, *Glossoloma panamense*, *Miconia reducens* y *Columnea picta*. Se registraron esporádicamente otras 15 especies, entre las cuales figuran *S. exorrhiza*, *Anthurium formosum* y *M. macroclada*. En el estrato rasante, muy pobre, se registraron esporádicamente *Columnea consanguinea*, *P. calmelanos* y *Bellucia pentamera*. El número de especies por parcela, sin incluir las epífitas, varió entre 23 (P2) y 15(P1), lo cual podría considerarse como un patrón de riqueza similar en todas las parcelas.

**Área minera con 15 años de recuperación.** Matorral de *Miconia sericea* y *Cespedesia spathulata* (Tabla 3).

**Fisionomía y composición:** matorral alto con un estrato arbustivo dominado por *C. spathulata*, *M. sericea*, *C. chocoanus*, *Piptocoma discolor* y *P. pseudoaxillaris*. Hay otras 15 especies frecuentes entre las cuales figuran *Miconia crenata*, *Miconia granatensis* e *Isertia pittieri*. En el estrato herbáceo dominan *Scleria mitis*, *Andropogon bicornis*, *Ischaemum latifolium* y *Pityrogramma calomelanos*. Hay otras diez especies acompañantes entre las cuales figuran *Palhinhaea cernua*, *Spermacoce latifolia* y *Nepsera aquatica*. En el estrato rasante domina ampliamente *Tonina fluviatilis* y en dos parcelas se encontró *Epidendrum nocturnum*. El número de especies por parcela varió entre 25 (P1 y P3) y 17 (P5).

**Área minera con 5 años de recuperación.** Matorral pastizal de *Miconia crenata* y *Andropogon bicornis* (Tabla 4).

**Fisionomía y composición:** en el estrato arbustivo dominan *M. crenata* y *C. peltata*. Se encontraron otras 12 especies entre las cuales figuran *C. chocoanus*, *V. baccifera*, *P. discolor*, *B. pentamera*, *I. pittieri* y *C. spathulata*. En el estrato herbáceo dominante en densidad son características *A. bicornis*, *P. calomelanos*, *S. latifolia*, *P. cernua* y *S. mitis*. En el estrato rasante son frecuentes *Mimosa pudica* y *Cyperus luzulae*. El número de especies por parcela varió entre 19 (P5) y 11 (P1).

**Tabla 1.** Composición florística y parámetros estructurales del palmar mixto de *Pholidostachys dactyloides* y *Tapirira guianensis*, escenario testigo.

Parcelas de muestreo - Parámetros	P 1	P 2	P 3	P 4	P 5	Ab%	Fr%	I. Domi
	Número de individuos							
<b>Estrato arbóreo inferior</b>								
<i>Hieronyma cf. oblonga</i>	1	1				7,14	40	47,1
<i>Swartzia cf. amplifolia</i>	1		1			7,14	40	47,1
<i>Apeiba membranacea</i>	1				1	7,14	40	47,1
<i>Dussia cf. lehmannii</i>				1	1	7,14	40	47,1
<i>Eschweilera sclerophylla</i>		1			1	7,14	40	47,1
<i>Matisia castano</i>			1	1		7,14	40	47,1
<i>Protium sp.</i>			3			10,70	20	30,7
<i>Vatairea sp.</i>	2					7,14	20	27,1
<i>Phragmotheca mammosa</i>	2					7,14	20	27,1
<i>Vochysia ferruginea</i>	1					3,57	20	23,6
<i>Sterculia sp.</i>					1	3,57	20	23,6
Rubiaceae Indet. 1		1				3,57	20	23,6
Rubiaceae Indet. 2				1		3,57	20	23,6
<i>Dialyanthera sp.</i>	1					3,57	20	23,6
<i>Otoba lehmannii</i>					1	3,57	20	23,6
<i>Virola sp.</i>			1			3,57	20	23,6
<i>Eugenia sp.</i>	1					3,57	20	23,6
<i>Sorocea cf. affinis</i>					1	3,57	20	23,6
Total por estrato								580,0
<b>Estrato subarbóreo (de arbolitos)</b>								
<i>Tapirira cf. guianensis</i>	5	5	8	16	10	24,80	100	125,0
<i>Pholidostachys dactyloides</i>	1	1	1	1	1	2,82	100	103,0
<i>Anaxagorea allenii</i>	13	10	1	1		14,10	80	94,1
<i>Socratea exorrhiza</i>			4	2	1	3,95	60	64,0
<i>Aiphanes cf. bekarii</i>	2	2	2			3,39	60	63,4
<i>Guatteria amplifolia</i>				20	20	22,60	40	62,6
<i>Garcinia madruno</i>		1		1	1	1,69	60	61,7
<i>Symphonia globulifera</i>	1	1		1		1,69	60	61,7
<i>Wettinia quinaria</i>	4	3				3,95	40	44,0
<i>Oenocarpus minor</i>	3			2		2,82	40	42,8
<i>Pholidostachys pulchra</i>		1			3	2,26	40	42,3
<i>Sloanea cf. grandiflora</i>	1		1			1,13	40	41,1
<i>Thibaudia sp.</i>	1				1	1,13	40	41,1
<i>Miconia affinis</i>		1		1		1,13	40	41,1
<i>Grias haughtii</i>			1		1	1,13	40	41,1
<i>Ocotea sp.</i>				1	1	1,13	40	41,1
<i>Welfia regia</i>					6	3,39	20	23,4
<i>Licania sp.</i>		3				1,69	20	21,7
<i>Vismia baccifera</i>					3	1,69	20	21,7
<i>Inga sp.1</i>				2		1,13	20	21,1
<i>Andira inermis</i>					2	1,13	20	21,1
<i>Perebea xanthochyma</i>				1		0,56	20	20,6
<i>Poulsenia armata</i>	1					0,56	20	20,6
Total por estrato								1120,0

Parcelas de muestreo - Parámetros	P 1	P 2	P 3	P 4	P 5	Ab%	Fr%	I. Domi
	Número de individuos							
<b>Estrato arbustivo</b>								
<i>Geonoma caliptrognoidea</i>	1		3	2	3	9,88	80	89,9
<i>Attalea alleni</i>	1	1		1	2	6,17	80	86,2
<i>Asterogyne martiana</i>	3				3	7,41	40	47,4
<i>Croton chocoanus</i>				1	1	2,47	40	42,5
<i>Pentaclethra macroloba</i>				1	1	2,47	40	42,5
<i>Carpotroche longifolia</i>	1				1	2,47	40	42,5
<i>Alchornea</i> sp.		1	1			2,47	40	42,5
<i>Lacmellea speciosa</i>				16		19,7	20	39,8
<i>Geonoma cuneata</i>		5				6,17	20	26,2
<i>Bactris hondurensis</i>	4					4,94	20	24,9
<i>Jacaranda</i> sp.	3					3,70	20	23,7
<i>Dacryodes</i> cf. <i>occidentalis</i>	3					3,70	20	23,7
<i>Tovomita</i> sp.		3				3,70	20	23,7
<i>Clusia</i> sp.	3					3,70	20	23,7
<i>Gustavia superba</i>	2					2,47	20	22,5
<i>Costus</i> sp.1					2	2,47	20	22,5
<i>Costus</i> sp.2		2				2,47	20	22,5
<b><i>Bellucia pentamera</i></b>	2					2,47	20	22,5
<i>Tessmannianthus calcaratus</i>			2			2,47	20	22,5
<i>Palicourea caerulea</i>	2					2,47	20	22,5
<i>Pourouma bicolor</i>					1	1,23	20	21,2
<i>Cecropia peltata</i>				1		1,23	20	21,2
<i>Inga punctata</i>					1	1,23	20	21,2
<i>Helycostylis towarensis</i>			1			1,23	20	21,2
<i>Compsoeura</i> cf. <i>atopa</i>		1				1,23	20	21,2
Total por estrato								880,0
<b>Estrato herbáceo</b>								
<i>Cyclanthus bipartitus</i>		2	1	3		15,00	60	75,0
<i>Inga</i> sp.2	1		1			5,00	40	45,0
<i>Huberodendron patinoi</i>			1	1		5,00	40	45,0
<i>Mimosa</i> sp.	1				1	5,00	40	45,0
<i>Ischnosiphon inflatus</i>		1			1	5,00	40	45,0
<i>Faramea calophylla</i>	1				1	5,00	40	45,0
<i>Miconia</i> sp.3			2			5,00	20	25,0
<i>Miconia</i> sp.1				2		5,00	20	25,0
<i>Miconia</i> sp.2		2				5,00	20	25,0
<i>Glossoloma panamense</i>	2					5,00	20	25,0
<i>Coussarea</i> cf. <i>latifolia</i>			1			2,50	20	22,5
<i>Palicourea pseudoaxillaris</i>	1					2,50	20	22,5
<i>Palicourea tomentosa</i>	1					2,50	20	22,5
<i>Palicourea tenerior</i>	1					2,50	20	22,5
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	1					2,50	20	22,5
<i>Amphidasya ambigua</i>		1				2,50	20	22,5
<i>Piper confertinodum</i>		1				2,50	20	22,5
<i>Miconia nervosa</i>	1					2,50	20	22,5
<i>Miconia reducens</i>	1					2,50	20	22,5
<i>Ossaea bracteata</i>		1				2,50	20	22,5

Parcelas de muestreo - Parámetros	P 1	P 2	P 3	P 4	P 5	Ab%	Fr%	I. Domi
<b>Número de individuos</b>								
<i>Cespedesia spathulata</i>	1					2,5	20	22,5
<i>Guarea cf. caulobotryis</i>	1					2,5	20	22,5
<i>Trichilia poeppigii</i>					1	2,5	20	22,5
<i>Inga alta</i>	1					2,5	20	22,5
<i>Inga acreata</i>	1					2,5	20	22,5
<i>Inga acrocephala</i>		1				2,5	20	22,5
Total por estrato								760,0
<b>Estrato rasante</b>								
<i>Doliocarpus cf. dentatus</i>		1			1	16,6	40	56,7
<i>Schnella guianensis</i>				1	1	16,6	40	56,7
<i>Psammisia sp.</i>					2	16,6	20	36,7
<i>Paullinia alata</i>					1	8,3	20	28,3
<i>Smilax sp.</i>	1					8,3	20	28,3
<i>Pilea sp.</i>	1					8,3	20	28,3
<i>Peperomia sp.</i>					1	8,3	20	28,3
<i>Piper sp.</i>		1				8,3	20	28,3
<i>Triolena cf. spicata</i>	1					8,3	20	28,3
Total por estrato								320,0
Número de especies por levantamiento	46	28	20	25	36			

P 1, P 2, P 3, P 4, P 5: parcelas de muestreo; Ab%: abundancia relativa; Fr%: frecuencia relativa; I. Domi: índice de dominancia

**Similaridad florística de las comunidades.** En el bosque testigo y en las áreas en recuperación se registraron 149 especies (sin incluir las epífitas). Las relaciones corológicas o patrones de distribución de las especies detectadas en el área de estudio, incluyeron las siguientes:

Amplia distribución: se encontraron siete especies que representan el 5 % de la riqueza: *B. pentamera*, *C. peltata*, *C. spathulata*, *P. calomelanos*, *P. bicolor*, *P. pseudoaxillaris* y *V. baccifera*.

Especies comunes en las fases de mayor tiempo de recuperación (bosque testigo y área de 30 años de recuperación): se encontraron 18 especies, es decir, un 12 %; entre ellas figuran *Adelobotrys adscendens*, *Anthurium alatum*, *C. consanguinea*, *Desmoncus cirrhiferus*, *G. haughtii*, *M. reducens*, *P. xanthochyma*, *Palicourea tomentosa*, *S. exorrhiza*, *T. poeppigii*, *W. regia* y *W. quinaria*.

Especies comunes en las fases de menos tiempo de recuperación (5 y 15 años): diez (10) especies, o sea, el 6,7 % de la riqueza total: *Chelonanthus alatus*, *M. crenata*, *I. latifolium*, *I. pittieri*, *M. granatensis*, *P. cernua*, *A. bicornis*, *C. luzulae*, *M. pudica* y *S. mitis*.

Especies comunes en las tres primeras etapas de recuperación y ausentes en el bosque testigo: cuatro especies que representan el 2,7 % de la riqueza total: *S. latifolia*, *C. macrocarpa*, *E. nocturnum* y *V. macrophylla*.

Especies comunes en las dos primeras etapas de recuperación y en el bosque testigo (ausentes en el área de 30 años de recuperación): tres especies (2 % del patrón de riqueza), *A. membranacea*, *C. chocoanus* y *P. discolor*.

**Riqueza y diversidad taxonómicas.** Se censaron 6.964 individuos distribuidos en las tres áreas mineras con diferentes edades de abandono y el bosque testigo distribuidos en 149 especies, 110 géneros y 45 familias. Al incluir en el inventario general a las epífitas (Anexo 1, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/896/2626>), se tendrían 187 especies.

Las familias con mayor riqueza fueron la Melastomataceae con 23 especies y 8 géneros, la Fabaceae con 16 especies y 9 géneros, la Arecaceae con 14 especies y 11 géneros, la Rubiaceae con 13 especies y 8 géneros y la Malvaceae con 6 géneros y 6 especies (Tabla 5). Las quince familias de mayor riqueza concentran el 68 % de las especies y el 63 % de los géneros. En las familias restantes se distribuye el 32 y el 37 % de la riqueza en especies y géneros, respectivamente.

**Variación de la riqueza según las fases de recuperación sin incluir las epífitas.** La riqueza se incrementa en la medida en que avanza la sucesión. El número de familias se incrementó de 16 en el área con 5 años de recuperación a 20 en las áreas de 15 y 30 años. Los géneros pasaron de 26 en 5 años a 30 en 15 y 30 años. El número de especies varió de 28 en 5 años, a 36 en 15 años y 40 en 30 años. Sin embargo, las cifras están bastante alejadas de la riqueza en el bosque testigo: 36 familias, 83 géneros y 101 especies.

Entre las familias más ricas presentes en todas las áreas (bosque testigo y áreas en recuperación) figuran la Melastomataceae, la Fabaceae, la Rubiaceae, la Hypericaceae, la Urticaceae y la Malvaceae. Las familias representadas en las fases iniciales incluyen la Poaceae y la Cyperaceae, en tanto



**Tabla 2.** Palmar mixto de *Welfia regia* y *Cespedesia spathulata*, escenario de 30 años

Parcelas de muestreo - Parámetros	P 1	P 2	P 3	P 4	P 5	Ab%	Fr%	I. Domi
	Número de individuos							
<b>Estrato arbóreo inferior</b>								
<i>Cecropia peltata</i>	7		1	3		42,30	60	102,31
<i>Vismia baccifera</i>	2	2			3	26,90	60	86,92
<i>Cosmibuena macrocarpa</i>	2		4		1	26,90	60	86,92
<i>Ochroma pyramidalis</i>				1		3,85	20	23,85
Total por estrato	11	2	5	4	4			300,00
<b>Estrato subarbóreo</b>								
<i>Cespedesia spathulata</i>	10	11	6	6	10	76,80	100	176,79
<i>Perebea xanthochyma</i>			5	1		10,70	40	50,71
<i>Inga chocoensis</i>	4					7,14	20	27,14
<i>Pourouma bicolor</i>					2	3,57	20	23,57
<i>Ocotea cernua</i>			1			1,79	20	21,79
Total por estrato								300,00
<b>Estrato arbustivo</b>								
<i>Welfia regia</i>	5	1	1	1	1	24,30	100	124,32
<i>Miconia cooperi</i>	3	2	1	2		21,60	80	101,62
<i>Grias haughtii</i>		1	1		4	16,20	60	76,22
<i>Miconia conomacrantha</i>	2	2				10,80	40	50,81
<i>Palicourea pseudoaxillaris</i>				10		27,00	20	47,03
Total por estrato	14	11	12	7	12			400,00
<b>Estrato herbáceo</b>								
<i>Trichilia poeppigii</i>		1	2	15	24	20,20	80	100,19
<i>Glossoloma panamense</i>	1	2	2		1	2,88	80	82,88
<i>Miconia reducens</i>	1	1		1	1	1,92	80	81,92
<i>Miconia sp.</i>	1	1		1	1	1,92	80	81,92
<i>Columnea picta</i>		5		3	16	11,50	60	71,54
<i>Socratea exorrhiza</i>		9		8	3	9,62	60	69,62
<i>Anthurium formosum</i>				45	5	24,00	40	64,04
<i>Wettinia quinaria</i>		1	1		1	1,44	60	61,44
<i>Palicourea tomentosa</i>		2		26		13,50	40	53,46
<i>Oenocarpus bataua</i>		3			2	2,40	40	42,40
<i>Vismia macrophylla</i>				1	1	0,96	40	40,96
<i>Miconia sp.2</i>			1	1		0,96	40	40,96
<i>Miconia sp.1</i>	4					1,92	20	21,92
<i>Piper sp.1</i>	3					1,44	20	21,44
<i>Mauritiella macroclada</i>		2				0,96	20	20,96
<i>Rhynchospora sp.</i>		2				0,96	20	20,96
<i>Alchornea sp.</i>		1				0,48	20	20,48
<i>Maquira guianensis</i>			1			0,48	20	20,48
<i>Palicourea sp.</i>		1				0,48	20	20,48
Total por estrato	14	31	7	101	55			960,00
<b>Estrato rasante</b>								
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	2	1	2	1		24,00	80	104,00
<i>Dichaea sp.</i>	11					44,00	20	64,00
<i>Miconia sp.3</i>	3					12,00	20	32,00
<i>Columnea consanguinea</i>		2				8,00	20	28,00
<i>Vernonia baccharoides</i>		1				4,00	20	24,00
<i>Bellucia pentamera</i>					1	4,00	20	24,00
<i>Spermacece latifolia</i>		1				4,00	20	24,00
Total por estrato	16	5	2	1	1			300,00
Número de especies por levantamiento	17	23	15	18	18			

P 1, P 2, P 3, P 4, P 5: parcelas de muestreo; Ab%: abundancia relativa; Fr%: frecuencia relativa; I. Domi: índice de dominancia

**Tabla 3.** Matorral de *Miconia sericea* y *Cespedesia spathulata*, escenario de 15 años

Parcelas de muestreo - Parámetros	P1	P2	P3	P4	P5	Ab%	Fr%	I. Domi
	Número de individuos							
<b>Estrato arbustivo</b>								
<i>Miconia sericea</i>	45	23	16	46	20	43,60	100	143,60
<i>Cespedesia spathulata</i>	5	18	2	4	19	31,60	100	131,58
<i>Alsophila</i> sp.	12	6	9	6	12	13,10	100	113,08
<i>Piptocoma discolor</i>	2	4	3	4	2	9,87	100	109,87
<i>Croton chocoanus</i>	1	2	5	5	2	9,87	100	109,87
<i>Palicourea pseudoaxillaris</i>	1	2	1	2	2	2,33	100	102,33
<i>Isertia pittieri</i>	1	8	5		6	13,20	80	93,16
<i>Miconia crenata</i>	15	1	16	5		10,80	80	90,76
<i>Miconia granatensis</i>		2	5	5	7	5,52	80	85,52
<i>Bellucia pentamera</i>	1		4	1	1	4,61	80	84,61
<i>Vernonia arborescens</i>	67	3	11			23,60	60	83,55
<i>Cosmibuena macrocarpa</i>		9	4		5	11,80	60	71,84
<i>Topobea parasitica</i>	1		2	1		1,16	60	61,16
<i>Vismia macrophylla</i>	2	13				9,87	40	49,87
<i>Vismia baccifera</i>			8			5,26	20	25,26
<i>Miconia</i> sp.		2				1,32	20	21,32
<i>Parkia pendula</i>			1			0,66	20	20,66
<i>Apeiba membranacea</i>	1					0,66	20	20,66
<i>Cecropia peltata</i>			1			0,66	20	20,66
<i>Pourouma bicolor</i>	1					0,66	20	20,66
Total por estrato	155	93	93	79	76	200,00	1260	1460,00
<b>Estrato herbáceo</b>								
<i>Scleria mitis</i>	180	97	60	23	63	25,60	100	125,56
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	10	91	146	79	53	22,90	100	122,90
<i>Ischaemum latifolium</i>	4	59	36	75	60	14,10	100	114,14
<i>Andropogon bicornis</i>	6	26	67	62	45	12,50	100	112,45
<i>Palhinhaea cernua</i>	53	70		62	56	14,60	80	94,56
<i>Nepsera aquatica</i>	5	4	3		3	0,91	80	80,91
<i>Spermacoce latifolia</i>	14	34		82		7,85	60	67,85
<i>Anthurium</i> sp.	6		5			0,66	40	40,66
<i>Cyclanthus bipartitus</i>			5			0,30	20	20,30
<i>Mimosa pudica</i>					4	0,24	20	20,24
<i>Columnnea picta</i>	3					0,18	20	20,18
<i>Cyperus luzulae</i>			2			0,12	20	20,12
<i>Philodendron</i> sp.	1					0,06	20	20,06
<i>Chelonanthus alatus</i>				1		0,06	20	20,06
Total por estrato	282	381	324	384	284			880,00
<b>Estrato rasante</b>								
<i>Tonina fluviatilis</i>	169	39		37		96,50	80	176,46
<i>Epidendrum nocturnum</i>		8	1			3,54	40	43,54
Total por estrato	169	47	1	37	0			220,00
Número de especies por levantamiento	25	22	25	18	17			

P 1, P 2, P 3, P 4, P 5: parcelas de muestreo; Ab%: abundancia relativa; Fr%: frecuencia relativa; I. Domi: índice de dominancia

que solamente en la fase de 30 años y en el bosque testigo están representadas la *Arecaceae* y la *Moraceae*, familias con individuos leñosos presentes en los estratos arbóreos de los diferentes tipos de bosque en áreas naturales del Chocó (Rangel, 2004).

*Bosque testigo.* Las familias más ricas en géneros y especies son la *Melastomataceae* (5 géneros y 10 especies), la *Arecaceae* (10/12), la *Fabaceae* (8/13), la *Rubiaceae* (5/9), y la *Clusiaceae* y la *Myristicaceae* (4/4). Los géneros con

mayor número de especies fueron *Inga* (6), *Miconia* (6) y *Palicourea* (4). Si se incluyen en el inventario general las epífitas (Anexo 1, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/896/2626>), se tendrían 127 especies con figuración importante de la familia *Araceae* (2 géneros/9 especies) y del género *Anthurium* (8 especies).

*Área en recuperación de 30 años.* Las familias más ricas fueron *Arecaceae* (5 géneros y 5 especies), *Melastomataceae* (2 /8), *Rubiaceae* (3/5) y *Gesneriaceae* (2/3). Si se incluyen

**Tabla 4.** Matorral pastizal de *Miconia crenata* y *Andropogon bicornis*, escenario de 5 años

Parcelas de muestreo - Parámetros	P1	P2	P3	P4	P5	Ab%	Fr%	I. Domin
	Número de individuos							
<b>Estrato arbustivo</b>								
<i>Miconia crenata</i>	2	9	8	6	1	16,30	100	116,25
<i>Croton chocoanus</i>	14			27	15	35,00	60	95,00
<i>Cecropia peltata</i>	4	1	3	4		7,50	80	87,50
<i>Isertia pittieri</i>		11	2	3		10,00	60	70,00
<i>Bellucia pentamera</i>		3	5		3	6,88	60	66,88
<i>Piptocoma discolor</i>			1	4	5	6,25	60	66,25
<i>Vismia baccifera</i>	1			3	3	4,38	60	64,38
<i>Miconia granatensis</i>		2	1		2	3,13	60	63,13
<i>Vismia macrophylla</i>				4	1	3,13	40	43,13
<i>Cespedesia spathulata</i>	1	2				1,88	40	41,88
<i>Cosmibuena macrocarpa</i>				2	1	1,88	40	41,88
<i>Pourouma bicolor</i>		1		2		1,88	40	41,88
<i>Ochroma pyramidalis</i>		1		1		1,25	40	41,25
<i>Apeiba membranacea</i>					1	0,63	20	20,63
Total por estrato	22	30	20	56	32			860,00
<b>Estrato herbáceo</b>								
<i>Andropogon bicornis</i>	951	302	141	28	80	46,20	100	146,19
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	351	87	35	137	177	24,20	100	124,20
<i>Spermacoce latifolia</i>	53	52	45	118	104	11,40	100	111,44
<i>Palhinhaea cernua</i>	115	55	58		147	11,50	80	91,53
<i>Scleria mitis</i>			9	97	27	4,09	60	64,09
<i>Ischaemum latifolium</i>		27	4		5	1,11	60	61,11
<i>Emilia cf. sonchifolia</i>	20	21				1,26	40	41,26
<i>Palicourea pseudoaxillaris</i>					2	0,06	20	20,06
<i>Chelonanthus alatus</i>					2	0,06	20	20,06
<i>Philodendron sp.</i>					1	0,03	20	20,03
<i>Aciotis aequatorialis</i>		1				0,03	20	20,03
Total por estrato	1490	545	292	380	545			720,00
<b>Estrato rasante</b>								
<i>Mimosa pudica</i>		15	6	90	15	49,60	80	129,61
<i>Cyperus luzulae</i>	68	38	13			46,90	60	106,85
<i>Epidendrum nocturnum</i>		9				3,54	20	23,54
Total por estrato	68	62	19	90	15			260,00
Número de especies por levantamiento	11	18	14	15	19			

P 1, P 2, P 3, P 4, P 5: parcelas de muestreo; Ab%: abundancia relativa; Fr%: frecuencia relativa; I. Domi: índice de dominancia

en el inventario las epífitas (Anexo 1, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/896/2626>), se tendrían 52 especies.

**Área en recuperación de 15 años.** Las familias más ricas fueron la Melastomataceae (2 géneros y 7 especies), la Rubiaceae (3/4), la Asteraceae (2/5), la Urticaceae (2/2), en tanto que la Fabaceae, la Hypericaceae y la Cyperaceae registraron un género y una especie.

**Área en recuperación de 5 años.** Las familias más ricas fueron la Melastomataceae (3 géneros y 4 especies), la Rubiaceae (4/4), la Asteraceae, la Malvaceae, la Urticaceae, la Poaceae y la Cyperaceae (2/2).

Los géneros con mayor número de especies fueron *Inga* (7) y *Miconia revisar* (7). Hay 18 géneros representados por más de una especie, a saber: *Philodendron* (4), *Guzmania*, *Piper* y *Palicourea* (3), *Columnea*, *Dichaea*, *Geonoma*, *Mimosa*, *Monolena*, *Ocotea*, *Oenocarpus*, *Palicourea*, *Pholidostachys*, *Topobea*, *Vernonia* y *Vismia*, con dos especies cada uno. Los restantes 101 géneros están representados por una sola especie.

**Riqueza de epífitas.** Solamente en el bosque testigo y en el área de recuperación de 30 años se registraron epífitas (Anexo 1, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/896/2626>). En el bosque testigo hay 26 especies, principalmente de las familias Araceae, Melastomataceae, Bromeliaceae y Orchidaceae; es de destacar la riqueza del género *Anthurium* (8 especies), con los mayores valores en

el índice de dominancia exhibidos por *Anthurium redens* (88,76), *Anthurium chlotocarpon* (88,03), *Anthurium redolens* (86,57), *Anthurium alatum* (65,84) y *Anthurium baudoense* (65,84). El número de especies varió entre 15 (parcela 1) y 8 (parcela 4). En el área de 30 años se encontraron 12 especies y allí también la familia más rica es la Araceae. Las especies con mayor valor de dominancia son *A. alatum* (143,07) y *A. adscendens* (67,69). Entre las especies que se comparten en los dos escenarios aparecen *A. alatum*, *A. adscendens* y *D. cirrhiferus*.

**Aspectos de la estructura (densidad y número de individuos, estratificación).** En las fases iniciales con predominio de los estratos bajos (rasante y herbáceo), el número de individuos es mayor que en las fases más avanzadas (30 años y bosque testigo). En las dos fases iniciales (5 y 15 años), el mayor valor se encontró en el área más reciente (5 años), con mayor expresión en el estrato herbáceo. En las dos fases avanzadas el mayor valor se encontró en el bosque de 30 años (352 individuos), pero con un valor muy cercano en el bosque testigo (338 individuos).

Los estratos presentes en todas las fases son el rasante, el herbáceo y el arbustivo, con un mayor número de individuos en las fases iniciales. Los estratos de arbolitos (sub-arbóreo) y arbóreo inferior solamente estuvieron representados en el área de 30 años de recuperación y en el bosque testigo. En el Anexo 2, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/896/2627>, aparecen las cifras sobre el

**Tabla 5.** Patrón de riqueza según familias y escenarios de estudio

Familia	Testigo		30 años		15 años		5 años		General	
	Género (83)	Especie (101)	Género (30)	Especies (40)	Género (30)	Especies (36)	Género (26)	Especies (28)	Género (110)	Especies (149)
Arecaceae	10	12	5	5	0	0	1	1	11	14
Melastomataceae	5	10	2	8	2	7	3	4	8	23
Fabaceae	8	13	1	1	1	2	1	1	9	16
Rubiaceae	5	9	3	5	3	4	4	4	8	13
Clusiaceae	4	4	0	0	0	0	0	0	4	4
Myristicaceae	4	4	0	0	0	0	0	0	4	4
Gesneriaceae	1	1	2	3	1	1	0	0	2	3
Moraceae	4	4	2	2	0	0	0	0	5	5
Poaceae	0	0	0	0	1	2	2	2	2	2
Hypericaceae	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2
Urticaceae	3	3	2	2	2	2	2	2	3	3
Asteraceae	0	0	0	0	2	5	2	2	3	4
Malvaceae	5	5	1	1	1	1	2	2	6	6
Cyperaceae	0	0	1	1	1	2	2	2	3	3
<b>Suma de las 15 familias más ricas (%)</b>	49 (59)	65 (64)	20 (66)	30 (75)	15(50)	28 (78)	20 (77)	22 (79)	69 (63)	102 (68)
<b>Resto de familias (30) (%)</b>	34 (41)	36 (36)	10 (34)	10 (25)	15 (50)	8 (22)	6 (23)	6 (21)	41 (37)	47 (32)
<b>Total</b>	<b>83</b>	<b>101</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>36</b>	<b>26</b>	<b>28</b>	<b>110</b>	<b>149</b>
<b>Número de individuos</b>	<b>474</b>		<b>413</b>		<b>2405</b>		<b>3666</b>			

número de individuos según estratos en cada una de las fases de recuperación, el cual está directamente relacionado con la fase de recuperación.

**Índice de dominancia.** En la Tabla 6 aparecen las doce especies con los mayores valores en el índice de dominancia en las diferentes fases de la recuperación. En el bosque testigo los mayores valores se registraron en las especies del estrato subarbóreo o de arbolitos *Tapirira* cf. *guianensis*, *P. dactyloides* y *Anaxagorea allenii*. Aparecen dos especies del estrato arbustivo con valores importantes, *Attalea allenii* y *Geonoma* sp. y en el estrato herbáceo, *C. bipartitus*. Es bastante evidente la dominancia de *Doliodarpus* cf. *dentatus* en el estrato rasante. En el bosque de 30 años solamente aparece como especie dominante del estrato subarbóreo *C. spathulata*, y aunque predominan las especies del estrato herbáceo, se destaca la presencia dominante de *C. peltata*, *V. baccifera* y *C. macrocarpa* del estrato arbóreo inferior.

En el área en recuperación de 15 años las especies dominantes se ubican en el estrato arbustivo, con *M. sericea* y *C. spathulata*, y en el herbáceo, con *S. mitis*, *P. calomelanos* e *I. latifolium*, en tanto que en el estrato rasante aparece *T. fluviatilis*. En el área de recuperación de 5 años dominan las especies del estrato herbáceo, con *A. bicornis*, *P. calomelanos* y *S. latifolia*. Al igual que en la fase anterior, las especies del estrato rasante, como *M. pudica*, alcanzan altos valores de dominancia.

### Consideraciones finales

En los diferentes tiempos de recuperación de las perturbaciones causadas por la explotación minera, se caracterizaron

comunidades vegetales con composición florística y aspectos de la estructura claramente definidos. La comunidad vegetal en el área minera con 5 años de recuperación corresponde a un matorral pastizal de *M. crenata* y *A. bicornis*, el número de especies por parcela de inventario varió entre 19 y 11 y se diferenciaron tres estratos: herbáceo, rasante y arbustivo.

En el área minera con 15 años de recuperación se ha establecido un matorral dominado por *M. sericea* y *C. spathulata*, con un estrato arbustivo más rico en especies y en número de individuos que en la comunidad anterior. El número de especies por parcela varió entre 25 y 17, valores superiores a los de la fase inicial de 5 años, en tanto que el número de estratos es igual al de esta fase.

La comunidad vegetal que crece en el área minera con 30 años de recuperación corresponde a un palmar mixto de *W. regia* y *C. spathulata*, con presencia de un estrato arbóreo inferior pobre en especies y dominado por *C. peltata*, *V. baccifera* y *C. macrocarpa*. Se diferencia, asimismo, un estrato de arbolitos, o subarbóreo, en el cual dominan ampliamente *C. spathulata* y *P. xanthochyma*. La riqueza del estrato arbustivo es menor en comparación con la fase anterior y está dominada por *W. regia* y *M. cooperi*. En el estrato herbáceo domina *T. poeppigii* y en el rasante, *P. calomelanos*. El número de especies varió entre 23 y 14, cifras que denotan una disminución en el patrón de riqueza en comparación con la fase anterior.

La comunidad vegetal que se ha establecido en el área minera del bosque testigo corresponde a un palmar mixto de *P. dactyloides* y *T. guianensis*; se aprecia un estrato arbóreo

**Tabla 6.** Especies con los valores mayores de índice de dominancia en las diferentes fases de recuperación

Testigo	30 años		15 años		5 años		
Especies	I. Domi	Especies	I. Domi	Especies	I. Domi	Especies	I. Domi
<i>Tapirira</i> cf. <i>guianensis</i> (Ar)	124,86	<i>Cespedesia spathulata</i> (Ar)	176,79	<i>Tonina fluviatilis</i> (Ras)	176,46	<i>Andropogon bicornis</i> (H)	146,19
<i>Pholidostachys dactyloides</i> (Ar)	102,82	<i>Welfia regia</i> (a)	124,32	<i>Miconia sericea</i> (a)	143,60	<i>Mimosa pudica</i> (Ras)	129,61
<i>Anaxagorea allenii</i> (Ar)	94,12	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (Ras)	104,00	<i>Cespedesia spathulata</i> (a)	131,58	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (H)	124,2
<i>Attalea allenii</i> (a)	86,17	<i>Cecropia peltata</i> (Ai)	102,31	<i>Scleria mitis</i> (H)	125,56	<i>Miconia crenata</i> (a)	116,25
<i>Geonoma</i> sp. (a)	84,94	<i>Miconia cooperi</i> (a)	101,62	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (H)	122,90	<i>Spermocoe latifolia</i> (H)	111,44
<i>Cyclanthus bipartitus</i> (H)	75,00	<i>Trichilia poeppigii</i> (H)	100,19	<i>Ischaemum latifolium</i> (H)	114,14	<i>Cyperus luzulae</i> (Ras)	106,85
<i>Socratea exorrhiza</i> (Ar)	63,95	<i>Vismia baccifera</i> (Ai)	86,92	<i>Alsophila</i> sp. (a)	113,08	<i>Croton chocoanus</i> (a)	95
<i>Aiphanes</i> cf. <i>bekarii</i> (Ar)	63,39	<i>Cosmibuena macrocarpa</i> (Ai)	86,92	<i>Andropogon bicornis</i> (H)	112,45	<i>Palhinhaea cernua</i> (H)	91,53
<i>Guatteria amplifolia</i> (Ar)	62,60	<i>Glossoloma panamense</i> (H)	82,88	<i>Piptocoma discolor</i> (a)	109,87	<i>Cecropia peltata</i> (a)	87,5
<i>Garcinia madruno</i> (Ar)	61,69	<i>Miconia reducens</i> (H)	81,92	<i>Croton chocoanus</i> (a)	109,87	<i>Isertia pittieri</i> (a)	70
<i>Symphonia globulifera</i> (Ar)	61,69	<i>Columnea picta</i> (H)	71,54	<i>Palicourea pseudoaxillaris</i> (a)	102,33	<i>Bellucia pentamera</i> (a)	66,88
<i>Doliodarpus</i> sp (Ras)	56,67	<i>Socratea exorrhiza</i> (H)	69,62	<i>Palhinhaea cernua</i> (H)	94,56	<i>Piptocoma discolor</i> (a)	66,25

I. Domi: índice de dominancia

inferior donde aparecen con poca frecuencia *Hieronyma* cf. *oblonga*, *Swartzia* cf. *amplifolia*, *A. membranacea* y *E. sclerophylla*. En el estrato de arbolitos o subarbóreo dominan *T. guianensis*, *P. dactyloides* y *A. allenii*. En el estrato arbustivo las especies con mayor frecuencia son *Attalea allenii* y *G. caliptrogynoides*. En el estrato herbáceo, muy disminuido en cuanto a la densidad (número de individuos), dominan *C. bipartitus* y *F. calophylla*. En el estrato rasante las especies más frecuentes son *S. guianensis* y *Doliocarpus* cf. *dentatus*. El número de especies por parcela varió entre 47 y 20, valores mayores que en las otras áreas de recuperación.

En síntesis, el patrón caracterizado muestra las siguientes condiciones: la riqueza a nivel taxonómico se incrementa en la medida en que avanza la recuperación (fases de sucesión). El número de familias se ha incrementado de 16 en el área en recuperación de 5 años a 23 en el área de 30 años. Los géneros han pasado de 27 (5 años) a 40 (30 años) y el número de especies ha variado de 28 (5 años) a 52 (30 años). Este panorama se aleja bastante de la riqueza en el bosque testigo: 41 familias, 101 géneros y 128 especies (incluidas las epífitas). Según el patrón de similaridad florística, se encontraron siete especies (4 % de la riqueza total) representadas en todas las fases. Se encontraron 18 especies comunes al bosque testigo y la fase de recuperación de 30 años (10,5 % de la riqueza total). En las primeras fases, de 5 y 15 años, se encontraron once especies comunes (6,3 % de la riqueza total). Las otras combinaciones presentaron valores muy bajos.

En cada fase se encontraron altos valores en cuanto a las especies restringidas: en el bosque testigo, 95 especies, es decir, el 55 % del patrón global de riqueza; en la fase de recuperación de 30 años, 11 especies (11,6 %); en la de 15 años, siete especies (4 %), y en la de 5 años, dos especies (1,2 %).

La complejidad estructural también ha incrementado con el avance de la sucesión. En las fases iniciales (5 y 15 años) solamente se diferencian los estratos bajos (arbustivo, herbáceo y rasante) y a partir de los 30 años aparecen los estratos subarbóreo (de arbolitos) y arbóreo inferior, que aumentan su vigor y riqueza en el bosque testigo. El número de individuos en las fases iniciales es muy superior al de las fases avanzadas, pues en el área más reciente (5 años) se encontró un mayor número de individuos. En localidades situadas en bosque seco tropical y afectadas por depósitos de lava y otros elementos provenientes de arrastres fluvio-glaciares que produjeron la desaparición total de la cobertura original, **Esquivel, et al.** (2016) encontraron que en las fases iniciales (4 años de recuperación) había cuatro estratos: rasante, herbáceo, arbustivo, subarbóreo (arbolitos) y de trepadoras (lianas). Si se comparan estos resultados con los del presente estudio, puede concluirse que el proceso de recuperación por los efectos de la minería a cielo abierto es muy lento.

En cada fase de recuperación hay una expresión clara de dominancia de varias especies según los estratos diferenciados: en el área de 5 años los mayores valores en el índice

de dominancia fueron los de *A. bicornis* (h), *M. pudica* (ras) y *P. calomelanos* (h); en la fase de 15 años, los de *T. fluviatilis* (ras), *M. sericea* (a) y *C. spathulata* (a); en la fase de 30 años, los de *C. spathulata* (Ar), *W. regia* (a) y *P. calomelanos* (ras), y en el bosque testigo, los de *Tapirira* cf. *guianensis* (Ar), *P. dactyloides* (Ar) y *A. allenii* (Ar).

Los resultados obtenidos evidencian que la minería a cielo abierto genera modificaciones drásticas en la estructura de los bosques, pues hay pérdida de estratos (y, obviamente, de biomasa), principalmente el arbóreo, con abundante epifitismo. Debe recordarse que en los bosques con estructura apropiada proliferan grupos florísticos como las epífitas, que sirven como indicadores de un buen estado de salud y conservación (**Barthlott, et al.**, 2001; **Kromer, et al.**, 2007; **Werner, et al.**, 2005; **Koster, et al.**, 2009).

En las áreas estudiadas (áreas en recuperación y bosque testigo) se encontraron 172 especies, 128 géneros y 45 familias. Las familias más ricas fueron la Melastomataceae (14 géneros y 24 especies), la Fabaceae (9/16) y la Arecaceae (12/15). Los géneros con mayor número de especies fueron *Anthurium* (9), *Inga* (7) y *Miconia* (7).

Entre las familias más ricas, presentes en todas las áreas de recuperación, figuran la Melastomataceae, la Fabaceae, la Rubiaceae, la Hypericaceae, la Urticaceae, la Malvaceae y la Asteraceae. En las áreas con 30 años de recuperación y en el bosque testigo aparecen representadas la Arecaceae, la Clusiaceae y la Moraceae, las cuales están ausentes en las áreas correspondientes a las fases iniciales de recuperación. Una situación similar se presenta con el patrón de riqueza de las epífitas: en el bosque testigo se encontraron 26 especies, con una gran riqueza del género *Anthurium* (8 especies), y en el área de 30 años se encontraron 12 especies y representación de los géneros *Anthurium* (una especie) y *Philodendron* (dos especies). Varios autores han reportado la presencia de representantes de la familia Arecaceae en los diferentes tipos de vegetación del Chocó biogeográfico y han mencionado el papel fundamental de las palmeras como elementos definidores de la estructura y de la composición florística de las comunidades (**Galeano**, 2001; **Gentry**, 1986; **Rangel**, 2004; **Ledezma-R. & Galeano**, 2014). La aparición de especies de palmas en las áreas con 30 años de recuperación y su ausencia en las que están en las fases iniciales es un indicador claro del progreso en la recuperación de la composición florística inicial, y confirma que esta familia es un indicador ecológico de la mejoría de la complejidad en un sitio determinado.

**Relaciones sinecológicas de la vegetación.** En el matorral dominado por *M. sericea* y *C. spathulata* se observó que esta última especie empieza a adquirir importancia a partir de los 15 años de recuperación y alcanza el mayor índice de dominancia en la parcela de 30 años de recuperación, para luego empezar a disminuir. En este sentido, en la vegetación de la isla Gorgona *C. spathulata* es una especie característica de la gran formación a nivel de la alianza fitosociológica de *C. spathulatae* y *Symphonion globuliferae*, la cual se establece entre los 40 y los 300 m de altitud en sitios

planos e inclinados muy húmedos (Rangel, 1990). Parece ser que *C. spathulata* es una especie oportunista, pionera, muy vigorosa, y su forma de crecimiento concuerda con el modelo de arquitectura denominado Koriba (Keller, 2004). Este hábito de crecimiento, con tallos y ramas de ramificación simpodial, le permite dominar cuando se producen claros en el bosque original, como acontece en la zona del río Claro en el Magdalena Medio (Rangel, obs. pers.). El patrón detectado en el área de estudio adquiere singular importancia para entender la situación actual en los bosques de las regiones tropical y subandina del Chocó biogeográfico, en donde *C. spathulata* se constituye en una especie dominante en áreas en recuperación (Rangel, et al., 2005).

Los pastizales dominados por *A. bicornis* son muy comunes en la llanura aluvial de la Orinoquia colombiana (en zonas húmedas de Arauca y Casanare), donde normalmente pueden asociarse con especies arbustivas de los géneros *Miconia* y *Lippia*. En la altillanura también es una especie dominante que puede estar acompañada por especies arbustivas como *Lippia alba*, *Guazuma ulmifolia* y con otros pastos como *Andropogon leucostachyus* y *Melinis minutiflora*. En general, su distribución se extiende a medida que se presentan intervenciones sobre las coberturas originales. La presencia y la extensión del pastizal matorral de *M. crenata* y *A. bicornis* en áreas recientemente sometidas a la minería, son un claro reflejo de la agresividad de *A. bicornis* como colonizador también en estos ambientes húmedos de tierras bajas.

El palmar mixto de *P. dactyloides* y *T. guianensis* (bosque testigo) constituyó el tipo de vegetación de referencia como etapa final del proceso de sucesión. Esta comunidad comparte espacio con la vegetación de la formación *C. spathulatae-S. globuliferae*, la cual agrupa varios tipos de bosques de la isla

Gorgona, Guapi, Cauca, y Chocó biogeográfico (Rangel, 1990). Otras especies importantes en estas comunidades son: *Hieronyma cf. oblonga*, *V. ferruginea*, *S. globulifera*, *P. xanthochyma*, *V. baccifera*, *Geonoma cuneata*, *P. tomentosa*, *Piper confertinodum*, *M. reducens*, *C. spathulata*, *Triolena cf. spicata*, *C. macrocarpa* y *Evodiantus funifer*. Asimismo, coexisten con los siguientes géneros: *Aiphanes*, *Asplundia*, *Anaxogera*, *Apeiba*, *Anthurium*, *Croton*, *Cecropia*, *Clusia*, *Conostegia*, *Eschweilera*, *Eugenia*, *Faramea*, *Guatteria*, *Inga*, *Ischnosiphon*, *Licania (sensu lato)*, *Miconia*, *Ocotea*, *Philodendron*, *Psychotria/Palicourea*, *Sloanea*, *Topobea*, *Tovomita* y *Virola*, condición que demuestra un buen grado de similaridad florística de la vegetación de las dos localidades y apuntala las consideraciones teóricas sobre la dinámica del proceso de recuperación en las áreas afectadas por la minería a cielo abierto.

**Cambios en la composición florística según la escala temporal.** En la Tabla 7 se presentan los valores de la riqueza en los estratos herbáceo, arbustivo, subarbóreo (de arbolitos) y arbóreo inferior, así como el número de individuos (excepto en el estrato herbáceo), en las diferentes fases de recuperación y a manera de comparación con la riqueza de formaciones boscosas y selváticas del mismo tipo de región tropical húmeda de la isla Gorgona y el Chocó biogeográfico (Rangel, 1990). Del análisis de la información es posible extraer las siguientes consideraciones: hay dos etapas marcadas en el proceso de sucesión, desde el inicio de la recuperación hasta los 15 años, cuando aumenta la riqueza de especies, especialmente en el estrato arbustivo, y no hay presencia de especies de los estratos altos. El número de individuos es mayor en el estrato arbustivo y, en general, casi se triplica en comparación con la fase inicial. A partir de los 30 años, en el palmar mixto de *W. regia* y *C. spathulata*

**Tabla 7.** Número de especies y de individuos según estratos en la vegetación de las etapas de recuperación y en formaciones vegetales del Chocó biogeográfico.

Tipo de vegetación	Arbóreo inferior		Subarbóreo (arbolitos)		Arbustivo		Herbáceo		Total	
	Ind.	Esp.	Ind.	Esp.	Ind.	Esp.	Ind.	Esp.	Ind.	Esp.
Bosque de <i>Ossaea sessilifolia</i> - <i>Anaxagorea phaeocarpae</i>	16	9	64	17	72	20	ND	35	152	81
Bosque de <i>Malpighia glabra</i> - <i>Cespedesia macrophylla</i>	31	13	57	18	130	23	ND	15	218	69
Formación Cespedesio <i>spathulatae</i> - <i>Symphonion globuliferae</i>	23	11	60	17	101	21	ND	25	184	74
Palmar mixto de <i>Pholidostachys dactyloides</i> y <i>Tapirira guianensis</i> (Testigo)	28	18	177	23	81	27	ND	27	286	95
Palmar mixto <i>Welfia regia</i> y <i>Cespedesia spathulata</i> (30 años)	26	4	56	5	37	5	ND	20	119	34
Matorral alto <i>Miconia sericea</i> y <i>Cespedesia spathulata</i> (15 años)	0	0	0	0	406	20	ND	14	406	34
Matorral pastizal <i>Miconia crenata</i> y <i>Andropogon bicornis</i> (5 años)	0	0	0	0	160	14	ND	11	160	25

ND: información no disponible; Ind. = individuos; Esp. = especies

aparecen cinco especies en el estrato subarbóreo y cuatro en el arbóreo inferior y se mantiene la riqueza total (34 especies), en tanto que se encuentran 82 individuos en los estratos altos (subarbóreo, o de arbolitos, y arbóreo inferior).

Si se hace una extrapolación “muy lineal” y se considera que en 30 años solamente se ha alcanzado a recuperar el 36 % del patrón de riqueza, lograr una condición de restauración parecida a lo que sería un palmar mixto de *P. dactyloides* y *T. guianensis* requeriría aproximadamente otros 50 años (80 años en total). Si tomáramos como referencia la formación boscosa predominante en la isla Gorgona, donde se documentaron procesos de intervención en la vegetación natural de manera tal que la mayor parte de estos bosques aún se encuentran en fases avanzadas del proceso de recuperación, para alcanzar el valor de riqueza promedio se requerirían cerca de 35 años más (65 años en total). Si se asume una progresión lineal en el aumento de las densidades (número de individuos), para alcanzar el valor del bosque testigo se requerirían 75 años, es decir 45 años adicionales. En comparación con los bosques de la isla Gorgona, el patrón de densidad del palmar mixto de *W. regia* y *C. spathulata* (30 años de recuperación) es casi el mismo. Estas cifras permiten concluir que el efecto de la intervención de la minería a cielo abierto sobre el bosque húmedo pluvial en localidades del Chocó biogeográfico es muy drástico y que los tiempos de restauración son muy lentos, lo cual genera incertidumbre sobre la posibilidad de que se restaure la vegetación original.

La restauración de los ecosistemas forestales representa una estrategia clave para la lucha contra las manifestaciones del cambio climático (pérdida de biodiversidad y desertificación), y ofrece oportunidades de desarrollo a las comunidades involucradas en dichos procesos, dados los productos y servicios que genera esta práctica. La restauración requiere de planificación, no es solo plantar árboles, su éxito depende de una proyección cuidadosa y debe basarse en los conocimientos científicos necesarios para que los ecosistemas degradados efectivamente puedan sobrevivir y recuperarse de las diferentes presiones abióticas, bióticas y sociales (Bozzano, *et al.*, 2014).

### Contribución de los autores

Los datos de campo fueron recolectados de la tesis de doctorado de Giovanni Ramírez, dirigida por J. Orlando Rangel-Ch. La fase analítica del manuscrito fue adelantada por los dos autores, así como la discusión y las conclusiones finales.

---

### Material suplementario

---

**Anexo 1.** Especies de epífitas en el bosque testigo y en el área de recuperación de 30 años. Vea el anexo 1 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/896/2626>

**Anexo 2.** Número de individuos según estratos en las fases de recuperación. Vea el anexo 2 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/896/2627>

---

### Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses personal ni profesional que haya afectado el desarrollo del estudio.

### Agradecimientos

Al botánico y ecólogo Gerardo Aymard, por su detallada revisión y por los aportes que mejoraron la presentación final del documento.

### Referencias

- Ayala, H., Murillo, W., Mosquera, J. (2008). Evaluación de la adaptabilidad de la acacia (*Acacia mangium* Wild.), y bija (*Bixa orellana* L.) en áreas degradadas por la actividad minera aluvial en el Chocó biogeográfico, Condoto, Chocó, Colombia. *Bioetnia*. 5 (2): 115 – 123.
- Barthlott, W., Schmit-Neuerburg, V., Nieder, J., Engwald, S. (2001). Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*. 152: 145-156.
- Berdugo-L., M. L. (2008). Caracterización de las variaciones morfoecológicas a nivel foliar en diferentes tipos de bosques del departamento de Córdoba, Colombia. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Berdugo-L., M.L., Avella-M., A., Rangel-Ch., J.O. (2012). Patrón de distribución de la riqueza vegetal en un gradiente de precipitación en el Caribe de Colombia. En: J.O. Rangel-Ch. (editor). Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales. p. 575-600.
- Bozzano, M., Jalonen, R., Thomas, E., Boshier, D., Gallo, L., Cavers, S., Bordács, S., Smith, P., Loo, J. (Editores) (2014). Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources – Thematic Study. Rome, FAO and Bioversity International. p. 282.
- Esquivel, H., Tinoco-F., E., Torres, A.J. (2016). La sucesión vegetal en los lodos fluviovolcánicos de Armero-Tolima-Colombia 30 años después de la erupción del volcán arenas del nevado del Ruiz. *Caldasia*. 38 (1): 101-116.
- Galeano, G. (2001). Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. *Caldasia*. 23 (1): 213-236.
- Gentry, A.H. (1986). Species richness and floristic composition of Chocó región plant communities. *Caldasia*. 15: 71-91.
- Gentry, A. (1993). A field guide to the families and genera of Woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). Conservation International. Washington. 460 p.
- Keller, R. (2004). Identification of tropical Woody plants in the absence of flowers (A field guide). 2 ed. Birkhäuser, Verlag, Basel, Switzerland, 294 p.
- Köster, N., Friedrich, K., Nieder, J., Barthlott, W. (2009). Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology*. 23 (3): 911-919.
- Krömer, T., Gradstein, R.S., Acebey, A. (2007). Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 42 (1): 23-33.



- Leal, C.** (2009). La compañía minera Chocó Pacífico y el auge del platino en Colombia, 1897-1930. *Historia Crítica 1* (edición especial). p. 150-164.
- Ledezma-Rentería, E. D. & G. Galeano.** (2014). Usos de las palmas en las tierras bajas del pacífico colombiano. *Caldasia*. **36** (19): 71-84.
- Rangel-Ch., J.O. & Lozano-C., G.** (1986). Un perfil de vegetación entre la Plata (Huila) y el Volcán del Puracé. *Caldasia*. **14** (68-70): 503-547.
- Rangel-Ch., J.O.** (1990). Tipos de vegetación. En: J. Aguirre-C. & J.O. Rangel-Ch. (editores). *Biota y ecosistemas de Gorgona*, Fondo FEN Colombia. Bogotá. p. 107-126.
- Rangel-Ch., J.O.** (Editor). (2004). Colombia diversidad biótica IV: El Chocó biogeográfico/costa Pacífica. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C. 997 pp.
- Rangel-Ch., J.O. & Arellano, H.** (2004). Clima del Chocó biogeográfico. En: Rangel-Ch., J.O. (editor). *Colombia diversidad biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica*. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. p. 39-82.
- Rangel-Ch., J.O., Cleef, A.M., Salamanca, S., Ariza, C.L.** (2005). La vegetación de los bosques y selvas del Tatamá. En: T. Van der Hammen, J.O. Rangel-Ch. & A.M. Cleef (Editores). *Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 6. La cordillera Occidental, transecto de Tatamá*: 469-644. J. Cramer, (BORNTRAEGER) Berlín-Stuttgart. ISBN: 3-443-50028-5.
- Vargas, L., Ramírez, G., Quesada, Z., Valoyes, Z.** (2009). Diagnóstico ambiental de áreas degradadas por la minería de oro y platino en el municipio de Atrato-Chocó y diseño de alternativas de recuperación. Alcaldía del Municipio de Atrato. Atrato – Chocó. 157 p.
- Werner, F., Homeier, J., Gradstein, S.** (2005). Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica*. **11**: 21-40.

# Análisis polínico del propóleo rojo de la zona insular de San Andrés, Colombia

## Palynological analysis of red propolis from San Andrés insular zone, Colombia

Guillermo Salamanca-Grosso, Mónica Patricia Osorio-Tangarife

Grupo de Investigaciones Mellitopalínológicas y Propiedades Físicoquímicas de Alimentos, Departamento de Química, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

### Resumen

La diversidad de las especies vegetales en los ecosistemas es fundamental para la preservación de las especies de polinizadores y, especialmente, de las abejas, porque dependen directamente del suministro de polen y néctar. El espectro polínico de propóleos es un indicador de la vegetación en zonas biogeográficas determinadas y evidencia, de alguna manera, la relación entre plantas e insectos en la búsqueda de recursos para el sustento de las colonias de abejas. Se evaluaron cinco muestras de propóleo rojo recolectadas en la zona insular de San Andrés, Colombia, para determinar la frecuencia y los tipos polínicos presentes. Las muestras se sometieron a operaciones de separación y concentración y, posteriormente se trató el sedimento mediante acetólisis. Se pudieron reconocer 46 tipos polínicos en 29 familias botánicas, con predominio de *Cyperus haematodes*, *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Dalbergia browni*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle*, *Sesuvium portulacastrum*, *Cocos nucifera* y *Spondias mombin*, y otros tipos menos importantes como *Morinda citrifolia*, según sus frecuencias polínicas. Las familias con mayor número de tipos polínicos fueron Acanthaceae, Aizoaceae, Arecaceae, Combretaceae y Rhizophoraceae. Estos resultados constituyen uno de los primeros trabajos de análisis polínico en propóleos colombianos.

**Palabras clave:** análisis polínico; origen botánico; propóleo rojo.

### Abstract

The diversity of plant species present in ecosystems is critical to the preservation of pollinator species and especially bees because they depend directly on the supply of pollen and nectar. The pollen spectra of propolis is an indicator of the vegetation existing in certain biogeographic area and it evidences in some way the relation plant-insect in the search for livelihood resources for the bee colonies. We evaluated five red propolis samples collected in San Andres Island (Colombia) to determine the frequency and pollen types present. The samples underwent separation and concentration, as well as sediment analysis by acetolysis. The work allowed the recognition of 46 pollen types from 29 botanical families, predominantly *Cyperus haematodes*, *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Dalbergia browni*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle*, *Sesuvium portulacastrum*, *Cocos nucifera*, and *Spondias mombin* and other less important types, such as *Morinda citrifolia*, revealed through their pollen frequencies. The families with the highest number of pollen types present corresponded to Acanthaceae, Aizoaceae, Arecaceae, Combretaceae, and Rhizophoraceae. These results represent one of the first pollen analysis in Colombian propolis.

**Keywords:** Pollen analysis; botanical origin; red propolis.

### Introducción

El propóleo es un producto natural de consistencia cauchosa y pegajosa. Es elaborado por las abejas a partir de resinas, gomas y exudaciones de las plantas que han sido modificadas tras la adición de enzimas y secreciones. Presenta tonalidades de color castaño, marrón, pardo, rojizo y verde, y, en algunos casos, negros, según sea el origen botánico y geográfico (Salamanca, 2017). El producto contiene una amplia variedad de metabolitos, principalmente compuestos

de estructura fenólica, a los que se les atribuyen diversas propiedades biológicas. Este material ha alcanzado una posición destacada en el mercado de los productos naturales a nivel mundial (Kuropatnicki, et al., 2013; Fabris, et al., 2013; Wagh, 2013; Banskota, et al., 2001).

#### \*Correspondencia:

Guillermo Salamanca-Grosso; [gsalaman@ut.edu.co](mailto:gsalaman@ut.edu.co)

Recibido: 20 de mayo de 2019

Aceptado: 16 de agosto de 2019

Editor: Elizabeth Castañeda

Los propóleos de diferentes entornos biogeográficos del mundo han llamado la atención de muchos investigadores por sus reconocidas propiedades biológicas benéficas que lo proyectan como un producto de interés general debido a su amplio espectro antimicrobiano y antiinflamatorio, sus efectos cicatrizantes, anestésicos y anticariogénicos, su acción estimulante del sistema inmunológico, de protección del hígado, contra el cáncer, antiviral, antifúngica, antiprotozoaria, antirradicalaria, antioxidante y como agente recuperador de tejidos (Salamanca, 2017; Freires, *et al.*, 2016; Silva-Carvalho, *et al.*, 2015; Fabris, *et al.*, 2013; Olivieri, *et al.*, 2013; Sulaiman, *et al.*, 2012; Urushisaki, *et al.*, 2011; Valente, *et al.*, 2011; Li, *et al.*, 2009; Banskota, *et al.*, 2001). El origen botánico de muchos propóleos se ha determinado mediante el análisis polínico y por comparación de fracciones epidérmicas de plantas de referencia con secciones aisladas de propóleos. Con el advenimiento de los métodos instrumentales de análisis se han podido determinar más de 300 principios activos según su origen biogeográfico en zonas templadas y tropicales del mundo (Urushisaki, *et al.*, 2011).

Las propiedades del propóleo dependen de la composición de las plantas visitadas, de las resinas o exudados que las abejas hayan usado para formar el producto, de la forma de recolección, de las condiciones climáticas y del periodo en el cual haya sido beneficiado (Salamanca, 2017; Urushisaki, *et al.*, 2011; Valente, *et al.*, 2011; Silva-Carvalho, *et al.*, 2015; Li, *et al.*, 2009). En general, los propóleos tienen forma diversas: de aspecto duro o quebradizo, de textura suave, flexible o pegajosa, semidura o blanda, según la presencia de bálsamos, cera, gomas, resinas y restos de plantas (Sulaiman, *et al.*, 2012; Freires, *et al.*, 2016; Olivieri, *et al.*, 2013; Salatino, *et al.*, 2011).

A diferencia de las zonas templadas, en ambientes tropicales las abejas acuden a otras fuentes para suplir las necesidades de sostenimiento de las colonias y buscar resinas y exudados de las plantas para la elaboración de sus propóleos (Silva-Carvalho, *et al.*, 2015; Miguel, *et al.*, 2014; Bankova, *et al.*, 2014; Rodríguez, *et al.*, 2012). En consecuencia, se presentan importantes diferencias en su composición química, la cual depende de la flora local (Fabris, *et al.*, 2013).

El análisis polínico, técnica de identificación del origen botánico de los propóleos, ha demostrado gran potencial como herramienta de diagnóstico. Los primeros trabajos de identificación del origen botánico conforme al origen geográfico de los propóleos, se remontan al final de la década de 1970 (D'Albore, 1979; Theobald, *et al.*, 1979; Barth, 1998). Habitualmente, los componentes de las masas mecánicas del propóleo suelen ser filamentos de las hojas de las plantas, fragmentos de tricomas y fracciones de hojas y tallos, que pueden ser orientativos (Theobald, *et al.*, 1979). Con esta técnica se ha identificado la presencia de polen de *Eucalyptus* sp., *Populus* sp., *Pinus alba*, *P. nigra* y *P. trémula*, (Freires, *et al.*, 2016), de *Dalbergia ecastophyllum*,

*Macaranga tanarius* y *Cupressus sempervirens*, entre otros (Bankova, *et al.*, 2014; Daugsch, *et al.*, 2008; Melliou, *et al.*, 2007).

Entre los trabajos de identificación de fuentes florales propias de los propóleos tropicales de América, se destacan los de Brasil, en donde se ha identificado el espectro polínico de bosques secos de Bahia, Estado de Brasil, y se han descrito algunos tipos polínicos como *Cupania*, *Eucalyptus*, *Schinus*, que son propios de zonas costeras (Oliveira & Riveiro, 2018; Matos & Santos, 2016; Matos, *et al.*, 2014); no obstante, en el polen de Río de Janeiro, Rio Grande do Sul y Minas Gerais se han relacionado especies de *Eucalyptus*, *Eupatorium*, *Cecropia* y *Mimosa caesalpiniaefolia* (Barth, 1998). En este último estado se identificaron granos de polen de *Vellozia* sp., *Baccharis dracunculifolia*, *Eucalyptus* sp., *Hyptis* sp. y *Vernonia polyanthes*, (Barth, *et al.*, 1999). Asimismo, se han relacionado diferentes entornos biogeográficos del propóleo rojo. En Cuba estos corresponden a la localidad de Pinar del Río, en México, a Champotón, en el nordeste de Brasil, la zona de manglares, y a la isla de San Andrés en Colombia (Salamanca & Osorio, 2018; Omar, *et al.*, 2016; Piccinelli, *et al.*, 2011; Lotti, *et al.*, 2010).

Los propóleos de tonalidades rojizas de Cuba y México se han relacionado con especies del género *Clusia* (*C. grandiflora*, *C. lanceolata*, *C. paralicola*, *C. parviflora* y *C. espi-sanctensis*) (Corbellini, *et al.*, 2017). Los de Brasil han revelado la presencia de granos de polen de *Schinus*, *Protium*, *Rhizophora*, *Laguncularia*, *Avicennia* y *D. ecastophyllum* (Barth & Luz, 2009), en tanto que en el polen verde o marrón de Río de Janeiro, Rio Grande do Sul y Minas Gerais se han relacionado especies de *Eucalyptus*, *Eupatorium*, *Mimosa caesalpiniaefolia* y *Cecropia* (Barth, 1998). En esta última región se identificaron granos de polen de *Vellozia* sp., *B. dracunculifolia*, *Eucalyptus* sp., *Hyptis* sp. y *V. polyanthes* (Barth, *et al.*, 1999); en Sao Paulo, se han identificado hasta 28 tipos polínicos, principalmente de las familias Leguminosae, Mimosoideae y Myrtaceae, (Silva, *et al.*, 2013), y en geopropóleos los componentes mayoritarios se relacionan con el sílice, la arcilla y la ausencia de tricomas (Barth, 2006; Barth & Luz, 2003; Absy, *et al.*, 1984; Absy & Kerr, 1977).

La flora apícola de mayor interés involucra una serie de plantas propias que se pueden clasificar según las zonas de vida y los pisos térmicos, como lo indican varios trabajos de identificación taxonómica y palinológica de plantas visitadas por las abejas en áreas andinas y páramos, en el Caribe, o consociaciones geográficas de ultramar, como en el caso de la isla de San Andrés (García, *et al.*, 2011; Velandia, *et al.*, 2012; Velásquez & Rangel, 1995). Asimismo, en el sureste de Brasil se han analizado sedimentos de propóleos y geopropóleos y se ha determinado que en los verdes, rojos y marrones sobresalen las especies de asteráceas y eucaliptos, mientras que entre los geopropóleos predominan las de *Cecropia* y Melastomataceae (Barth & Freitas, 2015). Cabe destacar que en estudios de la Universidad Nacional de





**Tabla 1.** Conteo de tipos polínicos identificados en las muestras de propóleo rojo recolectadas en la isla de San Andrés, Colombia

Familia	Tipos polínicos	BHi	FH	BHii	ECi	ECii	FR
Amaranthaceae:	<i>Amaranthus</i> sp.		9	3	7	0	0,7
Acanthaceae:	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	47	48	52	38	67	9,6
	<i>Ruellia tuberosa</i> L.		3	3	7	7	0,8
Aizoaceae:	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.	16	30	34	33	26	5,3
Amaryllidaceae:	<i>Hymenocallis littoralis</i> (Jacq.) Salisb.	3	7	3	12	11	1,4
Anacardiaceae:	<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi.		0	2	0	1	0,1
	<i>Spondias mombin</i> L.	41	48	38	36	39	7,7
	<i>Tapirira</i> sp.		1	6	7	4	0,7
Annonaceae:	<i>Annona glabra</i> L.		3	0	8	3	0,5
Apiaceae:	<i>Coriandrum sativum</i> L.		6	5	3	1	0,6
Arecaceae:	<i>Cocos nucifera</i> L.	47	39	82	50	55	10,4
Bataceae:	<i>Batis maritima</i> L.	6	7	3	4	2	0,8
Boraginaceae:	<i>Tournefortia gnaphalodes</i> L.R.Br.ex Roem. & Schult.	14	7	19	14	11	2,5
Bromeliaceae:	<i>Tillandsia</i> sp.	6	4	3	2	1	0,6
Combretaceae:	<i>Terminalia catappa</i> L.		5	2	4	5	0,6
	<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) C.F Gaertn	30	37	45	50	58	8,4
	<i>Conocarpus erectus</i> L.	22	29	52	39	61	7,8
Asteraceae:	<i>Acmella darwinii</i> (D.M.Porter) R.K.Jansen		2	1	1	3	0,3
	<i>Baccharis</i> sp.	4	2	3	4	4	0,6
	<i>Bidens pilosa</i> L.		5	1	7	4	0,6
	<i>Sphagneticola trilobata</i> L.	7	2	1	1	6	0,6
Convovulaceae:	<i>Ipomoea pes-caprae</i> L.	5	6	3	2	6	0,8
Cyperaceae:	<i>Cyperus haematodes</i> Endl.	11	23	31	12	21	3,7
Chrysobalanaceae:	<i>Chrysobalanus icaco</i> L.	4	11	21	9	8	2,0
Euphorbiaceae:	<i>Hippomane mancinella</i> L.		9	0	3	0	0,5
Leguminosae:	<i>Crotalaria retusa</i> L.		0	7	2	3	0,5
	<i>Dalbergia brownei</i> (Jacq.) Urb.	16	12	13	11	8	2,3
	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.)	5	0	3	3	4	0,6
	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir		2	0	7	2	0,4
Malvaceae:	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	4	5	6	7	7	1,1
	<i>Hibiscus tilliaceous</i> L.	2	3	2	5	3	0,6
	<i>Talipariti tiliaceum</i> (L.) Fryxell	8	12	4	2	0	1,0
	<i>Triumfetta lappula</i> L.		1	2	1	2	0,2
Moraceae:	<i>Artocarpus altilis</i> (Parkinson ex. F.A.Zorn) Fosberg	17	3	21	13	22	2,9
Myrtaceae:	<i>Psidium guajava</i> L.	11	14	17	21	13	2,9
	<i>Corymbia citriodora</i> (Hook.)	13	7	6	11	21	2,2
Poaceae:	<i>Andropogon bicornis</i> L.	7	3	4	4	7	1,0
	<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	3	4	7	3	9	1,0
Polygonaceae:	<i>Coccoloba uvifera</i> L.	3	0	3	2	7	0,6
Rhizophoraceae:	<i>Rhizophora mangle</i> L.	33	33	41	52	44	7,8
Rosaceae:	<i>Rubus urticifolius</i> Poir.		1	0	3	0	0,2
Rubiaceae:	<i>Morinda citrifolia</i> L.	23	16	12	8	14	2,8
Salicaceae:	<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	5	3	6	3	0	0,6
Sapindaceae:	<i>Cupania glabra</i> Sw.		2	5	1	3	0,4
Verbenaceae:	<i>Lantana camara</i> L.	5	3	0	5	3	0,6
No identificados	No identificados		11	21	15	19	2,5
<b>Total de granos polínicos contados</b>		<b>418</b>	<b>478</b>	<b>593</b>	<b>532</b>	<b>595</b>	<b>2616</b>
<b>Total de tipos de polen identificados</b>		<b>30</b>	<b>46</b>	<b>46</b>	<b>46</b>	<b>46</b>	

BH: Bahía Hooker. EC: El Cove. FH: Flowers Hill. FR: Frecuencia relativa total

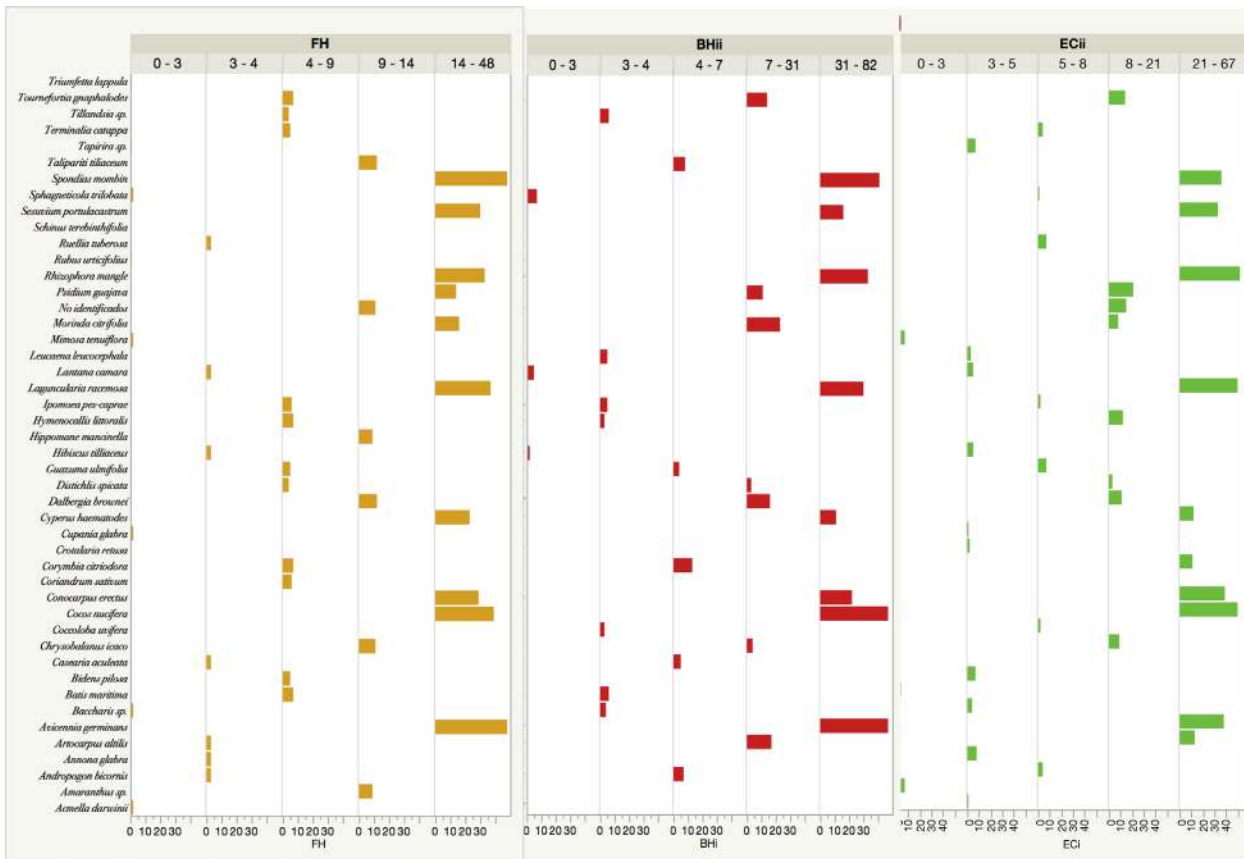
El análisis de la distribución de frecuencias predominantes de los tipos polínicos (Figura 3) permitió identificar dos grupos característicos preponderantes: *A. germinans*, *C. nucifera* y *S. mombin* fueron las especies más predominantes en los sedimentos según los porcentajes de frecuencia (entre 8,0 y 16,0 %); el segundo grupo mayoritario incluyó dos subgrupos en los que las especies *C. erectus*, *C. haematodes*, *L. racemosa* y *R. mangle* predominaron. En la Figura 4, se presentan algunas microfotografías de tipos polínicos observados en el microscopio de luz, característicos del sedimento de los propóleos rojos de la zona de la isla de San Andrés (Colombia).

**Discusión**

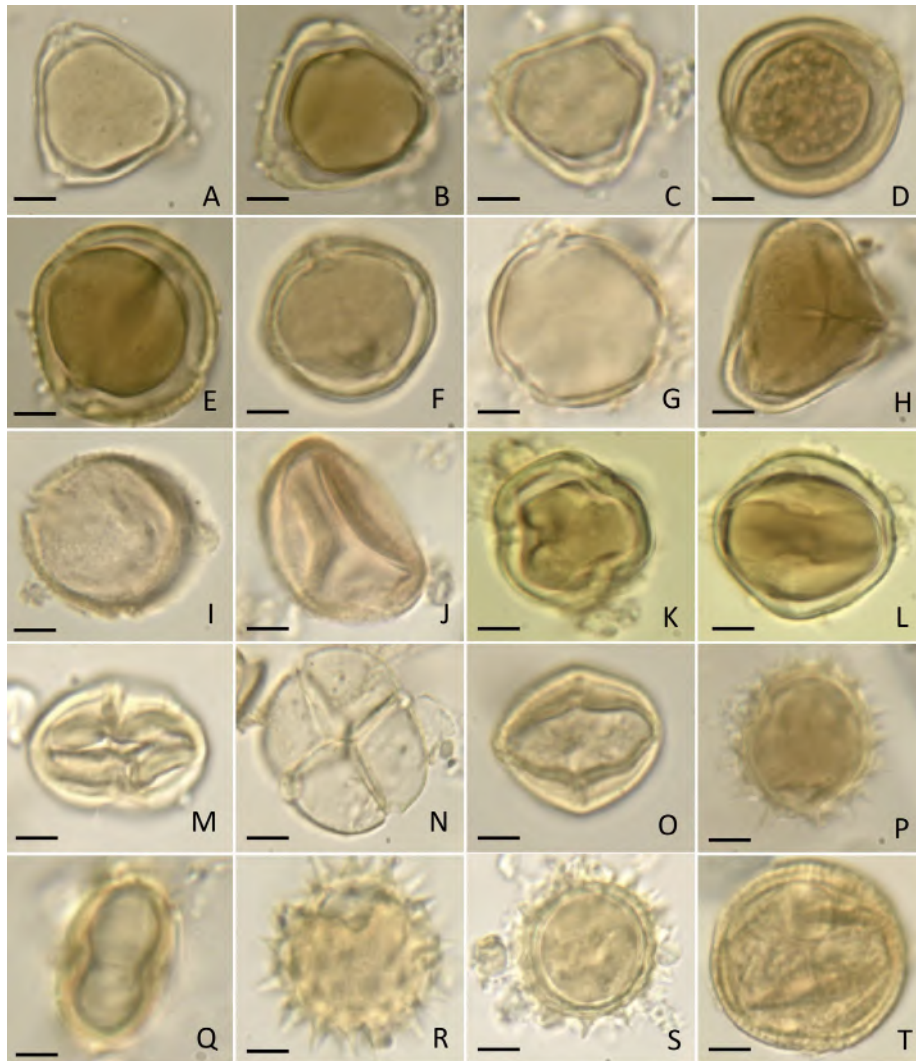
En términos generales, la estructura boscosa de la isla de San Andrés en la Bahía Hooker y El Cove tienen un alto grado de desarrollo y se ubican detrás de la barrera arenosa, lo cual se debe a que permanecen inundados gran parte del año, bien sea por el sistema de lluvias o por el aporte de los drenajes que se depositan sobre los manglares. La unidad El Cove se extiende en un espacio de 1,2 ha y tiene una barrera monoespecífica de *R. mangle*, en tanto que en la Bahía Hooker, que se extiende a lo largo de 34 ha, hay 15,1 ha de *R. mangle*, 0,97 ha de *A. germinans* y 18,4 ha de

bosques mixtos de *R. mangle*, *L. racemosa*, *A. germinans* y *C. erectus*. Los árboles de porte medio alcanzan hasta 5,6 m, con densidades de hasta 119 árboles por hectárea. En este entorno, la biomasa estimada de *R. mangle* es de 14,8 tn/ha/año, la de *A. germinans* es ligeramente mayor, con 13,5 tn/ha/año, y la de *L. racemosa* es de 8,32. Los manglares de San Andrés son altamente productivos, en comparación con otros sistemas de manglar en el Caribe. La diversidad polínica observada en las muestras de propóleo rojo podría explicarse en función de la diversidad de la flora asociada con la zona de manglares (García-Hansen & Gaviria-Chiquazuque, 1996).

Dado que se han detectado solamente seis zonas geográficas en que se producen los propóleos rojos en el mundo, entre ellas las de Colombia (Salamanca & Osorio, 2018), solo se conocen los trabajos de caracterización palinológica del nordeste de Brasil (Barth & Luz, 2009; Avelino & Ribeiro, 2018). Allí hay una amplia biodiversidad florística que permite un mayor espectro polínico y reduce la posibilidad de hacer comparaciones directas con la isla de San Andrés. La flora insular del Caribe presenta algunas diferencias con respecto a las especies del nordeste brasileño, pero en las dos localidades predominan condiciones de manglar y tipos de flora similares, lo que



**Figura 3.** Diagramas característicos de las frecuencias y los tipos polínicos presentes en las muestras de sedimentos de propóleo rojo de las zonas estudiadas en la isla de San Andrés, Colombia. FH, BH y EC: zonas de muestreo.



**Figura 4.** Algunos granos de polen identificados en las muestras de propóleo rojo de la isla de San Andrés, Colombia. **A-C.** *Corymbia citriodora*. **D-F.** *Laguncularia racemosa*. **G.** *Tapirira* sp. **H.** *Cupania glabra* **I.** *Spondias mombin*. **J.** *Morinda citrifolia*. **K.** *Rubus urticifolius*. **L.** *Schinus terebinthifolia*. **M.** *Triumfetta lappula*. **N.** *Mimosa tenuiflora*. **O.** *Rhizophora mangle*. **P.** *Baccharis* sp. **Q.** *Coriandrum sativum*. **R.** *Acmeilla darwinii*. **S.** *Bidens pilosa*. **T.** *Avicennia germinans*. Escala: 10  $\mu$ m

explica la presencia de tipos polínicos de *Arecaceae* (*C. nucifera*), *Anacardiaceae* (*Tapirira* sp. junto a *S. mombin*), *Aizoaceae* (*S. portulacastrum*), *Cyperaceae* (*C. haematodes*), *Moraceae* (*A. altilis*) y *Myrtaceae* (*C. citriodora*), considerados como dominantes, con una frecuencia relativa total de 23,1 %, comparable con los conteos de polen de algunas de las muestras recolectadas en el nordeste de Brasil.

El origen de los propóleos rojos del nordeste de Brasil reside principalmente en las resinas de especies de *Anacardiaceae* y de los géneros *Schinus* (Barth & Luz, 2009) y *Spondias* y *Tapiraria* (Avelino & Ribeiro, 2018). En San Andrés, las fuentes de propóleo rojo pueden atribuirse a las exudaciones y resinas de las especies de manglar. En este sentido, es importante resaltar que las fuentes potenciales de propóleo rojo se distribuyen a lo largo del costado oriental de la isla, donde las condiciones hidrológicas, de

sedimentación, geomorfológicas y de intensidad del oleaje son favorables para su distribución y predomina la vegetación costera y de manglar (*R. mangle*, asociada con otras especies también presentes: *A. germinans*, *C. erectus* y *L. racemosa*). Además, entre los sectores (Orange Hill y Little Hill), se observan zonas mixtas de *R. mangle*, *L. racemosa*, y parches de *C. erectus* en Smith Channel, Tom Hooker y Savanna, donde se mantiene la unidad del bosque de manglar más desarrollado de la isla.

Los estudios de flora juegan un papel singular cuando se trata del establecimiento de las relaciones entre plantas e insectos. En las muestras de propóleos rojos de Cuba, México, Nigeria y Shandong en China (Corbellini, et al., 2017), no se han hecho evaluaciones polínicas para identificar el origen botánico. Solo en Brasil se han identificado los tipos polínicos que se relacionan con especies de los



géneros *Avicennia*, *Baccharis*, *Clusia*, *Dalbergia*, *Protium*, *Rhizophora* y *Schinus* (Barth & Luz, 2009). En el presente estudio, los tipos polínicos se relacionaron estrechamente con los descritos por Barth & Luz (2009), con excepción de *B. dracunculifolia* y *Protium*, principalmente.

Los tipos polínicos observados correspondieron a plantas de la zona de manglar presentes en el núcleo de la reserva de biosfera “Seaflower” en el archipiélago de San Andrés. El área de estudio no presentaba reductos de vegetación primaria, por el contrario, se evidenciaron formaciones de bosque secundario, con afectación permanente en términos de presión antrópica. En los recorridos realizados por las zonas de manglar siguiendo protocolos de evaluación rápida, se observaron abejas recolectando resinas de los fustes de los árboles e intenso pecoreo sobre las flores y glándulas secretoras de las plantas. En los sedimentos de propóleo rojo observados bajo el microscopio después de la extracción Soxhlet y la acetólisis, se evidenciaron fragmentos de tejido vegetal, gomas, ceras, tricomas y abundantes piezas leñosas con residuos de hojas y cortezas, por ejemplo, secciones de neumatóforos.

La asociación vegetal característica que representa el espectro polínico en cada una de las cinco muestras de propóleo rojo estudiadas correspondió a los tipos de mangle identificados como blanco (*L. racemosa*), negro (*A. germinans*), botón (*C. erectus*) y rojo (*R. mangle*). Se sabe que la especie *S. portulacastrum* es una hierba suculenta que se expande en las zonas costeras y marítimas y que es representativa de la isla de San Andrés, al igual que *C. nucifera*, la más abundante en todos los sedimentos de propóleo rojo analizados. *S. mombin*, especie que también se destacó en las muestras estudiadas, es característica del Trópico y se extiende a lo largo de las zonas cálidas del país.

Los espectros polínicos caracterizados en este estudio pueden usarse para futuros análisis palinológicos de propóleos rojos, no solo de la isla de San Andrés, sino de otras regiones insulares del mundo aún no consideradas. Por las comparaciones visuales de los diferentes tipos polínicos encontrados en el estudio, así como la remoción de ceras y grasas mediante extracción Soxhlet para visualizar mejor los granos, y la acetólisis, el presente documento sirve como punto de partida para posteriores investigaciones. Las especies de mangle registradas son tipos polínicos que dan cuenta de la versatilidad de *A. mellifera* en la isla a la hora de buscar materiales para la protección y sustento de las colonias. El estudio, asimismo, aporta una ruta apropiada para la identificación de polen a partir de matrices complejas, como es el caso de los propóleos.

## Conclusiones

Se evaluaron sedimentos polínicos de muestras de propóleo rojo colombiano de la zona insular de San Andrés, Colombia. El espectro polínico de las muestras presentó algunas diferencias importantes con el del nordeste brasileño. En los sedimentos predominaron tipos polínicos propios de zonas

de manglar, además de taxones de las familias Aizoaceae, Arecaceae, Anacardiaceae, Cyperaceae y Myrtaceae, que son representativas de plantas apícolas de las zonas donde se generó el muestreo. Las frecuencias polínicas revelaron grupos predominantes de especies de mangle: *L. racemos*, *A. germinans*, *C. erectus* y *R. mangle*, así como de *S. portulacastrum*, *C. nucifera* y *S. mombin*. Además, se observaron tipos polínicos acompañantes y accesorios con bajas frecuencias, que revelan la actividad de *A. mellifera* en la búsqueda de recursos poliníferos para su sustento. El estudio permitió implementar una metodología de tipos polínicos de referencia para establecer el origen botánico de los propóleos.

## Contribución de los autores

GSG: implementación metodológica del proceso de separación y caracterización de matrices de polen en muestras de propóleo, evaluación y análisis de resultados, revisión bibliográfica, y planeación y redacción del manuscrito. MPOT: recepción y procesamiento de las muestras; montaje y caracterización de los tipos polínicos, revisión de la literatura y ajuste y redacción del documento final.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses con respecto al trabajo realizado. El apoyo financiero para la investigación se reconoció apropiadamente.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al grupo de Investigaciones Mellitopalínológicas y Propiedades Físicoquímicas de Alimentos, a la coordinación General del Proyecto “EOCYT” y a la Oficina de Investigaciones y Desarrollo Científico de la Universidad del Tolima por la financiación del proyecto 410120516. Al señor Cesar Palacio Santos, apicultor de San Andrés, Colombia, por el acompañamiento en el proceso de muestreo. A los pares y evaluadores, por las observaciones y sugerencias durante la fase de evaluación.

## Referencias

- Absy, M.L., Camargo, J.M.F., Kerr, W.E., Miranda, I.P.A. (1984). Espécies de plantas visitadas por Meliponinae (Hymenoptera: Apoidea), para coleta de pólen na região do Médio Amazonas. *Revista Brasileira de Biologia*. **44**: 227-237.
- Absy, M.L., & Kerr, W.E. (1977). Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. *Acta Amazônica*. **7**: 309-315.
- Bankova, V., Popova, M., Trusheva, B. (2014). Propolis volatile compounds: Chemical diversity and biological activity: A review. *Chemistry Central Journal*. **8**: 28.
- Banskota, A. H., Tezuka, Y., Kadota, S. (2001). Recent progress in Pharmacological Research un Propolis. *Phytotherapy Research*. **15** (7): 561-571.
- Bart., H. O. M., Dutra, V. M. L., Justo, R. L. (1999). Análise polínica de algumas amostras de própolis do Brasil Meridional. *Ciência Rural*. **29** (4): 663-667.

- Barth, O.M. & Freitas, S.A.** (2015). Palynology as a tool to distinguish between propolis and geopropolis: Southern Brazilian samples. *Open Access Library Journal*. **2**: 2217.
- Barth, O. M.** (2006). Palynological analysis of geopropolis samples obtained from six species of Meliponinae in the Campus of the Universidade de Ribeirão Preto, USP, Brazil. *Apiacta*. **41** (2): 71-85.
- Barth, O.M. & Luz, C.F.P.** (2003). Análisis palinológico de sedimentos de geopropolis brasileñas. *Grana*. **42**: 121-127.
- Barth, O.M. & Luz, C.F.P.** (2009). Palynological analysis of Brazilian red propolis samples. *Journal of Apicultural Research and Bee World*. **48** (3): 181-188.
- Barth, O. M.** (1998). Pollen analysis of Brazilian propolis. *Grana*. **37** (2): 97-101.
- Bastos, E.M., Oliveira, V.D.C., Soares, A.E.** (2000). Microscopic characterization of the green propolis, produced in Minas Gerais State, Brazil. *Honeybee Science*. **21**: 179-180.
- Campos-Trujillo, A., Aguirre-Prieto, A., Muñoz-Romero, G., Rodríguez-Villa, M., Quintana-Martínez, G.** (2015). Estudio palinológico de la flora urbana de la ciudad de Chihuahua, México. *Acta Botánica Mexicana*. **113**: 111-134.
- Corbellini, L., dos Santos, D., Marinho, F., Pêgas, J.A., Roesch, M., Moura, S.** (2017). Red propolis: chemical composition and pharmacological activity. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*. **7** (7): 591-598.
- D'Albore, G.** (1979). L'Origine géographique de la propolis. *Apidologie*. **10**: 241-267.
- da Silva, C. R., Putarov, T., Oliveira Orsi, R.** (2013). Pollen spectrum of propolis samples from São Paulo State, Brazil. *Acta Scientiarum, Animal Sciences, Maringá*. **35**: 297-300.
- Daugusch, A., Moraes, C., Fort, P., Park, Y.** (2008). Brazilian Red Propolis – Chemical composition and Botanical Origin. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. **5** (4): 435-441.
- Erdtman, G.** (1969). An introduction to the study of pollen grains and spores. Editorial Hafner. Scandinavian University Books.
- Fabris, S., Bertelle, M., Astafyeva, O., Gregoris, E., Zangrando, R., Gambaro, A., Pereira, G., Stevanato, R.** (2013). Antioxidant properties and chemical composition relationship of Europeans and Brazilians Propolis. *Pharmacology & Pharmacy*. **4**: 46-51.
- Freitas, A., Vit, P., Barth, M.** (2013). Pollen analysis of geopropolis and propolis from stingless bees. En: Vit, P., & Roubik, D.W., eds. *Stingless bees process honey and pollen in cerumen pots*. p. 1-7. Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes; Mérida, Venezuela.
- Freires, I.A., de Alencar, S.M., Rosalen, P.L** (2016). A pharmacological perspective on the use of Brazilian Red Propolis and its isolated compounds against human diseases. *European Journal of Medicinal Chemistry*. **110**: 267-279.
- García-Hansen, I. & Gaviria-Chiquazuque, J.F.** (1996). Estudio de los manglares de San Andres Isla: Extensión y distribución, estructura, productividad, degradación de hojas y otros análisis. Tesis profesional. Facultad Biología Marina, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- García, Y., Rangel, J.O., Fernández, D.** (2011). Palynological flora of the wetland from the aquatic, swamp and floodplain vegetation of the Córdoba and Cesar departments (Colombian Caribbean). *Caldasia*. **33** (2): 573-618.
- Kumazawa, S., Murase, M., Momose, N., Fukumoto, S.** (2014). Analysis of antioxidant prenylflavonoids in different parts of *Macaranga tanarius*, the plant origin of Okinawan propolis. *Asian Pacific Journal of Tropical Medicine*. **7** (1): 16-20.
- Kuropatnicki, A., Szliszka, E., Krol, W.** (2013). Historical aspects of propolis research in modern times. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. **964149**: 1-11.
- Li, F., Awale, S., Zhang, H., Tezuka, Y., Esumi, H., Kadota, S.** (2009). Chemical constituents of propolis from Myanmar and their preferential cytotoxicity against a human pancreatic cancer cell line. *Journal of Natural Products*. **72** (7): 1283-1287.
- Lotti, C., Campo, M., Piccinelli, A.L., Cuesta-Rubio, O., Márquez, I., Rastrelli, L.** (2010). Chemical constituents of red Mexican propolis. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. **58** (4): 2209-2213.
- Lowy-Ceron, P.** (2000). Flora vascular terrestre del archipiélago de San Andrés y Providencia. *Biota Colombia*. **1** (1): 109-124.
- Magalhães, F. & Ribeiro, F. A.** (2009). Pollen morphology of the shrub and arboreal of mangroves of Northeastern Brazil. *Wetlands Ecology and Management*. **17** (5): 423-443.
- Matos, V.R. & dos Santos, F.** (2016). The pollen spectrum of the propolis of *Apis mellifera* L. (Apidae) from the Atlantic Rainforest of Bahia, Brazil. *Palynology*. **41** (2): 207-215.
- Melliou, E., Stratis, E., Chinou, I.** (2007). Volatile constituents of propolis from various regions of Greece-antimicrobial activity. *Food Chemistry*. **103** (2): 375-380.
- Miguel, M., Nunes, S., Dandlen, S., Cavaco, A., Antunes, M.** (2014). Phenols, flavonoids and antioxidant activity of aqueous and methanolic extracts of propolis (*Apis mellifera* L.) from Algarve, South Portugal. *Food Science and Technology*. **34** (1): 16-23.
- Oliveira, L. & Ribeiro, F.A.** (2018). The presence of Fabaceae in the pollen profile of propolis produced in northesasern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. **32** (4): 602-614.
- Olivieri, C., Silvestrin, C.; Gambato, G., Oliveira, M., Salvador, M., Moura, S., Ferreira, F., Kömmling, F., Collares, T., Borsuk, S., Dellagostin, O. A., Pêgas, J. A., Roech-Ely, M.** (2013). Chemical characterization, antioxidant and cytotoxic of Brazilian red propolis. *Food and Chemical Toxicology*. **52**: 137-142.
- Omar, R.M., Ogoli, J., Gray, A.I., Ebiloma, G.U., Clements, C., Fearnley, J., Ebel, R.A., Zhang, T., De Koning, H.P., Watson, D.G.** (2016). Chemical characterization of Nigerian red propolis and its biological activity against *Trypanosoma brucei*. *Phytochemical Analysis*. **27** (2): 107-115.
- Palacios, R., Ludlow-Wiechers, B., Villanueva, R.** (1991). Flora palinológica de la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Seditorial Cioro. México. p. 351.
- Piccinelli, A.L., Lotti, C., Campone, L., Cuesta-Rubio, O., Campo, M., Rastrelli, L.** (2011). Cuban and Brazilian red propolis: botanical origin and comparative analysis by High-performance Liquid chromatography-photodiode array detection/electrospray ionization tandem mass spectrometry. *Journal Agricultural and Food Chemistry*. **59** (12): 6484-6491.
- Rodríguez Y., Sánchez.Catalán, F., Rojano, B., Durango, D., Gil, J., Marín-Loaiza, J.** (2012). Physicochemical characterization and evaluation of antioxidant activity of

- propolis collected in the Atlantic department, Colombia. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*. **15** (2): 303-311.
- Salamanca, G.** (2017). Origen, naturaleza, propiedades fisico-químicas y valor terapéutico del propóleo. Ibagué. Sello Editorial de la Universidad del Tolima. p. 365.
- Salamanca, G. & Osorio, M.P.** (2018). New Insular red propolis from Colombia: Botanical origin, Biological and Chemical markers. 30<sup>th</sup> International Symposium on the Chemistry of Natural Products. Athens, Greece.
- Salamanca, G., Osorio, M.P., Chávez, J. M., Ruiz, J., Torres, A.L.** (2014). Valoración biométrica de poblaciones de abejas de *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) de San Andrés Isla, Colombia. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*. **26** (1): 296.
- Salatino, A., Fernandes-Silva, C.C., Righi, A.A., Salatino, M.L.** (2011). Propolis research and the chemistry of plant products. *Natural products reports*. **28** (5): 925-936.
- Silva-Carvalho, R., Baltazar, F., Almeida-Aguiar, C.** (2015). Propolis: A complex natural product with plethora of biological activities that can be explored for drug development. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. ID 206439.
- Sulaiman, G.M., Ad'hiah, A.H., Al-Sammarræ, K.W., Bagnati, R., Frapolli, R., Bello, E., Uboldi, S., Romano, M., Panini, N., Scanziani, E., Pezzolato, M., Erba, E., D'Incalci, M.** (2012). Assessing the anti-tumour properties of Iraqi propolis in vitro and in vivo. *Food and Chemical Toxicology*. **50** (5): 1632-1641.
- Theobald, W., Krahulik, J., Rolling, R.** (1979). Trichome description and classification. *Anatomy of the dicotyledons, I*. Editorial C.R. Metcalf & L. Chalk, Clarendon Press, Oxford. 40-53.
- Trusheva, B., Popova, M., Bankova, V., Simova, S., Marcucci, M.C., Miorin, P.L., da Rocha, F., Tsvetkova, I.** (2006). Bioactive constituents of Brazilian red propolis. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. **3** (2): 249-254.
- Uribe, J. & Urrego, L.** (2009). Environmental management of mangrove ecosystems: An approach for the Colombian case. *Revista Gestión y Ambiente*. **12** (2): 57-72.
- Urushisaki, T., Takemura, T., Tazawa, S., Fukuoka, M., Hosokawa-Muto, J., Araki, Y., Kuwata, K.** (2011). Caffeoylquinic Acids Are Major Constituents with Potent Anti-Influenza Effects in Brazilian Green Propolis Water Extract. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. ID 252914.
- Valente, M., Baltazar, A., Henrique, R., Estevinho, L., Carvalho, M.** (2011). Biological activities of Portuguese propolis: Protection against free radical-induced erythrocyte damage and inhibition of human renal cancer cell growth in vitro. *Food and Chemical Toxicology*. **49**: 86-92.
- Valle, A. G., Osorno-Arango, A., Gil-Agudelo, D.** (2011). Estructura y regeneración del bosque de manglar de la ciénaga de Cholón, Isla Barú, Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y costeras*. **40** (1): 115-130.
- Velandia, M., Restrepo, S., Cubillos, P., Aponte, A., Silva, L.M.** (2012). Catálogo fotográfico de especies de flora apícola en los departamentos de Cauca, Huila y Bolívia. Bogotá, Instituto Humboldt. Editorial Ediprint Ltda. p. 84.
- Velasquez, C. & Rangel, O.** (1995). Atlas palinológico de la flora vascular del páramo I. Las familias más ricas en especies. *Caldasia*. **17** (82-85): 509-568.
- Wagh, V.** (2013). Propolis: A wonder bees product and its pharmacological potentials. *Advances in Pharmacological Sciences*. **308249**: 1-11.
- Willard, D., Cooper, S., Gámez, D., Jensen, J.** (2004). Atlas of pollen and spores of the Florida everglades. *Palynology*. **28**: 175-227.

# Nuevo registro de *Oryctanthus grammatus* (Loranthaceae), una planta parásita conocida únicamente en su colección tipo

## New record of *Oryctanthus grammatus* (Loranthaceae), a parasitic plant known only from the type collection

Isabel Carmona-Gallego<sup>1,\*</sup>, Jhon Steven Murillo-Serna<sup>1</sup>,  
Francisco Javier Roldán-Palacio<sup>2</sup>, Fernando Alzate-Guarín<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Estudios Botánicos, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

<sup>2</sup>Herbario Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

### Resumen

*Oryctanthus grammatus* es una especie ya descrita en el 2011 en el área biogeográfica del río Magdalena, Colombia, de la cual se conoce únicamente su espécimen tipo, recolectado en 1916 en el departamento de Bolívar. En el presente estudio se reporta un espécimen adicional, encontrado en el departamento de Antioquia 71 años después de su primera recolección, y que constituye el segundo registro para la especie. Se discuten brevemente las afinidades taxonómicas de esta especie y se resalta la importancia de las colecciones históricas para el conocimiento de la biodiversidad.

**Palabras clave:** colecciones biológicas; flora de Antioquia; flora de Colombia; Loranthaceae; Santalales.

### Abstract

*Oryctanthus grammatus* is a species described in 2011 and found in the biogeographic area of the Magdalena River, Colombia, which is known only from the type specimen collected in 1916 in the Department of Bolívar. We report here an additional specimen found 71 years later in the Department of Antioquia, which makes it the second record of this species. We discuss here the taxonomic affinities of the species and we emphasize the value of historical collections for the knowledge of biodiversity.

**Keywords:** Biological collections; flora of Antioquia; flora of Colombia; Loranthaceae; Santalales.

### Introducción

*Oryctanthus* (Griseb.) Eichler (Loranthaceae) está compuesto por 15 especies que se distribuyen desde el sur de México y Jamaica hasta Bolivia y el norte de Brasil (Kuijt & Hansen, 2015; Kuijt, 2019). Este género se encuentra representado en Colombia por nueve especies que se distribuyen en todas las regiones biogeográficas del país (Kuijt, 1992; Dueñas, 2016).

El género ha sido estudiado por autores como Eichler (1868), Engler (1897), Kuijt (1976, 1992) y Caires (2012), y en los últimos años se han propuesto cambios de nomenclatura y de circunscripción del género, y se han descrito nuevas especies (Kuijt, 1991, 2009; 2011; Caires, 2012).

Las poblaciones conocidas de algunas especies del género son escasas y muy pocas veces se han recolectado individuos. Entre estas se cuentan *Oryctanthus costulatus*, *O. grandis*, *O. minor* y *O. neurophyllus* (Caires, 2012), pero de otras especies solo se conoce la del tipo, como es el caso de *O. grammatus* (Kuijt, 2011), una planta parásita

de Colombia que es fácilmente diferenciable por sus características morfológicas (Kuijt, 2011). En este estudio se registra por primera vez en el departamento de Antioquia esta especie, lo que constituye, además, el segundo registro conocido para el taxón. Asimismo, se describe y se ilustra el ejemplar testigo de este nuevo registro y se discute la relevancia de las colecciones antiguas para el estudio de la biodiversidad.

### Materiales y métodos

Durante una revisión del género *Oryctanthus* (Griseb.) Eichler en Antioquia, se analizaron los protólogos, las revisiones y los especímenes tipo en herbarios virtuales y en la plataforma [plants.jstor.org](http://plants.jstor.org), con el fin de hacer una correcta determinación de los especímenes.

#### \*Correspondencia:

Isabel Carmona-Gallego; [isabelcg04@gmail.com](mailto:isabelcg04@gmail.com)

Recibido: 21 de junio de 2019

Aceptado: 16 de agosto de 2019

Editor: Elizabeth Castañeda

Las revisiones permitieron encontrar el pliego HUA 53214, determinado como *Oryctanthus* sp., ejemplar que corresponde a *Oryctanthus grammatus* Kuijt, y constituye el segundo registro conocido para la especie. El espécimen fue descrito e ilustrado, y se discutieron sus afinidades taxonómicas con especies morfológicamente cercanas y con otras poco conocidas del género *Oryctanthus*.

Los herbarios custodios de los especímenes tratados en esta nota se referencian según los acrónimos de **Thiers** (2019).

## Resultados

*Oryctanthus grammatus* Kuijt. Novon. 21(4): 463. 2011.

**TIPO:** Colombia. **Bolívar:** Lands of Loba, San Martín de Loba & vic., “on mangle” Abril-Mayo 1916, H.M. Curran s.n. (holotipo, US-537561 [imagen digital!]).

**Planta hemiparásita**, laxamente ramificada. **Ramas** erectas o péndulas; tallo tri- o tetra-angulado; entrenudos de 5-15 (-22) mm de largo, entrenudo basal normalmente de mayor longitud que los restantes; ejes jóvenes totalmente cubiertos por corcho pustular de color marrón, que luego se limitan a las aristas de los ángulos, tornándose más o menos glabros cuando maduros; haustorio no observado. **Hojas** opuestas, a veces subopuestas, cartáceas; **pecíolo** de 2-3 mm de longitud, claramente diferenciable. **Lámina foliar** ampliamente ovada a elíptica, simétrica, 20-40 x 5-20 mm, a veces mucho menor, base cuneada u obtusa, ápice redondeado, esclerénquima foliar notoriamente visible. **Venación** pinnada, 5 venas principales claramente visibles, impresas en el haz y el envés, vena media elevada en el envés, que a veces no alcanza el ápice; arista y márgenes ligeramente ferruginosas. Monoicas. **Inflorescencia** en espiga indeterminada, axilar, solitaria, raramente 3, que alcanza hasta 6 mm de longitud, pedúnculo hasta 1 mm de longitud. **Flores** hasta 20 en 4 series, monadas dispuestas en pares dísticos, hermafroditas, sésiles y oblicuas, de cerca de 3 mm de largo, **calículo** entero, 6 **pétalos**, dimórficos, de 1,2-1,5 mm de largo, rojizos, **estambres** epipétalos, filamentos inconspicuos, anteras dispuestas en 2 niveles, en o arriba de la mitad de los pétalos, conectivo romo, 4 sacos polínicos, dehiscencia longitudinal, estilo recto, de cerca de 1,4 mm de longitud. **Estigma** capitado, **ovario** cónico, completamente incluido dentro de la cavidad del raquis, 1 mm de longitud incluido el calículo. **Fruto** ovoide, liso, de 7 mm de longitud y 4 mm de diámetro. **Semilla** ovoide de 4 mm de longitud y 2 mm de diámetro. **Embrión** dicotiledóneo de 3 mm de largo.

**Nuevo registro:** Colombia: **Antioquia:** Remedios: Carretera Remedios – Zaragoza, cerro Cabezas, km 18, 280 m s.n.m. septiembre, 1987. F.J. Roldán, et al. 812 (HUA, NY). (Figura 1).

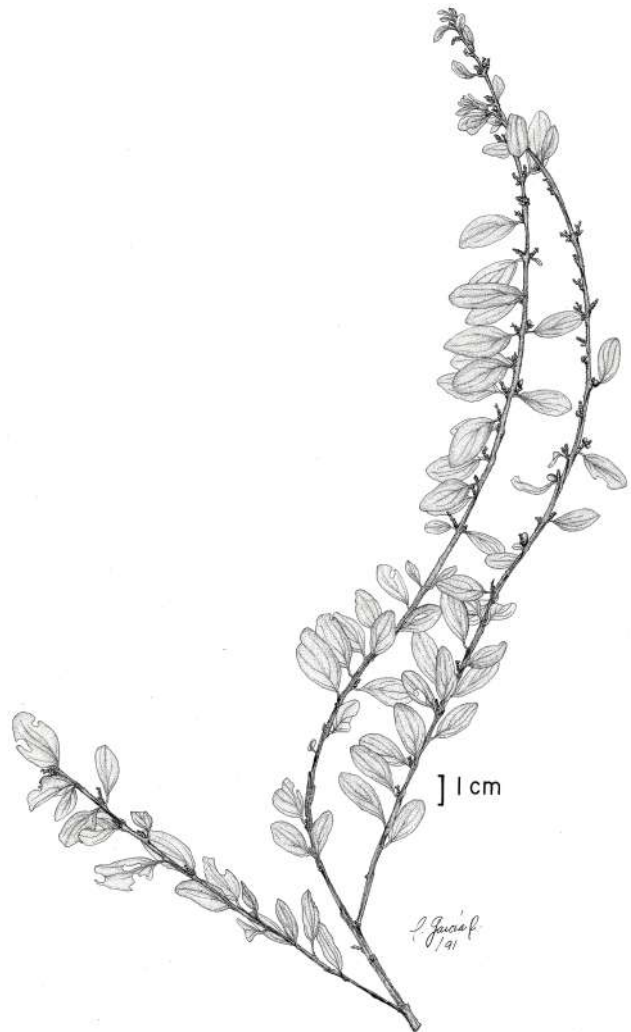
## Discusión

El espécimen tipo de *Oryctanthus grammatus* Kuijt fue recolectado por el botánico estadounidense Hugh McCullum Curran (1875 - 1960) durante los meses de abril y mayo de

1916 cuando realizó su viaje a la localidad de San Martín de Loba, municipio ubicado en el departamento de Bolívar, Colombia (**Curran**, 1929; **Blake & Atwood**, 1942).

Esta especie permaneció desconocida para la ciencia durante casi 100 años, hasta que fue descrita en el 2011 por el botánico canadiense Job Kuijt (1930 - ), quien en la publicación resalta que de la especie se conoce únicamente el espécimen tipo, el cual se encuentra depositado en el herbario US (**Kuijt**, 2011).

Durante septiembre de 1987, en el marco del proyecto “Flora de Antioquia” (**Albert de Escobar**, 1985; **Callejas**, 2013), se recolectó *O. grammatus* en el municipio de Remedios, ubicado en el nordeste del departamento de Antioquia. El espécimen recolectado se determinó como *Oryctanthus* sp. hasta el año 2019, en el que se realizó una revisión exhaustiva de los especímenes del género *Oryctanthus* depositados en el Herbario de la Universidad de Antioquia (HUA). Duplicados de esta colección se encuentran en los herbarios K, MO y NY. Hasta la fecha, el



**Figura 1.** Ilustración de *Oryctanthus grammatus* Kuijt basada en la colección HUA53214

pliego de MO se encuentra determinado como *Oryctanthus* sp. (**Missouri Botanical Garden**, 2019), en tanto que los duplicados de K y NY son tratados en **Caires** (2012) como *Oryctanthus florulentus* (Rich.) Tiegh. Este autor sugiere que *O. grammatus* podría ser un morfotipo de *O. florulentus*. Según él, esta es una especie muy variable en su morfología y ampliamente distribuida en Suramérica, aunque el autor no discute a profundidad la identidad de *O. grammatus*.

En cuanto a las afinidades morfológicas de *O. grammatus*, **Kuijt** (2011), propone su afinidad con *Oryctanthus minor* Kuijt, la cual es endémica de la Guyana Francesa. En opinión de **Caires** (2012), *O. minor* podría considerarse como un sinónimo de *O. florulentus* con base en la variación exhibida por esta especie.

Teniendo en cuenta las afinidades morfológicas de *O. grammatus* ya expuestas, esta especie puede confundirse con la ampliamente distribuida *O. florulentus*, o con otras especies de inflorescencias cortas como *O. guianensis* Kuijt, *O. phthirusoides* Rizzini y *O. minor*; y aunque la dificultad para identificar las especies del género *Oryctanthus* ya ha sido discutida por **Caires** (2012), *O. grammatus* claramente se diferencia de estas especies en caracteres morfológicos de fácil observación, además, su distribución geográfica es restringida. La combinación de estos atributos se presenta en la tabla 1. Sin embargo, la discusión queda abierta con respecto al número de especies, el rango de variación y las afinidades taxonómicas en *Oryctanthus*, por lo que se hace necesario hacer análisis con técnicas moleculares para

**Tabla 1.** Caracteres morfológicos evaluados en especímenes herborizados que permiten diferenciar *O. grammatus* de especies similares

Especie	<i>O. grammatus</i>	<i>O. guianensis</i>	<i>O. florulentus</i>	<i>O. phthirusoides</i>	<i>O. minor</i>
<b>Longitud del peciolo</b>	≈ 2-3 mm	≈ 5 mm	≈ 3-6 mm	≈ 2-3 mm	≈ 1-2 mm
<b>Textura de la hoja</b>	Cartácea	Coriácea	Coriácea	Coriácea	Crasa
<b>Forma y dimensión de la hoja</b>	Ampliamente obovadas a elípticas, 2-4x0,5-2 cm	Elípticas, 5x2,5 cm	Lanceoladas, 4-10x1,5-3,5 cm	Orbiculares y ligeramente emarginadas, 1,5-2x1,5-2cm	Ovadas-elípticas, 3-4,5x1-2 cm
<b>Venación primaria</b>	Pinnada, a veces la vena media no alcanza el ápice	Pinnada, la vena media siempre alcanza el ápice	Pinnada, la vena media siempre alcanza el ápice	Palmeadas	Pinnada, la vena media siempre alcanza el ápice
<b>Venación secundaria</b>	Claramente visible	Poco visible	Claramente visible	Poco visible, se confunde con el esclerénquima foliar	Poco visible
<b>Indumento corchoso furfuráceo en las hojas</b>	Muy tenue, en la vena media	En la vena media muy conspicuo, en peciolo y margen de la hoja, presente	Tenue en la vena media y en el margen de la hoja	Casi ausente	Muy conspicuo en la vena media, peciolo y margen foliar
<b>Esclerénquima foliar</b>	Muy evidente	No visible	Usualmente visible	Muy evidente	No visible
<b>Forma de los tallos</b>	Angulosos, delgados y estilizados	Angulosos, con grosor variable	Angulosos, con grosor variable	Teretes	Teretes
<b>Indumento corchoso furfuráceo en los tallos jóvenes</b>	Denso en los primeros entrenudos, luego solo en los ángulos	En los ángulos	En los ángulos	Muy tenue	Cubriendo la totalidad del eje
<b>Longitud de los entrenudos</b>	5-15(-22) mm, usualmente <15 mm	15-40 mm	10-45 mm	5-15 mm	5-20 mm
<b>Longitud del pedúnculo</b>	< 1 mm	< 3 mm	< 2 mm	< 2 mm	< 2 mm
<b>Numero de ejes florales por axila foliar y longitud</b>	1 (-3) ejes, hasta 6 mm	1 eje, hasta 20 mm	1-4 ejes, hasta 50 mm	1 eje, hasta 10 mm	1-3 ejes, hasta 10 mm
<b>Número de flores por eje floral y orientación con respecto al eje</b>	Hasta 20 flores, oblicuas	12-24 flores, perpendiculares	Más de 20 flores, oblicuas	6-28 flores, oblicuas	12-40 flores, oblicuas
<b>Distribución geográfica conocida</b>	Colombia, Valle del Magdalena Medio, departamentos de Antioquia y Bolívar (localidad tipo)	Guyana Francesa.	Suramérica: Surinam, Guyana, Guyana Francesa, Brasil, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia	Amazonia: Brasil, Venezuela y Colombia	Guyana Francesa

recabar evidencia adicional que soporte las hipótesis propuestas con base en los caracteres morfológicos, o que, por el contrario, suministre una nueva visión con respecto a los límites específicos del género y su riqueza.

La especie *Oryctanthus grammatus* Kuijt es endémica de Colombia y hasta la fecha solo se conocen especímenes provenientes de dos localidades en los departamentos de Bolívar y Antioquia (Figura 2). Ambas localidades se encuentran en el área biogeográfica del Valle del Magdalena, el cual corresponde al ecosistema potencial de bosque húmedo tropical (Etter, *et al.*, 2006). Infortunadamente, este territorio ha sido uno de los más explotados comercialmente en Colombia, lo que ha provocado un deterioro notable de sus áreas naturales (Etter, *et al.*, 2006, 2008). Por estas razones, cuando Kuijt (2011) describió *O. grammatus* sugirió que la especie podría estar extinta. Aun así, debido a la falta de registros para asignarle un área, la especie es asignada a la categoría DD (datos insuficientes), según

los criterios de la *International Union for Conservation of Nature (International Union for Conservation of Nature - IUCN, 2012, 2014)*.

El descubrimiento de una nueva aparición en los años 80 sugeriría que *O. grammatus* no es un taxón extinto y que constituye una especie rara o poco recolectada, tal vez debido a su hábito poco llamativo y flores diminutas (Kuijt, 2011). Sin embargo, es importante resaltar que estas recolecciones se realizaron hace más de 30 años y que en el departamento de Antioquia se ha registrado una pérdida acelerada de áreas naturales (González-Caro & Vásquez, 2017). Por todo ello, deben explorarse exhaustivamente estas zonas para obtener información básica que permita conocer el estado de conservación de esta especie.

El redescubrimiento de esta especie rara o poco recolectada es un claro ejemplo del valor que tienen las colecciones biológicas para el conocimiento de la biodiversidad y su contribución potencial para establecer prioridades de

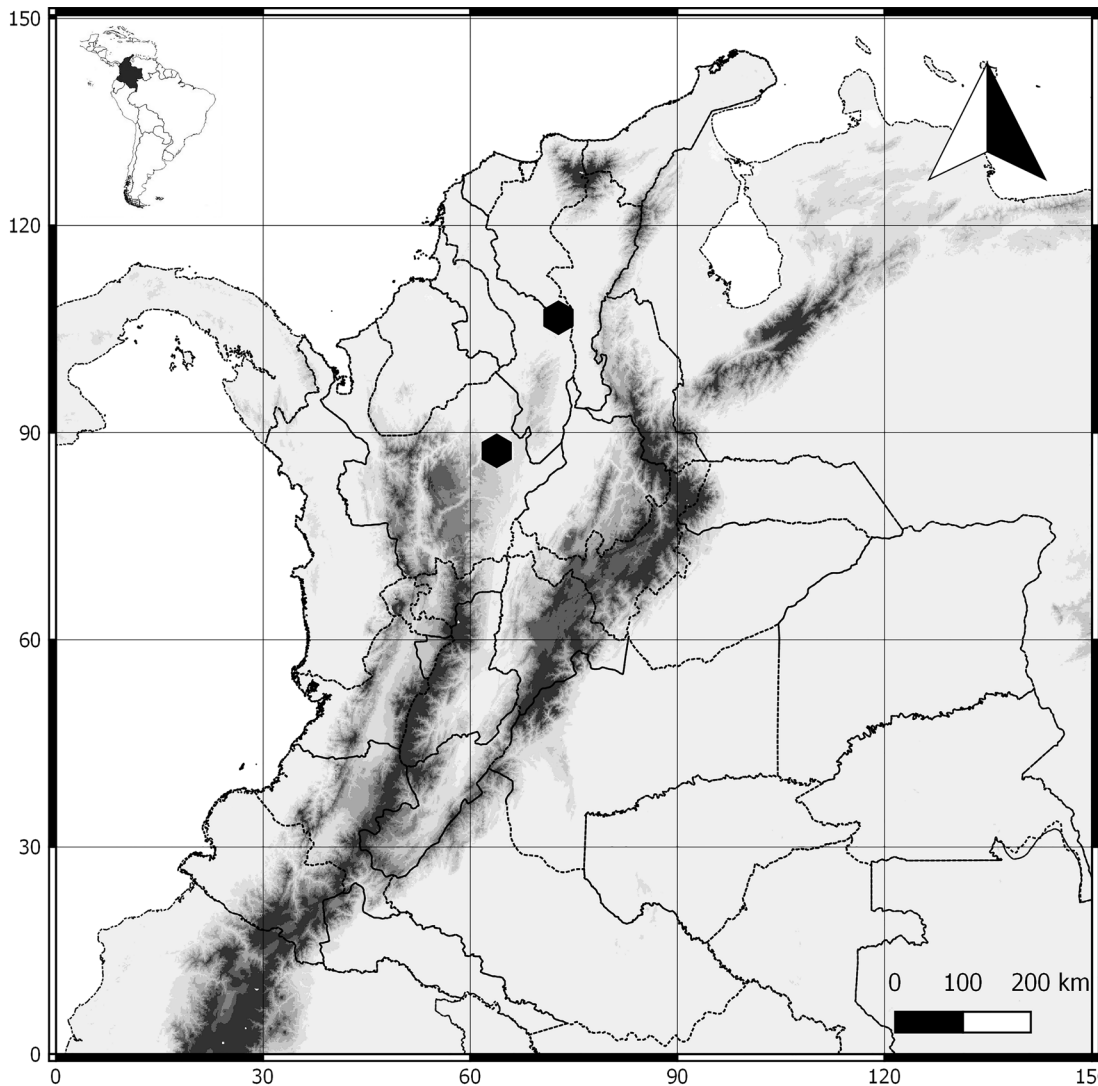


Figura 2. Distribución conocida de *Oryctanthus grammatus* Kuijt

conservación en regiones biodiversas, un tema ampliamente discutido y que cada vez adquiere una mayor relevancia (Granados-Tochey, et al., 2007; Loiselle, et al., 2008; Nualart, et al., 2017).

La digitalización de las recolecciones antiguas o históricas permite tener acceso masivo y ágil a estas para conocer la biodiversidad existente en diferentes áreas del planeta (Meineke, et al., 2018). Los estudios basados en colecciones biológicas hoy pueden tardar menos gracias a las colecciones digitales, y aunque estas no son comparables con los especímenes en físico, las bases de datos en línea suministran la información para abordar muchas preguntas en diferentes áreas del conocimiento (Nelson & Ellis, 2018).

## Conclusiones

*Oryctanthus grammatus* se puede diferenciar por sus características morfológicas, sin embargo, queda abierta la discusión sobre su estatus taxonómico en el género. Por esto, se requieren análisis adicionales que aporten información útil para esclarecer el número de especies del género, así como sus límites y afinidades morfológicas.

El estudio detallado de las colecciones de herbario constituye un importante insumo para conocer la biodiversidad regional y en los ecosistemas. Además, las colecciones históricas representan fuentes de información que aportan datos sobre la extinción y el estado de conservación de las especies. Para conocer estos aspectos de la biología de las especies y la dinámica de los ecosistemas, la digitalización de las colecciones biológicas con acceso al público representa una muy importante herramienta para el estudio de la diversidad, ya que facilita su divulgación y la consulta rápida y amplia.

## Contribuciones de los autores

FJRP, ICG, JSMS confirmaron la identidad taxonómica del nuevo registro. ICG, JSMS, FJRP y FAG consultaron el material de herbario y elaboraron el manuscrito.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

## Agradecimientos

Los autores expresan sus agradecimientos al personal del herbario HUA por facilitar el acceso a sus equipos e instalaciones, a Consuelo García por la ilustración del espécimen y a Mauricio Posada por suministrar bibliografía relevante y fotografías del espécimen depositado en el herbario NY.

---

## Material suplementario

---

**Especímenes examinados.** *Oryctanthus florulentus* (Rich.) Tiegh. Colombia. **Antioquia:** Mpio. Puerto Triunfo, “Corregimiento Doradal, cerca de la Cueva del Cóndor” Roldán F. & Betancur J. 719 (HUA); Mpio. San Luis, “Río Samaná norte, margen izquierda

del río, sobre la vía Medellín-Bogotá” Callejas R., et al. 4092 (HUA); Mpio. Sonsón, “Jurisdicción de Cementos ARGOS, sector El Billar, subiendo por los potreros de Luis Cardona” David H. et al. 4078 (HUA). **Choco:** “Hoya del río San Juan, alrededores de Palestina” Forero E., et al. 4018 (HUA); “Hoya del río San Juan, Andagoya, campamento de la Cia. Mineros del Chocó” Forero E., et al. 5114 (HUA); “Hoya del río San Juan, quebrada Cunperro, margen izquierda del río San Juan, debajo de Noanamá” Forero E., et al. 4864 (HUA). **Valle Del Cauca:** Mpio. Buenaventura, “Trayecto Córdoba-San Cipriano” Ramírez B., et al. 12468 (HUA); Mpio. Buenaventura, “Vereda Bendiciones, parador Los Chorrillos, al pie de la quebrada Tomines, km 37 Cali-Buenaventura” Ramírez B., et al. 12434 (HUA). **Vaupés:** Mpio. Mitú, “Along bank of río Vaupés” Zarucchi J., et al. 1644 (HUA). Ecuador. **Pastaza:** Mpio. Pastaza, “Población de Moretococha” Gudiño E., et al. 1381 (HUA). Guyana. **Islas Del Esequibo-Demerara Occidental:** “Naamryck Canal, +/- 8 km SE of Naamryck Public Rd, just W of Lookout village” Pipoly J., et al. 11277 (HUA); —sin localidad precisa, Leblond J.B. s.n. [imagen digital!] (G). *Oryctanthus guianensis* Kuijt. Guyana. **Cayena:** Kourou, “Garden” Billiet F. & Jadin B. 5923 [imagen digital!] (BR, MO). *Oryctanthus minor* Kuijt. Guyana. “Monts Bakra, à 1,5 km à l’ouest Pic Coudreau” Granville J., et al. 14899 [imagen digital!] (UC). *Oryctanthus phthirusoides* Rizzini. Brasil. **Amazonas:** “Lauareté, Margem do Rio Uaupés.” Ribeiro B.G.S. 998 [imágenes digitales!] (IAN, RB). Colombia. **Caquetá:** Mpio. Solano, “Margen izquierda del río Caquetá, área del Caño Paujil, 10 Km al NO de la Araracuara” Arbeláez M. & Suerogue F. 525 (HUA). Vea el material suplementario en doi: <http://dx.doi.org/10.18257/racefyn.921>

---

## Referencias

- Albert de Escobar, L. (1985). Notas del Herbario: Programa “Flora de Antioquia”. Act Biol. **14**: 105-106.
- Blake, S.F. & Atwood, A.C. (1942). Geographical guide to floras of the world: An annotated list with special reference to useful plants and common plant names, Part I. Washington, United States: United States Government Printing Office. p. 336.
- Caires, C.S. (2012). Estudos taxonômicos aprofundados de *Oryctanthus* (Griseb.) Eichler, *Oryctina* Tiegh. e *Pusillanthus* Kuijt (Loranthaceae). (Tesis de doctorado). Brasilia: Brasil. Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica.
- Callejas, R. (2013). La Exploración Botánica en el Departamento de Antioquia (1808-2000). En: R. Callejas, A. Idárraga. Flora de Antioquia: Catálogo de las Plantas Vasculares. Vol. I. p. 293-326. Bogotá, Colombia: Editorial D’Vinni.
- Curran, H.M. (1929). The Lands of Loba. Trop Woods, **19**: 11-38.
- Dueñas, H. del C. (2016). Loranthaceae. En: R. Bernal, S.R. Gradstein, M. Celis. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia, p. 1487-1493. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales.
- Eichler, A.W. (1868). Loranthaceae. En: K. von Martius. Flora Brasiliensis, p. 87-92. Leipzig, Alemania.
- Engler, A. (1897). Loranthaceae. En: A.W. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Nachträge III, p. 124-140. Leipzig, Alemania: Verlag von Wilhelm Engelmann.



- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn S., Possingham, H.** (2006). Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agric Ecosyst Environ.* **114** (2-4): 369-386. Doi: 10.1016/j.agee.2005.11.013
- Etter A., McAlpine C., Possingham, H.** (2008). Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: A regionalized spatial approach. *Ann Assoc Am Geogr.* **98** (1): 2-23. Doi: 10.1080/00045600701733911
- González-Caro, S. & Vásquez, A.** (2017). Estado de los bosques de Antioquia entre 1990-2015. En: E. Quintero-Vallejo, A.M. Benavides, N. Moreno, S. Gonzalez-Caro. *Bosques Andinos, estado actual y retos para su conservación en Antioquia*, p. 64-80. Medellín, Colombia: Fundación Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe-Programa Bosques Andinos (COSUDE).
- Granados-Tochay, J.C., Knapp, S., Orozco, C.I.** (2007). *Solanum humboldtianum* (Solanaceae): An endangered new species from Colombia rediscovered 200 years after its first collection. *Syst Bot.* **32** (1): 200-207. Doi: 10.1600/036364407780360085
- International Union for the Conservation of Nature - IUCN.** (2012). IUCN red list categories and criteria: Version 3.1. Second edition. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee.** (2014). Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Version 11. Prepared by the standards and petitions subcommittee. Fecha de consulta: 15 de junio de 2019. Disponible en: <http://www.Iucnredlist.Org/documents/>
- Kuijt, J.** (1976). Revision of the genus *Oryctanthus* (Loranthaceae). *Bot Jahrb.* **95**: 478-534.
- Kuijt, J.** (1991). Inflorescence structure and generic placement of some small-flowered species of *Phthirusa* (Loranthaceae). *Syst. Bot.* **16** (2): 283-291. Doi: 10.2307/2419280
- Kuijt, J.** (1992). Nomenclatural changes, new species, and a revised key for the genus *Oryctanthus* (Loranthaceae). *Bot Jahrb.* **114**: 173-183.
- Kuijt, J.** (2009). Miscellaneous mistletoe notes, 48-60: Descriptions of twelve new species of Loranthaceae and Viscaceae. *Brittonia.* **61** (2): 144-162. Doi: 10.1007/s12228-008-9068-2
- Kuijt, J.** (2011). Two new species of *Oryctanthus* (Loranthaceae) from Colombia and French Guiana. *Novon.* **21** (4): 463-467. Doi: 10.3417/2010106
- Kuijt, J. & Hansen, B.** (2015). Loranthaceae. En: K. Kubitzki. *Flowering Plants Eudicots: Santalales, Balanophorales*, p. 73-119. Springer International Publishing.
- Kuijt, J.** (2019). New World Mistletoes – *Oryctanthus* (Griseb.) Eichler. Fecha de consulta: junio de 2019. Disponible en: <http://www.tropicos.org/Name/40034298?projectid=79>
- Loiselle, B. A., Jørgensen, P.M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J.G., Lohmann, L.G., Montiel, O.M.** (2008). Predicting species distributions from herbarium collections: Does climate bias in collection sampling influence model outcomes?. *J Biogeogr.* **35** (1): 105-116. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01779.x
- Meineke, E.K., Davies, T.J., Daru, B.H., Davis, C.C.** (2018). Biological collections for understanding biodiversity in the Anthropocene. *Phil Trans R Soc B.* **374** (1763): 2-9. Doi: 10.1098/rstb.2017.0386
- Missouri Botanical Garden.** (2019). Tropicos. Fecha de consulta: junio de 2019. Disponible en: <http://www.tropicos.org/Specimen/721849>
- Nelson, G. & Ellis, S.** (2018). The Impact of Digitization and Digital Data Mobilization on Biodiversity Research and Outreach. *BISS.* **2**: e28470. Doi: 10.3897/biss.2.28470
- Nualart, N., Ibáñez, N., Soriano, I., López-Pujol, J.** (2017). Assessing the relevance of herbarium collections as tools for conservation biology. *Bot Rev.* **83** (3): 303-325. Doi: 10.1007/s12229-017-9188-z
- Thiers, B.** (2019). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. Fecha de consulta: junio de 2019. Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>

# Sinopsis de las especies del género *Abarema* Pittier (Leguminosae: Caesalpinioideae) que crecen en Colombia

## Synopsis of the species of the genus *Abarema* (Leguminosae: Caesalpinioideae) growing in Colombia

© Carolina Romero-Hernández

William L. Brown Center, Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, Estados Unidos

### Resumen

Se presenta la sinopsis de las especies del género *Abarema* (Leguminosae) que crecen en Colombia; se reconocen 16 especies distribuidas en cinco variedades, tres especies endémicas (*A. callejasii* Barneby & Grimes, *A. josephi* Barneby & Grimes y *A. lehmannii* (Britton & Rose ex Britton & Killip) Barneby & Grimes) y dos nuevos registros para la flora de Colombia (*A. acreana* (J.F. Macbr.) L. Rico y *A. racemiflora* (Donn. Sm.) Barneby & Grimes). Se proporcionan dos claves dicotómicas para la identificación de las especies: una para ejemplares con presencia de flor o fruto, y otra utilizando caracteres estrictamente vegetativos. Se incluye una breve discusión de cada taxón: sus caracteres morfológicos diagnósticos, notas sobre la distribución geográfica y altitudinal, su floración y fructificación, los nombres comunes y los usos, y una lista de los exsiccata estudiados. En Colombia las especies de *Abarema* se encuentran predominantemente en bosques húmedos y pluviales, sobre todo en las regiones andina y amazónica.

**Palabras clave:** *Abarema*-Leguminosae; sinopsis; taxonomía; flora de Colombia.

### Abstract

A synopsis of the species of the genus *Abarema* (Leguminosae) growing in Colombia is presented. Sixteen species are recognized, including five varieties, three endemic species (*A. callejasii* Barneby & Grimes, *A. josephi* Barneby & Grimes and *A. lehmannii* (Britton & Rose ex Britton & Killip) Barneby & Grimes) for the country and two new records for the Colombian flora (*A. acreana* (J.F. Macbr.) L. Rico and *A. racemiflora* (Donn. Sm.) Barneby & Grimes). Two dichotomous keys are provided for the identification of the species: One for specimens with the presence of flower and/or fruit, and another that uses strictly vegetative characters. A brief discussion is included for each taxon highlighting its diagnostic morphological characters, notes on their geographical and altitudinal distribution, flowering and fruiting times, common names and uses, as well as a list of the herbarium specimens studied. In Colombia, the species of *Abarema* are predominantly found in humid and rain forests, mainly in the Andean and Amazonian regions.

**Keywords:** *Abarema*-Leguminosae; synopsis; taxonomy; flora of Colombia.

### Introducción

La presente sinopsis del género *Abarema* Pittier en Colombia incluye una guía de identificación de las especies utilizando dos claves dicotómicas: una basada en caracteres vegetativos, florales y del fruto, y otra con caracteres vegetativos para facilitar la identificación de las especies cuando no se dispone de flor o frutos, lo cual es frecuente.

La circunscripción del actual género *Abarema* fue propuesta inicialmente por **Benth** (1844) como una sección independiente de *Pithecolobium* Benth. (un nombre inválido, pues presenta la variedad ortográfica de *Pithecellobium* Mart.), la cual aparece citada en dicha publicación como “III. *Abaremotemon*...” (**Benth**, 1844). La circunscripción

moderna de *Abarema*, sin embargo, fue propuesta por **Pittier** (1927), quien describió el género con base en la sección *Abaremotemon*, ya mencionada, dentro de la cual incluyó aquellas especies pertenecientes a la tribu Ingeae (especies que presentan más de 10 estambres connados formando un tubo estaminal), con tallos no armados, inflorescencias axilares, solitarias o fasciculadas (pero nunca formando inflorescencias compuestas), folíolos con venación pinnada

#### Correspondencia:

Carolina Romero-Hernández, [Carolina.Romero@mobot.org](mailto:Carolina.Romero@mobot.org)

**Recibido:** 16 de noviembre de 2019

**Aceptado:** 6 de septiembre de 2019

**Editor:** Gerardo Antonio Aymard Corredor

y legumbre dehiscente que expone las semillas con una cubierta lustrosa, blanca o brillantemente coloreada contra un endocarpio rojo o rojizo-marrón.

Después de **Pittier** (1927), el concepto taxonómico de *Abarema* ha cambiado a través de los años. **Britton & Rose** (1928) dividieron las Ingeae de Bentham en varios géneros pequeños dentro de los cuales consideraron a *Abarema* como sinónimo de *Jupunba* Britton & Rose. Al igual que en **Britton & Rose** (1928), **Britton & Killip** (1936) también reconocieron varios géneros pequeños dentro de Ingeae, aunque introdujeron un cambio al reconocer a *Abarema* como un género válido y sinonimizar bajo este a *Jupunba*. Asimismo, **Kostermans** (1954) adoptó la subdivisión de Ingeae en varios géneros pequeños y expandió el concepto taxonómico de *Abarema* para incluir las especies inicialmente asignadas por **Bentham** (1875) a *Pithecellobium* Secc. *Clypearia*.

Posteriormente, **Mohlenbrock** (1963) se apartó de la tendencia a reconocer varios géneros derivados de *Pithecellobium* y adoptó un concepto amplio del género que lo llevó a incluir dentro de *Pithecellobium* géneros anteriormente segregados como *Abarema*, *Jupunba*, *Punjoba* Britton & Rose, *Cojoba* Britton & Rose, *Klugiodendron* Britton & Killip, y *Morolobium* Kostermans. Sin embargo, **Nielsen** (1981) se apartó de este concepto amplio y reinstauró *Abarema* como un género independiente de *Pithecellobium*, aunque solamente reconoció a *Jupunba* como un sinónimo. Estos conceptos genéricos de **Nielsen** (1981) fueron adoptados por **Polhill** (1994), quien reconoció *Abarema* (con *Klugiodendron* y *Punjoba* como sinónimos), y los conceptos actualmente aceptados adoptados por **Barneby & Grimes** (1996) y **Lewis & Rico** (2005), los cuales también reconocen a *Abarema* como un género válido y a *Jupunba* y *Punjoba* como sinónimos. Las especies *Klugiodendron laetum* (Benth.) Britton & Killip y *K. umbrianum* Britton & Killip fueron reconocidas como sinónimos de *Abarema laeta* (Benth.) Barneby & J.W. Grimes, en tanto que el resto de especies de *Klugiodendron* (i.e. *K. magdalenae* Killip ined. y *K. ocamarensis* Pittier) fueron sinonimizadas por **Rico-Arce** (1991) bajo sendas especies de *Marmaroxylon*. En la Tabla suplementaria S1, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2633>, de la versión digital de este artículo se presenta un resumen de los cambios taxonómicos en *Abarema* según estos autores.

En 1996, **Barneby & Grimes** publicaron la revisión taxonómica más completa de *Abarema* hasta la fecha; en ella reconocen la monofilia de *Abarema* dentro de la tribu Ingeae con base en análisis cladísticos de morfología (ver también **Grimes**, 1995). En dicho tratamiento, el género *Abarema* se incluyó en una de siete “alianzas” propuestas para clasificar la tribu Ingeae. Esta “alianza de *Abarema*” fue circunscrita para acomodar los géneros *Abarema*, *Balizia* Barneby & J. W. Grimes e *Hydrochorea* Barneby & J.W. Grimes. Posteriormente, **Lewis & Rico Arce** (2005) reconocieron también esta “alianza de *Abarema*”, aunque con la inclusión del género *Pararchidendron* I.C. Nielsen, y la consecuente

exclusión de *Balizia*, el cual fue sinonimizado bajo *Albizia* Durazz. por **Rico-Arce** (1999) (Tabla S1, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2633>).

El género *Abarema* incluye cerca de 50 especies descritas hasta la fecha (**Barneby & Grimes**, 1996; **Bässler**, 1998; **Lewis & Rico**, 2005; **Iganci & Morim**, 2009, 2015; **Iganci, et al.**, 2016); aunque **Ulloa-Ulloa, et al.** (2017) calcularon 45 especies. Actualmente, *Abarema* presenta una distribución neotropical y se distribuye desde los bosques atlánticos en el sureste y sur del Brasil, los bosques del Cerrado y de la cuenca amazónica, las Guayanas, los valles interandinos y bosques montanos desde Bolivia hasta Colombia y Ecuador, y llega hasta Centro América y las Antillas, sitio éste con siete especies endémicas (**Barneby & Grimes**, 1996; **Iganci & Morim**, 2009, 2012; **Iganci, et al.**, 2016; **Ulloa-Ulloa, et al.**, 2017). Entre estos diferentes tipos de ambientes, los bosques de la Amazonia constituyen el centro de diversidad del género (**Barneby & Grimes**, 1996; **Iganci & Morim**, 2012, 2015).

Morfológicamente, *Abarema* se caracteriza por incluir árboles y arbustos no armados con hojas bipinnadas, nectarios foliares e inflorescencias axilares, y especialmente, por legumbres curvadas a espiraladas, con valvas de diferentes consistencias (papiráceas, cartáceas o leñosas), generalmente con endocarpio rojizo y semillas bicoloras resultado de la testa parcialmente traslúcida que permite ver el color del embrión. Por lo general, las semillas tienen un pleurograma y un funículo persistente (**Barneby & Grimes**, 1996; **Forero & Romero**, 2009; **Iganci & Morim**, 2012).

En la filogenia molecular más reciente de la “alianza de *Abarema*”, **Iganci, et al.** (2016) analizaron 41 especies de *Abarema* y de otras especies de los géneros *Hydrochorea* y *Pararchidendron* mediante secuencias expresadas (*expressed sequence tag*, ETS) y secuencias del gen *matK*, e incluyeron, además, 34 especies de otros géneros de Ingeae. Los autores concluyeron que *Abarema* no es un género monofilético. La especie tipo (*A. cochliacarpus* (Gomes) Barneby & J. W. Grimes) está relacionada con géneros de la “alianza de *Inga*” (a saber *Inga* Mill., *Macrosamanea* Britton & Rose ex Britton & Killip y *Zygia* P. Browne), en tanto que el resto de especies del género forman dos grupos: un clado restringido a los Andes, con cuatro especies (*A. killipii*, *A. lehmannii*, *A. callejasii* y *A. centiflora*), que es, a su vez, hermano de un gran clado (*Abarema sensu lato*) que incluye al resto de especies de *Abarema* analizadas y que también contiene el género *Hydrochorea*.

Según el más reciente análisis filogenético del gran grupo de las Leguminosae, llevado a cabo por el *Legume Phylogeny Working Group* (LPWG), el género *Abarema* se encuentra circunscrito a la subfamilia Caesalpinioideae, grupo que incluye los géneros del clado de las Mimosaceae (LPWG, 2017).

Como nota aclaratoria, esta sinopsis mantiene la circunscripción de *Abarema* de **Lewis & Rico** (2005), aunque se citan los estudios más recientes en filogenia molecular

como referencia para futuras publicaciones (Iganci, *et al.*, 2016) (Tabla S1, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2633>).

En el caso particular del género en Colombia, existen regiones poco exploradas o poco representadas en las colecciones botánicas. Estas áreas incluyen el suroccidente del país (regiones al sur de la región del Pacífico y de los Andes), las zonas ubicadas al oriente del país y colindantes con Venezuela (departamentos de Arauca, Guainía y Vichada), y en la Amazonia, algunas áreas en los departamentos de Guaviare y Caquetá. Además, muchos de los caracteres diagnósticos comúnmente utilizados para diferenciar las especies dentro del género son difíciles de reconocer, su interpretación es compleja y, algunas veces, el valor taxonómico es cuestionable, ya que la plasticidad fenotípica de las especies del género es amplia.

Esta sinopsis pretende ser una herramienta útil para el reconocimiento y la identificación de las especies de *Abarema* que crecen en Colombia, y constituye una actualización de la enumeración de las especies del género en el país que se presenta en el estudio de Forero & Romero (2009). Incluye dos claves actualizadas, una de ellas basada exclusivamente en caracteres vegetativos para facilitar la identificación de las especies cuando no se dispone de flor o frutos, con breves comentarios acerca de los caracteres morfológicos distintivos de cada especie y su diferenciación frente a miembros afines dentro de *Abarema* en Colombia, así como sobre la distribución geográfica y altitudinal actualizada, los tipos de vegetación o zonas de vida y los biomas ocupados por las especies del género en el país, los usos y nombres comunes, y la inclusión de dos especies de *Abarema* para el catálogo de la flora de Colombia: *A. acreana* (J.F. Macbr.) L. Rico, que fuera efectivamente transferida de *Hydrochorea* Barneby & Grimes por Rico-Arce (1999), y *A. racemiflora* (Donn. Sm.) Barneby & Grimes, anteriormente conocida solo en Costa Rica y Ecuador (Barneby & Grimes, 1996; Neill, *et al.*, 1999; Zamora-Villalobos, 2010), pero cuya distribución geográfica ha sido ampliada para incluir a Colombia y Panamá.

## Materiales y métodos

**Revisión de las colecciones de herbario, la morfología y la elaboración de claves dicotómicas.** Para la elaboración de las claves de identificación dicotómicas, la recopilación de los datos de distribución, nombres comunes y usos, y el estudio de la morfología de las especies de *Abarema* que crecen en Colombia, se examinó el material depositado en 21 herbarios colombianos y del exterior (CHOCO, COAH, COL, CUVC, F, GH, HUA, JAUM, K, L, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, PSO, TULV, U, UDBC, US); la definición de los acrónimos de los herbarios se consultó en Thiers (continuously updated). Asimismo, se estudiaron los ejemplares tipo de cada una de las especies y se consultó la bibliografía taxonómica disponible para

el género *Abarema*, incluidos protólogos y descripciones en floras locales y monografías (Pittier, 1927; Britton & Killip, 1936; Barneby & Grimes, 1996; Bässler, 1998; Forero & Romero, 2009; Zamora, 2010). En las diagnósticos morfológicos de cada especie, se resaltan en negritas los caracteres importantes para su identificación.

Bajo el apartado de “Especímenes representativos” se cita una colección por cada departamento y, en lo posible, un ejemplar que cuente con duplicados en otros herbarios. Además, con el fin de clarificar la terminología usada para describir los nectarios foliares presentes en las especies de *Abarema* en Colombia, después del tratamiento taxonómico se incluyó un glosario ilustrado con la definición de los diferentes tipos de nectarios foliares presentes en las diferentes especies. Las fotografías de los ejemplares de herbario representativos de algunas de las especies aparecen numerados como figuras S1, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2628>, S2, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2629>, S3, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2630>, y S4, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2631>; se incluyen, además, los Anexos S1, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2641>, S2, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2642> y S3, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2643>, correspondientes, respectivamente, a la “Lista numérica de los taxones”, al “Listado de nombres comunes” y a la “Lista de ejemplares examinados”.

**Determinación de la distribución geográfica de las especies de *Abarema* presentes en Colombia.** Para la determinación de la distribución geográfica de los taxones de *Abarema* presentes en Colombia, se preparó una base de datos en una hoja de cálculo de Microsoft® Office Excel 2010 con la información de las etiquetas de los ejemplares de herbario (dicha base de datos incluye 22 campos y 401 registros), en la cual se compilaban los datos disponibles correspondientes a la distribución geográfica y altitudinal, la floración, los nombres vernáculos y los usos de cada espécimen.

Las coordenadas geográficas aproximadas del material de herbario sin georreferenciación se extrajeron de Google Earth Pro®2018 (<https://www.google.com/earth/versions/#earth-pro>), con base en el estándar de datos cartográficos del *World Geodetic System* (WGS84) (Burkard, 1985), proyectados mediante Web Mercator a partir de una búsqueda de la localidad geográfica específica, cuya información asociada con la latitud, la longitud y la altitud se encuentra ligada a los datos e imágenes satelitales de la plataforma de Google Earth. Tales datos fueron luego consignados en una base de datos de Excel. Por último, los datos completos de latitud y longitud para las especies de *Abarema* presentes en Colombia se transformaron a un archivo KML en Google Maps®2018 para visualizar los mapas de distribución de las especies de *Abarema* en Colombia.

### **Asignación de regiones naturales, formaciones vegetales o zonas de vida, y tipos de biomas en Colombia.**

Las regiones y subregiones naturales, así como las zonas de vida o formaciones vegetales y los tipos de bioma asociados con cada ejemplar de herbario, fueron asignados utilizando la herramienta *Image Overlay* (superposición de imágenes) de Google Earth Pro<sup>®</sup>2018 con base en los mapas de las regiones naturales de Colombia, el mapa ecológico y de formaciones vegetales y el mapa de biomas del país (Instituto Geográfico Agustín Codazzi-IGAC, 1962, 1997, 2011; Ramírez-Santos, 2004; Instituto de Hidrología, Meteorología y Esudidios Ambientales-IDEAM, *et al.*, 2007). Estos mapas fueron superpuestos individualmente a la cartografía base de Google Earth Pro<sup>®</sup>2018 conjuntamente con las coordenadas de los especímenes de *Abarema*, con el fin de extraer la información correspondiente a las regiones naturales, las formaciones vegetales y los tipos de bioma de cada uno de los puntos latitud/longitud correspondientes a los especímenes georreferenciados. Toda esta información se consignó en una base de datos de Microsoft Excel<sup>®</sup> 2010 con la distribución geográfica de las especies de *Abarema* que crecen en Colombia.

Para presentar la distribución por regiones y subregiones naturales, se asignaron numerales romanos a cada una de las subregiones definidas por el IGAC (1997, 2011). La correspondencia entre numerales y subregiones geográficas se encuentra detallada en la Tabla S2, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2634>.

Las abreviaturas usadas para designar las formaciones vegetales o zonas de vida adaptadas del sistema de Holdridge (1967) para Colombia por Espinal & Montenegro (1963) y por el IGAC (1962, 1997) y Galeano (2016) son las siguientes: bosque húmedo montano bajo (**bh-MB**), bosque húmedo pre-montano (**bh-PM**), bosque húmedo tropical (**bh-T**), bosque muy húmedo montano (**bmh-M**), bosque muy húmedo montano bajo (**bmh-MB**), bosque muy húmedo pre-montano (**bmh-PM**), bosque muy húmedo tropical (**bmh-T**), bosque muy seco tropical (**bms-T**), bosque pluvial montano (**bp-M**), bosque pluvial montano bajo (**bp-MB**), bosque pluvial pre-montano (**bp-PM**), bosque pluvial tropical (**bp-T**), bosque seco pre-montano (**bs-PM**), bosque seco tropical (**bs-T**). Los tipos de biomas según se establecen en los mapas de la Memoria de Ecosistemas de Colombia (IDEAM, *et al.*, 2007) se definen en la Tabla S3, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2635>.

### **Resultados y discusión**

**Taxonomía.** *Abarema* Pittier, Arb. Legum. 1: 56. 1927, basada en *Pithecolobium* Sect. *Abaremotemon* Benth. en Hooker, London J. Bot. 3: 203. 1844. – Lectotipo (designado por Britton & Killip, Ann. New York Acad. Sci. 35: 126. 1936): *P. auaremotemo* Mart., Flora 20(2. Beibl.): 115. 1837 = *Abarema cochliacarpus* (Gomes) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 94. 1996. Basiónimo:

*Mimosa cochliacarpus* Gomes, Mem. Acad. Real. Sci. Lisboa pl. 34, pl. 4, f. 3. 1803 (≡ *P. auaremotemo* en Hooker, London J. Bot. 3: 204. 1844 y en Trans. Linn. Soc. London 30: 583. 1875).

Árboles no armados, algunas veces arbolitos o arbustos, copas redondeadas a aparasoladas; corteza externa lisa, lenticelada, desprendible en escamas grandes o pequeñas; filotaxia en espiral. Indumento de pelos simples, más denso en las ramas jóvenes y en los botones axilares. Estípulas pequeñas, angostas, caducas, algunas veces ausentes. Hojas bipinnadas, los pares de pinnas y de folíolos, de uno (1) a numerosos; un nectario en los peciolos entre el primer par de pinnas o inmediatamente por debajo de su inserción, usualmente uno más pequeño presente entre los subsiguientes pares de pinnas y casi siempre presentes entre los últimos pares de folíolos; los nectarios peciolares campanulados a cupulares, pateliformes o verruciformes; venación de los folíolos generalmente pinnada. Inflorescencia en espigas, racimos o capítulos, generalmente axilares; brácteas florales, generalmente caducas; flores en las inflorescencias homomórficas o dimórficas, una (1) o pocas flores distales sésiles y más grandes o robustas que las periféricas y su androceo usualmente más grueso, con mayor número de filamentos unidos en un tubo más largo; perianto pentámero, el cáliz campanulado, la corola angostamente infundibuliforme; androceo con 10 a 60 estambres, los filamentos unidos en un tubo; estilo usualmente más largo que los estambres, estigma simple o levemente dilatado. Legumbre sésil, algunas veces atenuada en la base, ampliamente linear, falcadamente recurvada a espiraladamente recurvada, las suturas rodeando las valvas elevadas sobre cada semilla, las valvas papiráceas a cartáceas o leñosas, verdosas a castañas o negruzcas, el endocarpio adyacente a la semilla usualmente rojo, anaranjado o café-rojizo, entre las semillas usualmente crema pálido; dehiscencia elástica, a lo largo de ambas suturas, las valvas se recurvan verticalmente y se retuercen horizontalmente; semillas persistentes en el funículo, lentiformes a esferoidales o algunas veces compresadas, en algunas especies con pleurograma en ambas caras; cotiledones azul-añil o café-grisáceo, el color visible a través de las partes traslúcidas de la cubierta de la semilla.

**Distribución.** Alrededor de 50 especies, endémicas de la ecozona neotropical. La mayor diversidad de especies se encuentra en la cuenca amazónica y en el escudo guayanés, aunque algunos núcleos secundarios de diversidad se encuentran en las Antillas Mayores, Centro América, la región atlántica de Brasil y Colombia.

En Colombia se encuentran 16 especies de *Abarema*, tres de las cuales son endémicas del país (*A. callejasii*, *A. josephi* y *A. lehmannii*), que ocupan un rango altitudinal entre los 0 y los 2.500 m s.n.m. y crecen en todas las regiones naturales del país, con excepción de la región insular.

**Etimología.** La denominación “Abarema” probablemente se deriva del nombre vernáculo brasileño “auaremotemo”, el cual se daba a las plantas a partir de las cuales

se describió *Pithecollobium auaremotemo* Mart., base de *Pithecollobium* Sect. *Abaremotemon* de Bentham y el género *Abarema* (ver: Martius, Flora 20(2. Beibl.): 115. 1837 y Bentham en Martius, Fl. Bras. 15(2B): 435, t. 113. 1876).

Las especies de *Abarema* se caracterizan morfológicamente por su hábito arbóreo o arbustivo, la ausencia de espinas, las hojas bipinnadas, las inflorescencias compuestas y axilares y, principalmente, por las legumbres curvadas a espiraladas con valvas papiráceas a cartáceas o leñosas, endocarpio rojizo y semillas bicoloras, vistosas y lustrosas. La morfología de *Abarema* suele variar ampliamente.

### Clave dicotómica para la identificación de las especies colombianas de *Abarema* con base en el material con flores o frutos

1. Inflorescencias en racimos o en espigas, el raquis floral mucho más largo que el pedúnculo (raquis floral de 3 a 13 cm de longitud) ..... 2
  - 1'. Inflorescencias en capítulos, pseudo-umbelas o racimos compactos, el raquis floral mucho más corto que el pedúnculo (raquis floral menor de 3 cm de longitud) ..... 6
  2. Pedicelos florales ausentes o raramente las flores subsésiles ..... 3
    - 2'. Flores claramente pediceladas, pedicelos de 1 a 6,5 mm de longitud ..... 5
    3. Hojas con (1)-2 pares de pinnas; 3 a 5(-6) pares de folíolos ..... 4
      - 3'. Hojas con (2)-3 pares de pinnas; (5-)-6-7 pares de folíolos ..... *Abarema josephi*
      4. Folíolos por el envés pilósulos; discóloros; margen levemente revoluta; folíolos más grandes (4-)-5-9(-11) x 3-7 cm ..... *Abarema lehmannii*
      - 4'. Folíolos por el envés glabros o minutamente puberulentos sobre la venación; no claramente discóloros; margen plana; folíolos más grandes de 9-15 x 4-5 cm ..... *Abarema killipii*
      5. Folíolos ovados, papiráceos; nectarios foliares crateriformes u orbiculares; pedicelo floral de 1-2,5 mm de longitud; legumbre falcada ..... *Abarema callejasii*
      - 5'. Folíolos elípticos, cartáceos; nectarios foliares incipientes, levemente cupuliformes; pedicelo floral de 3-6,5 mm de longitud; legumbre recurvada formando un círculo ... ..... *Abarema racemiflora*
      6. Pinnas más largas con 1-5(-6 en *A. acreana*) pares de folíolos, los más grandes al menos de 2,5 cm de longitud .. 7
        - 6'. Pinnas más largas, con 7 o más pares de folíolos, los más grandes menores de 2,5 cm de longitud ..... 12
        7. Folíolos ovados u ovado-lanceolados, ápices cortamente acuminados, generalmente más anchos en la mitad proximal ..... *Abarema laeta*
        - 7'. Folíolos elípticos, obovados o rómbicos, ápices no acuminados, más anchos en la mitad distal ..... 8
        8. Nectario entre el primer par de pinnas visiblemente evidente, infundibuliforme-campanulado, 10-13 x 8-12 mm ..... *Abarema adenophora*

- 8'. Primer nectario foliar pequeño, cupular-pateliforme, verruciforme, o inmerso en el surco peciolar, < 2 mm de alto ..... 9M
9. Nectario cerca o entre el primer par de pinnas, verruciforme con una abertura poriforme; cáliz de las flores periféricas < 1,2 mm de longitud ..... *Abarema microcalyx*
- 9'. Primer nectario foliar cupular-pateliforme o inmerso en el surco peciolar (*A. acreana*); cáliz de las flores periféricas de al menos 1,7 mm de longitud ..... 10
10. Pinnas más largas con 1-3 pares de folíolos, pulvínulos de 3-9 mm de longitud ..... *Abarema leucophylla*
- 10'. Pinnas más largas con 4-6 pares de folíolos, pulvínulos de < 3 mm de longitud ..... 11
11. Folíolos firmes, claramente lustrosos por el haz, con venación reticulada evidente en ambas caras, márgenes revolutos ..... *Abarema jupunba*
- 11'. Folíolos de textura fina, opacos a muy levemente lustrosos por el haz, con venación terciaria muy fina, no claramente reticulada, márgenes no revolutos ..... *Abarema acreana*
12. Primer nectario peciolar campanulado, conspicuo, de 5-15 x 4-11 mm; legumbre leñosa y fuertemente engrosada sobre cada semilla ..... *Abarema macradenia*
- 12'. Primer nectario foliar pequeño, cupular o pateliforme (raramente verruciforme), menor a 5 mm de diámetro; legumbre no leñosa, cartácea o papirácea, no fuertemente engrosada sobre las semillas ..... 13
13. Folíolos convexos o bullados por el envés, pilósulos por el envés ..... *Abarema barbouriana*
- 13'. Folíolos planos, glabros o finamente adpreso-estrigulosos por el envés ..... 14
14. Flores periféricas del capítulo relativamente grandes: cáliz de 4-9 mm de longitud, corola de 8-13 mm de longitud; filamentos estaminales rosados o rojos ..... *Abarema floribunda*
- 14'. Flores periféricas del capítulo relativamente pequeñas: cáliz de 1,7-3,5 mm de longitud, corola de 4-6,5 mm de longitud; filamentos estaminales blancos ..... 15
15. Envés de los folíolos finamente estriguloso; folíolos más largos al menos de 13 mm de longitud; folíolos de las pinnas más largas 6-10(-12) pares ..... *Abarema jupunba*
- 15'. Envés de los folíolos glabro o glabrescente; folíolos más largos de 6-12 mm de longitud; folíolos de las pinnas más largas de 9-18 pares ..... 16
16. Pinnas más largas con 9-12 pares de folíolos, glabros por el envés; nectario peciolar verruciforme; brácteas florales persistentes ..... *Abarema auriculata*
- 16'. Pinnas más largas con 14-19 pares de folíolos, esparcidamente estrigulosos por el envés; nectario peciolar infundibuliforme; brácteas florales caducas ..... *Abarema ganymedeae*

**Clave dicotómica para la identificación de las especies colombianas de *Abarema* con base en el material sin flores ni frutos**

1. Hojas con 1 a 3 pares de pinnas, y estas con 1 a 7 pares de folíolos ..... **2**
- 1'. Hojas con 4 a 12 pares de pinnas, y estas con 4 a 22 pares de folíolos ..... **13**
2. Folíolos más grandes, usualmente los del par terminal, menores o iguales a 2 cm de longitud ..... **3**
- 2'. Folíolos más grandes, usualmente los del par terminal, mayores a 2 cm de longitud ..... **4**
3. Folíolos con márgenes planas, pilósulos o suavemente vilósulos por el envés; nectarios peciolares levemente cupuliformes o pateliformes, de 1-1,6 mm de alto ..... ***Abarema barbouriana***
- 3'. Folíolos con márgenes levemente revolutas, cortamente estrigulosos por el envés; nectarios peciolares o entre el primer par de pinnas verruciformes a levemente cupular-pateliformes, subsésiles, de hasta 0,6 mm de alto ..... ***Abarema jupunba***
4. Nectario entre el primer par de pinnas de 8-13 mm de diámetro ..... ***Abarema adenophora***
- 4'. Primer nectario foliar menor a 5 mm de diámetro ... **5**
5. Folíolos del par terminal rómbicos o elíptico-rómbicos ..... ***Abarema jupunba***
- 5'. Folíolos del par terminal elípticos, ovados u ocasionalmente obovados ..... **6**
6. Folíolos con margen plana ..... **7**
- 6'. Folíolos con margen revoluta (o levemente revoluta) ..... **10**
7. Pinnas exactamente con un solo par de folíolos ..... ***Abarema laeta***
- 7'. Pinnas con 2 a 6 pares de folíolos ..... **8**
8. Folíolos, 3-6 pares por pinna; pinnas, siempre un (1) solo par ..... ***Abarema killipii***
- 8'. Folíolos, 2-3 pares por pinna; pinnas, 1-2 pares .... **9**
9. Folíolos ovados, de consistencia papirácea; nectarios foliares crateriformes o orbiculares ..... ***Abarema callejasii***
- 9'. Folíolos elípticos, de consistencia cartácea; nectarios entre el primer par de pinnas incipientes, levemente cupuliformes ..... ***Abarema racemiflora***
10. Folíolos de consistencia papirácea, estrigulosos sobre la venación por el haz ..... ***Abarema josephi***
- 10'. Folíolos de consistencia cartácea o coriácea, glabros por el haz ..... **11**
11. Primer nectario foliar verruciforme ..... ***Abarema microcalyx***
- 11'. Primer nectario foliar pateliforme o cupuliforme ... **12**
12. Pinnas con 3 a 6 pares de folíolos; folíolos por el envés pilósulos sobre la venación, folíolos de consistencia cartácea ..... ***Abarema lehmannii***

12'. Pinnas con 1 a 2 (muy raramente 3) pares de folíolos; folíolos por el envés glabros, folíolos de consistencia coriácea ..... ***Abarema leucophylla***

13. Folíolos del par terminal oblongos u oblongo-elípticos ..... **14**

13'. Folíolos del par terminal generalmente rómbicos u obovados ..... **16**

14. Folíolos del par terminal menores o iguales a 9 mm de longitud ..... ***Abarema ganymedea***

14'. Folíolos del par terminal mayores a 10 mm de longitud ..... **15**

15. Folíolos con margen plana, puberulentos por el haz y el envés, de consistencia submembranácea a cartácea; nectarios peciolares pateliformes, menores a 4,5 mm de diámetro; folíolos imbricados verticalmente a lo largo del raquis ..... ***Abarema floribunda***

15'. Folíolos con margen levemente revoluta, glabros por el haz y diminutamente estrigulosos por el envés, de consistencia delgada y papirácea; nectarios ubicados por debajo de la inserción del primer par de pinnas campanulado, de 5-15 mm de diámetro; folíolos no imbricados a lo largo del raquis ..... ***Abarema macradenia***

16. Folíolos glabros por el envés ..... **17**

16'. Folíolos pilósulos o estrigulosos por el envés ..... **18**

17. Hojas con 4-5 pares de pinnas y éstas con 4-6 pares de folíolos; folíolos más grandes (usualmente los del par terminal) de 35-62 mm de longitud, con ápice cortamente acuminado, margen revoluta y venación terciaria muy fina, evidente; nectario peciolar cupuliforme y elíptico, levemente estipitado ..... ***Abarema acreana***

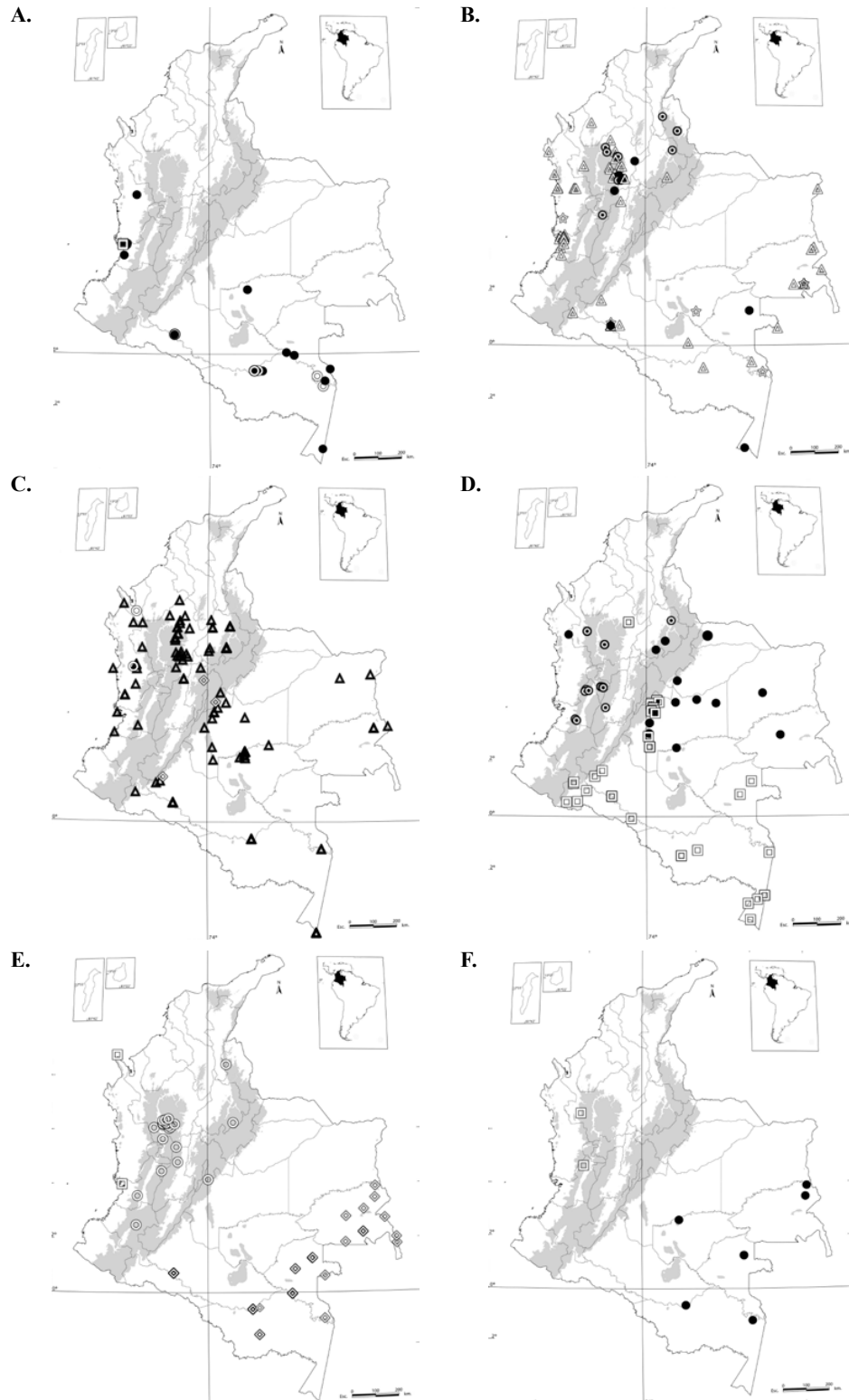
17'. Hojas con 5-9 pares de pinnas y éstas con 9-12 pares de folíolos; folíolos más grandes (usualmente los del par terminal) de 6-14 mm de longitud, con ápice ampliamente obtuso o emarginado, margen plana y venación no evidente; nectario peciolar inmediatamente por debajo del primer par de pinnas verruciforme y sésil ..... ***Abarema auriculata***

18. Folíolos más grandes (usualmente los del par terminal) nunca mayores a 27 mm de longitud, folíolos por el envés pilósulos ..... ***Abarema barbouriana***

18'. Folíolos más grandes (usualmente los del par terminal) de 13-70 mm de longitud, folíolos por el envés cortamente estrigulosos ..... ***Abarema jupunba***

**Sinopsis de las especies de *Abarema* Pittier que crecen en Colombia**

1. ***Abarema acreana*** (J.F. Macbr.) L. Rico, Novon 9(4): 555. 1999. *Pithecellobium acreanum* J.F. Macbr., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 13(3/1): 51. 1943. Tipo: BRASIL. Basin of Rio Purus. Territory of Acre: Near mouth of Rio Macahuan, 9° 20' S, 69°, on terra firma, 24 Agosto 1933, *Krukoff 5631* (Holótipo: F!; Isótipos: A!, BM!, G!, IAN!, LP!, M!, MICH!, MO!, NY!, S!, U!, US!). Figuras 1A y S1a, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2628>.



**Figura 1.** A. Distribución geográfica de *Abarema acreana* (□), *A. adenophora* (●), y *A. auriculata* (⊙) en Colombia. B. Distribución geográfica de *Abarema barbouriana* var. *barbouriana* (△), *A. barbouriana* var. *arenaria* (☆), *A. callejasii* (⊙), y *A. floribunda* (●) en Colombia. C. Distribución geográfica de *Abarema ganymedea* (⊙), *A. josephi* (◇), y *A. jupunba* var. *jupunba* (△) en Colombia. D. Distribución geográfica de *Abarema jupunba* var. *trapezifolia* (●), *A. killipii* (⊙), y *A. laeta* (□) en Colombia. E. Distribución geográfica de *Abarema lehmannii* (⊙), *A. leucophylla* (◇), y *A. macradenia* (□) en Colombia. F. Distribución geográfica de *Abarema microcalyx* var. *microcalyx* (●) y *A. racemiflora* (□) en Colombia



*Hydrochorea* (?) *acreana* (J.F. Macbr.) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 33. 1996.

Árbol, de  $\pm 10$  m de alto, indumento puberulento y denso en hojas e inflorescencias; hojas de 13-20 cm de longitud, **4-5 pares de pinnas**, pinnas más largas de 7-14 cm, **4-6 pares de foliolos** por pinna, foliolos más grandes de 3-6,2 x 1,5-4 cm, **ovado-rómbicos, más anchos en la mitad distal**, glabros por el haz y el envés, **venación terciaria muy fina**, aunque no claramente reticulada, margen revoluta; nectarios foliares ubicados hacia o cerca de la mitad del peciolo, inmersos en el surco peciolar, entre cada par de pinnas y entre algunos pares de foliolos distales en las pinnas, **cupulares y elípticos**, de 2-3 mm de diámetro; los nectarios foliares en la parte distal del raquis foliar y en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **racimos compactos umbeliformes, paniculados**, el eje primario de la inflorescencia de **6-16 cm**, receptáculo floral menor o igual a 5 mm de largo, pedúnculos de 2-3 cm de largo, flores homomórficas o dimórficas, cuando dimórficas, la flor terminal sésil y levemente más grande que las periféricas; fruto no visto.

Esta especie fue previamente reconocida dentro del género *Hydrochorea* como *H. acreana* (J.F. Macbr.) Barneby & J.W. Grimes (Barneby & Grimes, 1996; Forero & Romero, 2009), pero fue transferida a *Abarema* por Rico-Arce (1999) gracias a la morfología de su legumbre.

Los folíolos ovado-rómbicos, falcados hacia el tercio distal, con bases cuneadas y marcadamente asimétricas y ápices cortamente acuminados son similares a los de *Abarema adenophora*. Sin embargo, los nectarios foliares son bastante diferentes tanto en tamaño como en forma, siendo los de *A. adenophora* más conspicuos (*A. acreana*: 2-3 mm de diámetro, cupuliformes vs. *A. adenophora*: 8-13 mm de diámetro, infundibuliformes-campanulados).

**Floración:** marzo **Fructificación:** no se conoce.

**Nombres comunes y usos:** no se han registrado hasta el momento.

**Distribución altitudinal:** 50-500 m s.n.m.

**Distribución general:** Amazonia de Brasil, Perú y Venezuela, disyunta con la región del Chocó biogeográfico en Colombia

**Distribución departamental:** Valle del Cauca

**Regiones naturales en Colombia:** Región del Pacífico (Subregión XXXIX).

**Tipos de vegetación en Colombia:** bp-PM

**Bioma:** zonobioma húmedo tropical del Pacífico-Atrato

**Especímenes representativos para Colombia:** VALLE: Bajo Calima, ca. 15 km N of Buenaventura, Cartón de Colombia concession, 3°56' N-77°08' W, 50 m, 14 Feb 1983, *A. Gentry, A. Juncosa & H. Manzuera 40226* (COL, MO, NY).

**2. *Abarema adenophora* (Ducke) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 74. 1996. *Pithecollobium adenophorum* Ducke, Arq. Inst. Biol. Veg. 4(1): 5-6. 1938, como "*Pithecollobium*". Tipo: [BRASIL. Amazonas:] habitat sat frequents circa Manáos, in silva**

non inundabili solo humo-silicoso humedo, praesertim secus rivulos, loco Estrada do Aleixo, 15 Junio 1932, *A. Ducke 23238* (Holótipo: RB [4 folios, fl. & fr.]; Isótipos: G [2 folios]!, K [2 folios]!, NY!, P [2 folios]!, S!, U!, US [2 folios]!). Figuras 1A y S1b, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2628>.

Árbol, de 12-30 m de alto, indumento puberulento en ramas jóvenes, peciolo e inflorescencias; hojas de 5-32 cm de longitud, **2-4 pares de pinnas**, pinnas más largas de 4-11 cm, **2-5 pares de foliolos** por pinna, foliolos más grandes de 4-10 x 3-6,8 cm, asimétricos, **obovados o a veces obovado-rómbicos, más anchos en la mitad distal**, glabros por el haz y el envés; nectarios foliares ubicados entre el primer par de pinnas y, usualmente, entre algunos pares de foliolos distales en las pinnas, **infundibuliforme-campanulado, de 8-13 mm de ancho, de 8-12 mm de alto**, los nectarios foliares en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **racimos densos y compactos, en panículas cortas y terminales**, pedúnculos 2-6,5 cm de largo, el receptáculo floral menor o igual a 8,5 mm de largo, flores fuertemente dimórficas, las **flores periféricas claramente pediceladas**, la flor terminal sésil y más grande que las periféricas; fruto linear y undulado, enrollado formando un círculo, glabro, de 12-15 cm de largo, de 1-2 cm de ancho.

Los nectarios foliares grandes, conspicuos e infundibuliformes son un carácter distintivo de esta especie. La otra especie de *Abarema* presente en Colombia con nectarios foliares similares es *A. macradenia*, aunque difieren en su morfología (campanulados en *A. macradenia* Vs. infundibuliformes en *A. adenophora*), en los folíolos más numerosos (7-12 pares de folíolos por pinna en *A. macradenia* Vs. 2-5 en *A. adenophora*), y en el fruto leñoso (coriáceo en *A. adenophora*).

*Abarema adenophora* es morfológicamente similar a *A. acreana* y *A. microcalyx*, de las que difiere en los nectarios foliares (1-3 mm de diámetro y verruciformes en *A. microcalyx*; 2-3 mm de diámetro y cupuliformes en *A. acreana*). Además, difiere de *A. microcalyx* en el tipo de inflorescencia, que es un racimo axilar corto y capituliforme largamente pedunculado en *A. microcalyx* Vs. una panícula terminal de racimos densos y compactos en *A. adenophora*.

**Floración:** enero, marzo, agosto, septiembre

**Fructificación:** enero, marzo, abril, agosto, septiembre, diciembre

**Nombres comunes:** chimbillo bravo, giñoka, guamo de miso (Amazonas); guamo (Amazonas, Caquetá). **Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 50-500 m s.n.m.

**Distribución general:** Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Honduras, Nicaragua, Panamá, Perú, Venezuela

**Distribución departamental:** Amazonas, Caquetá, Chocó, Guaviare, Valle, Vaupés.

**Regiones naturales en Colombia:** Región de la Amazonia (subregiones I, III, IV, V, VII, XII). Región del Pacífico (subregiones XXXIX, XLI).

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-T; bmh-PM; bp-PM

**Bioma:** peinobioma de la Amazonia-Orinoquia; helobioma de la Amazonia-Orinoquia; litobioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia; helobioma del Pacífico-Atrato; zonobioma húmedo tropical del Pacífico-Atrato

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: Carretera Leticia-Tarapacá, Ago 1976, *A. Roa 517* (COL, COAH, UDBC). CAQUETÁ: Solano, estación biológica Puerto Abeja, sector SE PNN Serranía de Chiribiquete, 19 Sep 2000, *A. Eusse 1298* (COAH). CHOCÓ: Río Atrato, Loma de Belén, municipio de Guayabal, about 10 km below Quibdó, 24 Abr 1982, *G.T. Prance 28050* (COL, NY). GUAVIARE: El Retorno, inspección de Tomachipán, PNN Nukak, río Inírida, caño Cocuy, cerro Cocuy, 12 Feb 1996, *M. Córdoba 2276* (COAH). VALLE: Bajo Calima, carretera Hans, km 22 N of Buenaventura on road to San Isidro, 3°56' N-76°59' W, 50 m, 18 Dic 1987, *A. Gentry, P. Keating, M. Monsalve & M.D. Heredia 59581* (NY, MO). VAUPÉS: Taraira, estación biológica Mosiro Itajura, 3 km del lago Taraira, 01°00' S-69°49' W, 200 m, 1 Ene 1988, *S. Defler 679* (COAH, MO).

**3. *Abarema auriculata*** (Benth.) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 62. 1996. *Pithecellobium auriculatum* Benth., London J. Bot. 3: 217. 1844, como "*Pithecolobium*". Tipo: BRASIL. Borba, on the rio Negro, *Langsdorff* (Holótipo: K!; Isótipo: A!). Figuras. 1A y S1c, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/793/2628>.

*Feuillea auriculata* (Benth.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 187. 1891.

Arboles o arbustos, de 3-12 m de alto, indumento puberulento y denso en tallos jóvenes, hojas e inflorescencias; hojas de 7-18 cm de longitud, **5-9 pares de pinnas**, pinnas más largas de 3-6,5 cm, **9-12 pares de foliolos** por pinna, foliolos más grandes de 5-14 x 3,5-6 mm, **oblongo-rómbicos**, el par distal casi elíptico, glabros por el haz y el envés, ciliolados en el márgen; nectarios foliares ubicados inmediatamente por debajo del primer par de pinnas, hacia el ápice del raquis foliar y entre el último y el penúltimo pares de foliolos en las pinnas, **verruciforme**, de **0,8-1,4 mm de diámetro**, los nectarios foliares en la parte distal del raquis foliar y en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **capítulos**, pedúnculos de 1,3-4,1 cm de largo, receptáculo floral menor o igual a 5 mm de largo, brácteas florales persistentes, flores dimórficas, cuando dimórficas la flor terminal sésil y levemente más grande que las periféricas; fruto linear y recurvado, falcado o formando un círculo, glabro, de 9-13 cm de largo, de 1-1,8 cm de ancho

Especie similar a *Abarema jupunba*, de la cual se diferencia por los foliolos más pequeños (foliolos terminales de 5-14 mm de longitud en *A. auriculata* Vs. 15-70 mm en *A. jupunba*), glabros por el envés (*A. jupunba* con foliolos

cortamente estrigulosos por el envés), y por su distribución geográfica en Colombia (*A. auriculata* restringida a la región amazónica, mientras que *A. jupunba* se distribuye ampliamente en todas las regiones naturales del país, exceptuando la región insular). *Abarema auriculata* también se puede confundir con *A. ganymedea*, por lo que los caracteres diferenciales se discuten bajo esta última.

**Floración:** agosto, noviembre, diciembre

**Fructificación:** noviembre

**Nombres comunes:** *mibom+o*, *mobom+o*, palo de hoja pequeña (Amazonas) **Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** ca. 95-204 m

**Distribución general:** Brasil, Colombia, Perú

**Distribución departamental:** Amazonas, Caquetá, Vaupés

**Regiones naturales en Colombia:** región de la Amazonia (subregiones III, IV, V, XII).

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-T; bmh-PM

**Bioma:** helobioma de la Amazonia-Orinoquia; litobioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: Río Caquetá, Araracuara, 12 Sep 1990, *H. Vester 80* (COAH, K). CAQUETÁ: Solano, estación biológica Puerto Abeja, sector SE PNN Serranía de Chiribiquete, 16 Nov 1999, *A. Eusse 794* (COAH). VAUPÉS: Río Kananarí, affluent of Río Apaporis, cerro Isibukuri, 3 Ago 1951, *R.E. Schultes & I. Cabrera 13285* (MO, COL).

**4. *Abarema barbouriana*** (Standl.) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 70. 1996. *Pithecellobium barbourianum* Standl., Contr. Arnold Arbor. 5: 74-75, pl. 11. 1933, como "*Pithecolobium*". Tipo: PANAMÁ. Zetek trail, Barro Colorado Island, Canal Zone, 27 Octubre 1931, *O. Shattuck 237* (Holótipo: F! en G [fragmento]!; Isótipos: A!, MO!). Figuras. 1B, S1d, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/793/2628> y S2a, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/793/2629>.

Árbol, de 6-25 m de alto, indumento pilósulo en las ramas jóvenes y las hojas; hojas de 2-16 cm de longitud, **2-12 pares de pinnas**, pinnas más largas de 2,8-8,5 cm, **7-22 pares de foliolos** por pinna, foliolos más grandes de 4-27 x 2-12 mm, **rómbicos, oblongo-rómbicos o elípticos**, glabros por el haz, pilósulos por el envés, convexos o bullados por el envés; nectarios foliares ubicados en o por encima de la mitad del peciolo o cerca al primer par de pinnas, entre algunos de los pares de pinnas distales y entre algunos pares de foliolos en las pinnas, **pateliformes o levemente cupuliformes**, elípticos o redondeados, de **0,5-1,8 mm de diámetro**, sésiles o estipitados, los nectarios foliares en la parte distal del raquis foliar y en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **capítulos**, pedúnculos de 1,2-9 cm de largo, receptáculo floral menor o igual a 5 mm de largo, flores dimórficas, la flor terminal

más grande que las periféricas; fruto linear, ancho, enrollado formando un círculo, estriguloso o pilósulo, de 4-15 cm de largo, de 1-1,8 cm de ancho.

A primera vista *A. barbouriana* puede confundirse con *A. jupunba*, principalmente por la apariencia de las hojas y de los frutos, que morfológicamente son muy similares. Sin embargo, en *A. barbouriana* el envés de los folíolos es pilósulo, mientras que en *A. jupunba* es cortamente estriguloso; también se diferencian en el número y, sobre todo, en el tamaño de los folíolos, que son más numerosos y muy pequeños en *A. barbouriana* comparados con los de *A. jupunba* (*A. barbouriana*: 7-22 pares de folíolos por pinna, de 4-27 mm de longitud; *A. jupunba*: 3-12 pares de folíolos por pinna, de 15-70 mm de longitud).

**Floración:** todo el año **Fructificación:** todo el año

**Nombres comunes:** tibuigue, tibuikazl-tibuikald (Amazonas); frijolillo (Caquetá); llovizno (Tolima); dormilón, guabo querré (Valle). **Usos:** madera utilizada para construcción (Tolima). La corteza de *A. barbouriana* var. *arenaria* es utilizada como jabón en la Orinoquia debido a las cantidades de saponinas que contiene.

**Distribución altitudinal:** 0-2.315 m s.n.m.

**Distribución general:** Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guyana, Guyana Francesa, Panamá, Perú, Surinam, Venezuela

**Distribución departamental:** Amazonas, Antioquia, Caquetá, Chocó, Córdoba, Guainía, Guaviare, Putumayo, Santander, Tolima, Valle, Vaupés, Vichada

**Regiones naturales en Colombia:** región de la **Amazonia** (subregiones III, IV, V, VII, VI, IX, X, XII). Región **andina** (subregiones XIV, XV, XXI, XX, XXII, XXIII, XXVIII, XXX). Región de la **llanura del Caribe** (subregión XXXIII). Región de la **Orinoquia** (Subregión XXXV). Región del **Pacífico** (subregiones XXXIX, XL, XLI).

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-PM; bh-T; bmh-MB; bmh-PM; bmh-T; bp-MB; bp-PM; bp-T

**Bioma:** litobioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia; helobioma de la Amazonia-Orinoquia; peinobioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical del Pacífico-Atrato; helobioma del Pacífico-Atrato; halobioma del Pacífico; orobioma del Baudó-Darién; orobioma medio de los Andes; orobioma bajo de los Andes.

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: Río Cahuinarí, en su desembocadura al Caquetá, 1976, *A. Roa 310* (COL, UDBC). ANTIOQUIA: municipio de Tarazá, corregimiento El 12, 210 km NE de Medellín, km 2 en la vía a Barroblanco, 7°30' N-75°20' W, 28 Mar 1994, *R. Callejas, F.J. Roldán, P. Franco, C. Bereg, A. Gómez & A. Alzate 11119* (NY, HUA, MO). CAQUETÁ: Florencia, Santo Domingo, vereda Alto Caldas, finca El Aguila, 8 Feb 2002, *M. Correa, F. Lara, R. Ramírez et al. 2781* (COAH, UDBC). CHOCÓ: municipio de Quibdó, carretera Quibdó-Guayabal, 5°41'41" N-76°39'44" W, 23 Feb 1985, *J. Espina, F. García & W. Córdoba 1505* (COL, CHOCO, MO). CÓRDOBA:

Tierralta, Feb 1978, *G. Mahecha 1684* (UDBC). GUAINÍA: Inírida, resguardo indígena Almidón-La Ceiba, cerca de caño Agujón, 3°32' N-67° 51'W, 80 m, 22 Mar 1998, *A. Rudas 7212* (COAH, COL, MO). PUTUMAYO: Mocoa, cerro El Churumbelo, parte media del cerro en zona de potreros, 1200 m, 22 Nov 1994, *R. Sánchez, O. Tosse & IV Semestre de Ecología 2264* (COL). SANTANDER: Charalá, cuchilla El Fara, 06°05'27.13" N-75°12'39.02" W, 30 Jul 2008, *R. Medina, E. Herrera, O. Chaparro, A. Avella & f. Saenz 395* (UDBC). TOLIMA: municipio de Mariquita, vereda Las Lomas, 5 km al oeste del pueblo en la carretera a Fresno, 5°152'39" N-74° 55'20"W, 789 m, 20 May 2007, *R. Bernal, G. Galeano, P. Cruz, A. Rodríguez & H. Sarmiento 4205* (COL). VALLE: costa del Pacífico, río Yurumanguí, Veneral, 5 m, 29 Ene 1944, *J. Cuatrecasas 15760* (US, F, U); Colorada, north shore of Buenaventura Bay, 5-15 m, 3 Jun 1944, *E.P. Killip & J. Cuatrecasas 38696* (COL, US). VAUPÉS: Yavaraté, comunidad indígena de Monforth, carretera Monforth-Mitú, km 4, 30 Sep 2007, *D. Cárdenas, Z. Cordero, N. Salinas & A. Zuloaga 21300* (COAH). VICHADA: municipio de Puerto Carreño, corregimiento de Casuarito, por la vía que conduce del caserío a Puerto Carreño, Cerro San Diego, 5°41'25.2" N- 67°39'10.8" W, 27 Mar 2005, *R. López & R. Garcés 10178* (COL, UDBC).

En Colombia *A. barbouriana* incluye dos variedades: *A. barbouriana* var. *arenaria* y *A. barbouriana* var. *Barbouriana*, las cuales se diferencian como sigue:

#### Clave para la identificación de las variedades de *Abarema barbouriana* que crecen en Colombia

1. Hojas con 2-5 pares de pinnas y (7-)-8-11(-15) pares de folíolos por pinna; folíolos del par terminal (9-)-10-21 x (3-)-5-10 mm ..... *Abarema barbouriana* var. *arenaria*

1'. Hojas con 6-12 pares de pinnas y 12-22 pares de folíolos por pinna; folíolos del par terminal 4,5-11,5 x 2-5 mm ..... *Abarema barbouriana* var. *barbouriana*

**4.1. *Abarema barbouriana* var. *arenaria*** (Ducke) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 72. 1996. *Pithecellobium arenarium* Ducke, Arq. Inst. Biol. Veg. 2: 37-38. 1935, como "*Pithecolobium*". Tipo: [BRASIL]. Habitat prope Manáos (in civ. Amazonas), circa Ponte do Mindú, 14 Mar 1932, *A. Ducke 23233* (Holótipo: RB [3 folios, fl & fr]!; Isótipos: G!, K!, P!, U!, US!). Figuras 1B y S1d, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2628>.

**Distribución departamental:** Caquetá, Chocó, Guainía, Guaviare, Vaupés

**4.2. *Abarema barbouriana* var. *barbouriana*.** Figuras 1B y S2a, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2629>.

*Albizia dubia* Britton & Killip, Ann. New York Acad. Sci. 35(3): 132. 1936. Tipo: Colombia, 1760-1808, *Mutis 3531* (Holótipo: US!; Isótipos: MA [6 folios]!),

**Distribución departamental:** Amazonas, Antioquia, Caquetá, Chocó, Córdoba, Guainía, Putumayo, Santander, Tolima, Valle, Vaupés, Vichada

**5. *Abarema callejasii*** Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 85–88, f. 7. 1996. Tipo: COLOMBIA. Antioquia: Municipio Briceño, desvío a vereda Manzanares, 4 Km O de la troncal del Caribe sobre la vía Ventanas (Mun. Yarumal)–Briceño, 1800–2000 m, 75° 30' O, 7° 15' N, 21 Marzo 1988, R. Callejas, F.J. Roldán & A.L. Arbeláez 6103 (Holótipo: NY [2 folios, fl & fr]!; Isótipos: F!, HUA!, K!, MEXU!, MO!, US!). Figuras 1B y S2b, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/793/2629>.

Árbol, de 7-15 m de alto, mayormente glabras, las partes jóvenes a veces con indumento adpreso-puberulento y diminuto; hojas de 1-6 cm de longitud, **1-2 pares de pinnas**, pinnas de 2-7,5 cm de largo, **2-3 pares de foliolos** por pinna, foliolos más grandes de 6-14 x 2-7 cm, **ovados**, glabros por el haz y el envés, papiráceos; nectarios foliares ubicados entre cada par de pinnas y entre cada par de foliolos, **crateriformes u orbiculares**, de **0,5-1,5 mm de diámetro**; inflorescencia en **racimos laxos**, pedúnculos de 2,8-8 cm de largo, raquis floral 3-7,3 cm de largo, flores homomórficas, pediceladas, el **pedicelo de 1-2,5 mm de largo**; fruto ancho, linear, falcado a recurvado casi formando un círculo, glabro, de 5-6 cm de largo, de 1,2-1,5 cm de ancho.

La combinación de 1-2 pares de pinnas con 2-3 pares de foliolos ovados e inflorescencias en racimos laxos y largos, con flores claramente pediceladas, hacen de *Abarema callejasii* una especie fácil de reconocer entre las *Abaremas* colombianas. De hecho, en Colombia *A. callejasii* y *A. racemiflora* son las únicas especies de *Abarema* con inflorescencias en racimos laxos y flores conspicuamente pediceladas (las diferencias entre ambas especies se citan bajo el comentario de *A. racemiflora*).

Otra especie morfológicamente similar a *A. callejasii* es *A. lehmannii*, de la cual se diferencia por el indumento de los foliolos por el envés (glabros en *A. callejasii*, pilósulos en *A. lehmannii*), por la morfología de las inflorescencias (*A. callejasii*: 25-45 flores en racimos laxos; *A. lehmannii*: 70-130 flores en espigas congestas), y por la morfología externa del fruto (*A. callejasii*: legumbre falcada; *A. lehmannii*: espiraladamente enrollada, undulada o recurvada).

**Floración:** enero, marzo, abril, mayo, agosto, diciembre

**Fructificación:** marzo, abril

**Nombres comunes:** guamo montañero (Norte de Santander). **Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 1.500-2.500 m s.n.m.

**Distribución general:** endémica de Colombia

**Distribución departamental:** Antioquia, Norte de Santander, Quindío, Risaralda, Santander

**Regiones naturales en Colombia:** Región andina (subregiones XV, XVI, XXII, XXVI, XXVII)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-PM; bh-T; bmh-MB; bmh-PM; bp-PM

**Bioma:** orobioma medio de los Andes; orobioma bajo de los Andes.

**Especímenes representativos para Colombia:** ANTIOQUIA: municipio de Amalfi, vereda El Guayabito, kms 3-6 de la vía Amalfi-El Guayabito, NE de Amalfi, sitio Tabanito, 6°54' N-75°01' W, 1650 m, 5 Dic 1989, R. Callejas, J. Betancur & O.D. Escobar 8988 (NY, MO). NORTE DE SANTANDER: municipio de Gramalote, vereda El Silencio, 7°51'38.0898" N-72°50'03.7770"W, 1834 m, L. Hernández, M. Bravo Huertas, M. Florez, J. Trinidad Piña & R. Luna 345 (COL, UDBC). QUINDÍO: municipio de Córdoba, vereda Micay, 1850 m, 4 Abr 1989, G. Arbeláez, C. Vélez, N. Carvajal & J. Uribe 2842 (COL). RISARALDA: municipio de Pereira, corregimiento La Florida, SFF Otún Quimbaya, 4°44'17" N- 75°34'01" W, 1900 m, 22 a 28 Feb 2004, F. Alzate, J.J. Moreno & M. Gómez 2234 (F). SANTANDER: Kilómetro 11 carretera Bucaramanga-Pamplona, 1500 m, 18 Mar 1968, J. Rivera L2-30 (COL).

**6. *Abarema floribunda*** (Spruce ex Benth.) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 48. 1996. *Pithecellobium floribundum* Spruce ex Benth., Trans. Linn. Soc. London 30(3): 584. 1875, como "*Pithecolobium*". Tipo: BRASIL. Habitat in silvis Rio Uaupés, prope Panuré, prov. do Alto Amazonas, Oct 1852 – Jan 1853, Spruce 2471 (Holótipo: K!; Isótipos: B† en F [foto]!, BR!, E!, F [2 folios]!, G!, GH!, GOET!, K!, MPU!, NY!, P [2 folios]!, RB [3 folios]!, TCD!). Figuras 1B y S2c, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/793/2629>.

*Feuillea floribunda* (Spruce ex Benth.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 187. 1891.

Árbol, de 13-25 m de alto, indumento pubescente y denso en ramas e inflorescencias jóvenes, con la edad se tornan glabras; hojas de 7-18 cm de longitud, **3-6 pares de pinnas**, pinnas más largas de 8-17 cm, **8-20 pares de foliolos por pinna**, **imbricados verticalmente a lo largo del raquis foliar**, foliolos más grandes de 1,5-4 x 0,5-1,5 cm, **oblongos**, puberulentos a glabros por el haz y el envés, submembranáceos a cartáceos, margen ciliolada; nectarios foliares ubicados por debajo del primer par de pinnas, a veces uno en el peciolo, entre algunos de los pares de pinnas distales y entre algunos de los pares de foliolos en las pinnas, **pateliformes**, de **1,5-4,5 mm de diámetro**, los nectarios foliares en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **capítulos**, pedúnculos de 3,5-8,7 cm de largo, receptáculo floral menor a 13 mm de largo, flores dimórficas, las flores periféricas pediceladas, las flores terminales sésiles y más grandes, filamentos estaminales rosados o rojos; fruto linear, ancho, falcado a enrollado, glabro, de 10-31 cm de largo, de 1,6-2,6 cm de ancho.

Especie morfológicamente similar a *A. macradenia*, de la cual difiere por la margen plana de los foliolos (*Vs.* levemente revoluta en *A. macradenia*), en el indumento de los foliolos (*A. floribunda*: puberulentos a glabrescentes por el haz y el envés; *A. macradenia*: glabros por el haz y estrigulosos por el envés) y, en especial, por la morfología y el tamaño de los nectarios foliares (1,5-4,5 mm de diámetro y pateliformes en *A. floribunda Vs.* 5-15 mm de diámetro, conspicuos y campanuliformes en *A. macradenia*).

Otra especie semejante es *A. barbouriana*, de la cual se distingue por el menor número de pinnas (3-6 pares en *A. floribunda* Vs. 2-12 en *A. barbouriana*), por los folíolos más grandes (15-40 mm de longitud en *A. floribunda* Vs. 4-27 mm en *A. barbouriana*), por la forma e indumento de los folíolos (oblongos y puberulentos a glabrescentes por el haz y el envés en *A. floribunda*, rómbicos u oblongo-rómbicos y glabros por el haz y pilósulos por el envés en *A. barbouriana*) y por la apariencia de los folíolos (opacos en *A. floribunda*, lustrosos por el haz en *A. barbouriana*).

**Floración:** abril, junio, septiembre, noviembre **Fructificación:** abril, junio, septiembre, octubre, noviembre

**Nombres comunes:** ninguno registrado hasta el momento. **Usos:** maderable (Antioquia)

**Distribución altitudinal:** 60-900 m s.n.m.

**Distribución general:** Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Perú, Venezuela

**Distribución departamental:** Amazonas, Antioquia, Caquetá, Guaviare, Vaupés

**Regiones naturales en Colombia:** región de la Amazonia (subregiones I, IV, VII). Región andina (subregiones XXI, XX, XIX).

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-T; bmh-PM; bmh-T

**Bioma:** helobioma de la Amazonia-Orinoquia; lito-bioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical del Magdalena-Caribe; orobioma bajo de los Andes

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: Puerto Nariño, comunidad San Pedro de Tipisca, 20 Abr 2015, *N. Castaño 4025* (COAH). ANTIOQUIA: municipio de San Luis, vereda La Josefina, quebrada La Mariola, 06°00' N-74°55' W, 700-925 m, 12 Abr 1990, *D. Cárdenas & J.G. Ramírez 2739* (COL, JAUM, MO). CAQUETÁ: Solano, región de Araracuara, río Yaviyari, 10 Nov 2010, *F. Castro 10238* (COAH). GUAVIARE: San José del Guaviare, caño Agua Bonita, 6 Mar 1994, *D. Cárdenas 4358* (COAH). VAUPÉS: Guaracapuri, cachoeira, río Vaupés, region east of Mitú, 21 Nov 1945, *P.H. Allen 3379* (MO, NY, US).

**7. *Abarema ganymede*** Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 59-61, map 12. 1996. Tipo: COLOMBIA. Antioquia: Chigorodó, carretera a Turbo, 100-200 m, 20-23 Diciembre 1962, *H. García-Barriga 17624* (Holótipo: US!; Isótipos: COL!, GH!). Figura 1C.

Árbol, de hasta 20 m de alto, indumento pilósulo y denso en tallos jóvenes, peciolo y ráquises foliares y pedúnculos de las inflorescencias; hojas de 7,5-14,5 cm de longitud, **6-10 pares de pinnas**, pinnas más largas de 3,5-8 cm, **14-19 pares de folíolos por pinna**, folíolos más grandes de 5,8-9 x 2,5-3,8 mm, **oblongos**, glabros por el haz y esparcidamente estrigulosos por el envés; nectarios foliares ubicados inmediatamente por debajo del primer par de pinnas, entre los par de pinnas distales y en el ápice de los ráquises de las pinnas, **infundibuliforme**, de **1,5-3 mm de diámetro**, los

nectarios foliares en la parte distal del raquis foliar y en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **capítulos**, pedúnculos de 1,5-5 cm de largo, receptáculo floral menor o igual a 5 mm de largo, flores dimórficas, las periféricas pediceladas, la terminal sésil y más grande que las periféricas; fruto linear, undulado, puberulento, ca. 10 cm de largo, de 0,8-1 cm de ancho.

Esta especie es morfológicamente similar a *A. auriculata*, de la cual se diferencia por los folíolos más numerosos (14-19 pares por pinna Vs. 9-12 pares) y esparcidamente estrigulosos por el envés (Vs. glabros en *A. auriculata*), en los nectarios foliares infundibuliformes, con un diámetro de 1,5-32,5 mm (Vs. verruciformes y entre 0,8-1,4 mm de diámetro en *A. auriculata*) y en la legumbre linear y undulada (Vs. linear, recurvada o formando un círculo en *A. auriculata*).

Una imagen de un ejemplar de *A. ganymede* (el ejemplar tipo) se puede apreciar en: <https://collections.nmnh.si.edu/search/botany/search.php?action=10&height=10319&width=7319&irn=10102209>

**Floración:** octubre, diciembre

**Fructificación:** octubre

**Nombres comunes:** hinchahuevos (Chocó). **Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 37-200 m s.n.m.

**Distribución general:** Colombia, Ecuador

**Distribución departamental:** Antioquia, Chocó

**Regiones naturales en Colombia:** región de la llanura del Caribe (subregión XXXII); región del Pacífico (subregión XLI)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bmh-T; bp-T

**Bioma:** zonobioma húmedo tropical del Pacífico-Atrato; zonobioma húmedo tropical del Magdalena-Caribe

**Especímenes representativos para Colombia:** CHOCÓ: San Isidro, sector Río Quito, por la vía que conduce a Curundo, 9 Oct 2009, *R. López, J. Palacios, Y. Agualimpia & C. Tello 13359* (UDBC).

**8. *Abarema josephi*** Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 109, map 24A. 1996. Tipo: COLOMBIA. Caquetá: Cordillera Oriental, vertiente oriental, Quebrada del Río Hacha, bosques en Ruidosa, 2000 m, 26 Marzo 1940, *J. Cuatrecasas 8707* (Holótipo: US!; Isótipos: COL!, F!). Figura 1C.

Arbolito o árbol, de 6-10 m de alto, indumento velutino y denso en los tallos jóvenes; hojas de 4-9,5 cm de longitud, **(2)-3 pares de pinnas**, pinnas más largas de 9,5-13 cm, **(5)-6-7 pares de folíolos por pinna**, folíolos más grandes de **4-6,5 x 2,5-3,8 cm**, **ovados o ampliamente elípticos**, estrigulosos sobre la venación por el haz y estrigulosos por el envés, papiráceos, margen levemente revoluta; nectarios foliares ubicados entre cada par de pinnas y entre los tres (3) pares de folíolos distales en las pinnas, **cupulares y orbiculares**, de **0,7-1,6 mm de diámetro**; inflorescencia en **espigas**, el eje primario de la inflorescencia de hasta 8-10 cm, flores homomórficas; fruto no visto.

Es morfológicamente similar a *A. lehmannii*, pero se diferencia de esta por el mayor número de pinnas y folíolos (*A. josephi*: (2)-3 pares de pinnas y (5)-6-7 pares de folíolos por pinna; *A. lehmannii*: 1-2 pares de pinnas y 3-6 pares de folíolos por pinna) y por los folíolos más pequeños (4,5-6,5 x 2,5-3,8 cm en *A. josephi* Vs. (4-)5-9(-11) x 3-7 cm en *A. lehmannii*).

Una imagen de un ejemplar de *A. josephi* (el ejemplar tipo) se puede observar en: <https://collections.nmnh.si.edu/search/botany/search.php?action=10&height=10319&width=7319&irn=10112415>

**Floración:** marzo, mayo **Fructificación:** no se conoce

**Nombres comunes y usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 250-2.200 m s.n.m.

**Distribución general:** endémica de Colombia

**Distribución departamental:** Caquetá, Cundinamarca, Meta

**Regiones naturales en Colombia:** región andina (subregiones XXVIII, XXIX, XXX)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bmh-MB; bmh-PM

**Bioma:** helobioma de la Amazonia-Orinoquia; orobioma medio de los Andes; orobioma bajo de los Andes

**Especímenes representativos para Colombia:** CUNDINAMARCA: Pacho, vereda de Panamá, 2200 m, 3 May 2003, *G. Mahecha 9682* (UDBC). META: municipio de El Calvario, inspección de policía San Francisco, cerros hacia el norte del poblado, 2.200 m, 5 Mar 1981, *L.A. Camargo & G. Hu 7883* (COL).

**9. *Abarema jupunba* (Willd.) Britton & Killip, Ann. New York Acad. Sci. 35(3): 126. 1936. *Acacia jupunba* Willd., Sp. Pl. 4(2): 1067. 1806. Tipo: Habitat in provincial Para Brasiliae. Com. de Hoffmannsegg, *Sieber 44* (Holótipo: B!). Figuras 1C, 1D, S2d, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/793/2629> y S3a, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/793/2630>.**

Árbol o arbusto, de 4-25 m de alto, indumento puberulento o cortamente tomentoso en ramas jóvenes, ráquises foliares e inflorescencias, se tornan glabros con la edad; hojas de 3-18 cm de longitud, **1-5 pares de pinnas**, pinnas más largas de 2-9,5 cm, **3-12 pares de folíolos** por pinna, folíolos más grandes de 1,5-7 x 1,2-5 cm, **elíptico-rómbicos a obovados**, más anchos en la mitad distal, glabros por el haz y corta y finamente estrigulosos por el envés, lustrosos por el haz, venación reticulada evidente por el haz y el envés, margen revoluta; nectarios foliares ubicados entre o inmediatamente por debajo del primer par de pinnas, algunas veces también entre algunos pares de pinnas y entre los últimos tres (3) pares de folíolos distales en las pinnas, **verruciforme** y esférico a levemente cupular-pateliforme, de **0,8-2,3 mm de diámetro**, los nectarios foliares en el raquis foliar y en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **capítulos cortos a subracemosas o subespigadas**, pedúnculos de 1,5-11 cm de largo, receptáculo floral menor o igual a 10 mm de largo,

flores dimórficas (muy raramente homomórficas), cuando dimórficas, la flor terminal (o las 2 o 3 flores terminales) más grande; fruto linear, ancho, enrollado formando un círculo, glabro a ligeramente estriguloso, de 5,3-10 cm de largo, de 0,8-1,8 cm de ancho.

Entre las especies de *Abarema* presentes en Colombia, *A. jupunba* es una de las más variables morfológicamente, por lo que es similar a varias especies con las que comparte una morfología foliar parecida. Así, los individuos con folíolos grandes son similares a *A. adenophora* y *A. microcalyx*.

Se distingue de *A. adenophora* por el mayor número de pares de folíolos por pinna (*A. jupunba* 3-12 Vs. *A. adenophora* 2-5), por tener folíolos más pequeños de menos de 7 cm de longitud (en *A. adenophora* hasta de 10 cm de longitud), por el indumento de los folíolos (cortamente estrigulosos por el envés en *A. jupunba* Vs. glabros por el envés en *A. adenophora*) y por la morfología de los nectarios foliares (de 8-13 mm de diámetro e infundibuliformes en *A. adenophora* Vs. de 0,8-2,3 mm de diámetro y verruciformes a pateliformes en *A. jupunba*).

*Abarema jupunba* se diferencia de *A. microcalyx* por el mayor número de pares de folíolos (3-12 Vs. 1-4 en *A. microcalyx*), por la forma de los folíolos (elíptico-rómbicos a obovados en *A. jupunba* Vs. suborbiculares u obovados en *A. microcalyx*), por el indumento de los folíolos por el envés (cortamente estrigulosos en *A. jupunba* Vs. glabros en *A. microcalyx*) y por la forma de los nectarios foliares (pateliformes a verruciformes en *A. jupunba* Vs. verruciformes en *A. microcalyx*).

Las formas de *A. jupunba* con folíolos pequeños se pueden confundir con *A. auriculata* y *A. barbouriana*, cuyas diferencias morfológicas se discuten en los comentarios sobre cada una de dichas especies.

**Floración:** todo el año **Fructificación:** todo el año

**Nombres comunes:** arenillo de monte, chocho, zorro (Antioquia); chipero, palmillo (Chocó); dormidero (Cundinamarca); domichineé, jero (Guaviare); esmeralda (Meta); aguacerito, carbonero amarillo, nauno (Santander); guayacán llovizno, llovizno (Tolima); guacamayo blanco (Amazonas, Guainía, Guaviare, Meta, Vichada); carbonero (Antioquia, Santander); rayo (Antioquia, Arauca, Santander); campanillo (Arauca, Santander); dormilón (Chocó, Cundinamarca). **Usos:** especialmente utilizada para la construcción de casas y embarcaciones (Antioquia); maderable (Santander).

**Distribución altitudinal:** 0-2.084 m s.n.m.

**Distribución general:** Antillas Menores, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Guyana Francesa, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago, Venezuela

**Distribución departamental:** Amazonas, Antioquia, Arauca, Boyacá, Caquetá, Casanare, Chocó, Cundinamarca, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Santander, Tolima, Valle, Vichada

**Regiones naturales en Colombia:** región de la Amazonia (subregiones I, III, IV, VII, VI, XI, X, XII). Región

**andina** (subregiones XIV, XVIII, XXI, XX, XXII, XXV, XXIV, XXVII, XXIX, XXX). Región de la **llanura del Caribe** (subregión XXXI). Región de la **Orinoquia** (subregiones XXXVI, XXXIV, XXXV, XXXVII, XXXVIII). Región del **Pacífico** (subregiones XXXIX, XL, XLI)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-PM; bh-T; bmh-MB; bmh-PM; bmh-T; bp-MB; bp-PM; bp-T

**Bioma:** peinobioma de la Amazonia-Orinoquia; helobioma de la Amazonia-Orinoquia; litobioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia; orobioma de La Macarena; helobioma del Pacífico-Atrato; halobioma del Pacífico; zonobioma húmedo tropical del Pacífico-Atrato; zonobioma húmedo tropical del Magdalena-Caribe; orobioma del Baudó-Darién; orobioma medio de los Andes; orobioma bajo de los Andes.

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: Leticia, camino hacia Tarapacá, kilómetro 17, 18 Jul 1985, *G. Lozano & E. Vega 485* (COAH, US). ANTIOQUIA: municipio de San Carlos, corregimiento Alto de Samaná, vereda Miraflores, 820-900 m, 15 Jun 1989, *R. Fonnegra, F.J. Roldán & J. Betancur 3057* (HUA, MO, NY, U, US). ARAUCA: pie de monte, 1973, *G. Mahecha 9023* (UDBC). BOYACÁ: Region of Mt. Chapon, extreme western part of the department, north-west of Bogota, El Humbo, 3000 ft (914 m), 23 Sep 1932, *A.E. Lawrance 461* (MO, NY, U, US). CAQUETÁ: Morelia, vereda Cumaral, 24 Nov 2008, *M. Correa 6644* (COAH). CASANARE: Monterrey, alrededores del pueblo, 22 Nov 1993, *R. Cortés & R. Leal 962* (UDBC). CHOCÓ: hoya del río San Juan, río Tamaná, afluente del río San Juan, San Lorenzo, 05°00' N-76°39' W, 10 Abr 1979, *E. Forero, R. Jaramillo, J. Espina & P. Palacios 4983* (COL, MO, NY). CUNDINAMARCA: Ubalá, inspección de Mámbita, 04°20'10" N- 73°20'25" W, 1050 m, 9 Oct 2015, *E. Medina & L. Romero 279* (UDBC). GUAINÍA: Inírida, humedal Caño Terpel, ubicado en el barrio El Paujil, 1 Jun 2007, *G. Rojas 305* (COAH). GUAVIARE: municipio de San José del Guaviare, vereda El Turpial, por trocha La Leona, inspección El Turpial, finca Pto. Alegre, 02°25'36.9" N- 72°38'41.0" W, 233 m, 25 Abr 1988, *R. López, D. Caicedo, H. Teodoro & F. Cristóbal 3807* (COAH, COL). META: San Juan de Arama, vereda Monserrate Bajo, finca El Paraíso, 440 m, 6 abr 2004, *V. Pinzón, W. Ariza, R. Cortés, g. Téllez, L. Carvajal, A. Manjarrés, D. Puentes & A. Bello 94* (COAH, COL, UDBC). PUTUMAYO: municipio de Mocoa, vereda San José del Pepino, Centro Experimental Amazónico (CEA), 01°04'34.6" N- 76°37'53.2" W, 643 m, 10 Feb 2010, *J. Navarro & E. Kuiru 1954* (COL). SANTANDER: región del Carare, colonización de Cimitarra, camino del Ermitaño, 13 Ago 1954, *F.B. Lamb 155* (COL, US). TOLIMA: bosque municipal de Mariquita, 610 m, 8 Jun 1984, *L. Albert de Escobar, S. Hoyos & F.J. Roldán 4548* (F, MA). VALLE: costa del Pacífico, río Naya, Puerto Merizalde, 5-20 m, 20 a 23 Feb 1943, *J. Cuatrecasas 14023* (COL, NY, U, US). VAUPÉS: Taraira, estación biológica Mosiro Itajura,

3 km del Lago Taraira, 200 m, 10 Mar 1990, *S. Defler 681* (COAH, MO). VICHADA: Ca. 25 km E of cumaribo along unimproved dirt road between Las Gaviotas and Santa Rita, 140 m, 29 Dic 1973, *G. Davidse & F. Llanos 5332* (COL).

En Colombia *A. jupunba* incluye dos variedades: *A. jupunba* var. *jupunba* y *A. jupunba* var. *Trapezifolia*, las cuales se diferencian como sigue:

#### Clave para la identificación de las variedades de *Abarema jupunba* que crecen en Colombia

1. Hojas con 3-5 pares de pinnas y (6-)7-12 pares de folíolos por pinna; folíolos del par terminal (13-)16-36 x 10-21 mm ..... *Abarema jupunba* var. *jupunba*

1'. Hojas con 1-3 pares de pinnas y 2-8 pares de folíolos por pinna; folíolos del par terminal (34-)35-50(-70) x 19-36 mm ..... *Abarema jupunba* var. *trapezifolia*

9.1. *Abarema jupunba* var. *jupunba*. Figuras 1C y S2d, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2629>

*Mimosa jupunba* (Willd.) Poir., *Encycl.*, Suppl. 1(1): 70. 1810

*Feuilleea jupunba* (Willd.) Kuntze, *Revis. Gen. Pl.* 1: 185. 1891

*Pithecellobium jupunba* (Willd.) Urb., *Symb. Antill.* 2(2): 257. 1900

*Jupunba jupunba* (Willd.) Britton & Rose, *N. Amer. Fl.* 23(1): 27. 1928

**Distribución departamental:** Amazonas, Antioquia, Boyacá, Caquetá, Chocó, Cundinamarca, Guainía, Guaviare, Meta, Putumayo, Santander, Tolima, Valle, Vichada

9.2. *Abarema jupunba* var. *trapezifolia* (Vahl) Barneby & J.W. Grimes, *Mem. New York Bot. Gard.* 74(1): 69. 1996. *Mimosa trapezifolia* Vahl, *Eclog. Amer.* 3: 36. 1807. Tipo: Habitat in insula Trinitatis, *Ryan* (Holótipo: C!). Figuras 1D y S3a, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2630>.

*Inga trapezifolia* (Vahl) DC., *Prodr.* 2: 441. 1825

*Pithecellobium trapezifolium* (Vahl) Benth., *J. Bot. (Hooker)* 2(11): 142. 1840

*Abarema trapezifolia* (Vahl) Pittier, *Trab. Mus. Comercial Venezuela* 2: 86. 1927

*Jupunba trapezifolia* (Vahl) Moldenke, *Bull. Torrey Bot. Club* 59: 155. 1932

**Distribución departamental:** Antioquia, Arauca, Casanare, Guainía, Guaviare, Meta, Santander, Vichada

10. *Abarema killipii* (Britton & Rose ex Britton & Killip) Barneby & J.W. Grimes, *Mem. New York Bot. Gard.* 74(1): 89. 1996. *Punjuba killipii* Britton & Rose ex Britton & Killip, *Ann. New York Acad. Sci.* 35(3): 127. 1936. Tipo: COLOMBIA. Quindío [Caldas]: Salento, open hills, W foothills of Nevado del Tolima, 4° 40' N, 75° 35' W, 1700-1900 m, 25-31 July 1922, *E.P. Killip 9043* (Holótipo: NY!; Isótipos: GH!, PH!, US!). Figuras 1D y S3b, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2630>.

*Pithecellobium killipii* (Britton & Rose ex Britton & Killip) C. Barbosa, *Caldasia* 15(71-75): 191-192. 1986

Árbol, de 8-24 m de alto, indumento puberulento en ramas jóvenes, ráquises foliares e inflorescencias; hojas de 2-4,5 cm de longitud, **un (1) par de pinnas**, pinnas de 7-17 cm, **3-6 pares de folíolos por pinna**, folíolos más grandes de 9-15 x 4-5 cm, **ovados**, glabros por el haz y el envés, a veces puberulentos sobre la venación por el envés; nectarios foliares ubicados entre el par de pinnas y entre los pares de folíolos excepto el primer par, **cupulares, 1-1,5 mm de diámetro**, los nectarios foliares en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **espigas amentiformes**, el eje de la inflorescencia de **8-14 cm**, flores homomórficas; fruto no visto.

Esta especie es similar a *A. callejasii* y *A. lehmanii*. De *A. callejasii* difiere en el mayor número de folíolos por pinna (3-6 en *A. killipii* Vs. 2-3 en *A. callejasii*), en la forma del nectario foliar (cupuliforme en *A. killipii* Vs. crateriforme o orbicular en *A. callejasii*) y en el tipo de inflorescencia (espigas amentiformes en *A. killipii* Vs. racimos laxos en *A. callejasii*).

Las diferencias con *A. lehmanii* incluyen el ápice y la margen de los folíolos (ápice caudado-acuminado y márgenes planas en *A. killipii* Vs. ápice obtusamente acuminado y márgenes levemente revolutas en *A. lehmanii*), el indumento de los folíolos por el envés (glabros en *A. killipii* Vs. pilósulos en *A. lehmanii*) y la forma de los nectarios foliares (cupuliformes en *A. killipii* Vs. pateliformes en *A. lehmanii*).

**Floración:** marzo, mayo, julio, septiembre, noviembre

**Fructificación:** no conocida

**Nombres comunes:** chocho azul (Antioquia); frijolillo (Valle). **Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 961-2.500 m s.n.m.

**Distribución general:** Colombia, Ecuador, Perú

**Distribución departamental:** Antioquia, Quindío, Risaralda, Santander, Tolima, Valle

**Regiones naturales en Colombia:** región andina (subregiones XVII, XXI, XXII, XXIII, XXVII)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-PM; bmh-MB; bmh-PM; bms-T; bs-T

**Bioma:** zonobioma alterno higrico o subxerofítico tropical del Valle del Cauca; orobioma medio de los Andes; orobioma bajo de los Andes

**Especímenes representativos para Colombia:** ANTIOQUIA: municipio de Medellín, Las Palmas, el Peñasco, sitio Manantial, 06°13.2' N- 75°32.8' W, 2330 m, 9 Mar 1990, *J. Betancur, O. Marulanda & Grupo de Postgrado Ing. Ambiental 1786* (HUA, MO, NY). QUINDÍO: municipio de Filandia, vereda Bambuco alto, finca La Esperanza, 1780 m, 30 Jul 1987, *G. Arbeláez, C. Vélez, R. Suárez, N. Carvajal, J. Uribe & I. García 2195* (COL, MO). SANTANDER: municipio de Floridablanca, 1800 m, 25 Nov 2009, *A. Avila, Y. González & S. Angel 1349* (COL). TOLIMA: municipio de San Antonio, vereda La Argelia,

2400 m, 3 Nov 2007, *M.G. Maya Mejía 1* (COL). VALLE: Cali, San Antonio, Sep 2011, *W.G. Vargas 23720* (COL).

**11. *Abarema laeta*** (Benth.) Barneby & J.W. Grimes, *Mem. New York Bot. Gard.* 74(1): 79. 1996. *Pithecellobium laetum* Benth. *London J. Bot.* 3: 203. 1844, como "*Pithecolobium*". Tipo: [BRASIL]. *Crescit cum praecedente*, Maynas in sylvis minus densis circum Yurimaguas Brazil, Apr 1831, *Poeppig D. 2367* (Holótipo: W!; Isótipos: B† en F [foto]! [y fragmento]!, OXF, W!). Figuras 1D y S3c, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2630>.

*Inga laeta* Poepp., *Nov. Gen. Sp. Pl.* 3: 80. 1845. Tipo: [PERU. Loreto]. *Crescit in sylvis provinciae Maynas circum Yurimaguas. Aprili florebat. Ejemplar tipo no citado.*

*Feuillea laeta* (Benth.) Kuntze, *Revis. Gen. Pl.* 1: 188. 1891.

*Klugiodendron laetum* (Benth.) Britton & Killip, *Ann. New York Acad. Sci.* 35(3): 126. 1936

*Klugiodendron umbrianum* Britton & Killip, *Ann. New York Acad. Sci.* 35(3): 126. 1936. Tipo: COLOMBIA. Comisaría del Putumayo: Umbria, 0°54'N, 76°10'W, 325 m, Dec 1930, *G. Klug 1865* (Holótipo: NY!; Isótipos: A!, F!, GH!, K!, MICH!, MO!, S!, US!).

Arbusto o arbolito, de 2-5 m de alto, indumento pilósulo o puberulento en ramas, ráquises foliares e inflorescencias; hojas de 2-13 cm de longitud, **1-2 pares de pinnas**, pinnas 4,5-27 mm, **un (1) par de folíolos por pinna**, folíolos más grandes de 8,7-20 x 3,4-8 cm, **ovados u ovado-lanceolados**, en ocasiones elípticos, más anchos en la mitad proximal, glabros por el haz y el envés, ocasionalmente la margen ciliolada; nectarios foliares ubicados por debajo de la mitad del peciolo e inmediatamente por debajo de cada par de folíolos, levemente convexos y angostamente **elípticos**, de **1,5-4,3 mm de diámetro en su eje mayor**, los nectarios foliares entre los folíolos mucho más pequeños; inflorescencia subcapitada o en racimos cortos **capituliformes**, pedúnculos 2.8-7 cm de largo, el receptáculo floral menor o igual a 6,5 mm de largo, flores dimórficas, la flor terminal más grande que las periféricas; fruto oblongo, falcado a recurvado, glabro, de 5-18 cm de largo, 1,5-2,5 cm de ancho.

Cuando no se cuenta con las inflorescencias, *A. laeta* puede resultar similar a *A. callejasii* y a *A. killipii*, con las cuales comparte un aspecto similar del follaje, aunque en este último aspecto es una especie distintiva por los ápices de los folíolos largos y caudados y la parte proximal de la base de los folíolos (cerca al peciolo) con las márgenes usualmente revolutas. En flor es fácil distinguirlas porque *A. laeta* posee inflorescencias capituliformes mientras que *A. callejasii* y *A. killipii* presentan inflorescencias racemosas y espigadas, respectivamente. El fruto de *A. laeta* es también un rasgo distintivo, ya que el endocarpio es de un color carmesí oscuro con apariencia pubescente y casi velutina.

Vegetativamente, *A. laeta* se distingue de *A. callejasii* por el número de pares de folíolos por pinna (1 en *A. laeta*, 2-3 en *A. callejasii* y 3-6 en *A. killipii*), por el tamaño de



los folíolos (*A. laeta*: 8,7-20 cm de longitud; *A. callejasii*: 6-14 cm de longitud; *A. killipii*: 9-15 cm de longitud), por la forma de los folíolos (ovados u ovado-lanceolados en *A. laeta* Vs. ovados en *A. callejasii* y *A. killipii*), y por la forma de los nectarios foliares (elípticos y levemente convexos en *A. laeta* Vs. crateriformes u orbiculares en *A. callejasii* y cupuliformes en *A. killipii*).

**Floración:** todo el año **Fructificación:** todo el año

**Nombres comunes:** canelo (Antioquia); fierrito (Meta).

**Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 67-1.670 m s.n.m.

**Distribución general:** Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Perú, Surinam, Venezuela

**Distribución departamental:** Amazonas, Antioquia, Caquetá, Meta, Putumayo, Vaupés

**Regiones naturales en Colombia:** región de la Amazonia (subregiones I, II, III, IV, VII, VIII, XI, XII). Región andina (subregiones XXI, XXVIII, XXX). Región de la Orinoquia (subregiones XXXVII, XXXVIII)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-T; bmh-PM; bmh-T; bp-MB; bp-PM

**Bioma:** peinobioma de la Amazonia-Orinoquia; helobioma de la Amazonia-Orinoquia; litobioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia; orobioma de La Macarena; orobioma bajo de los Andes

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: PNN Amacayacu, centro administrativo Amacayacu INDERENA, a la orilla del río Amacayacu, 03°47' S- 40°15' W, 100 m, 13 Abr 1991, *J. Pipoly 15344* (MO, U, US). ANTIOQUIA: Remedios, carretera Puerto Berrío, Chorro de Lágrimas, 9 a 12 Feb 1990, *G. Mahecha, G. Jiménez, C. Alonso & P. Giraldo 6491* (UDBC). CAQUETÁ: Solano, Araracuara, margen izquierda río Caquetá, troche hacia el río Yará, 1 May 1988, *M. Torres 1102* (COAH). META: Cordillera La Macarena, extremo nordeste, macizo Renjifo, faldas orientales, 02°51'13" N- 73°56'37" W, 600-1300 m, 30 Dic a 5 Ene 1951, *J.M. Idrobo & R.E. Schultes 932* (MO, NY, U, US). PUTUMAYO: municipio de Mocoa, corregimiento de San Antonio, vereda Alto Campucana, finca La Mariposa, 1350-1420 m, 20 Abr a 1 May 1994, *J.L. Fernández, A. Camero, Z. Marín & E. Mesa 11050* (COAH, COL, NY). VAUPÉS: along portage trail between ríos Vaupés and Apaporis, on upper Caño Pirandira (tributary of Río Tuy) and Caño Mirití (tributary of Río Kananarí of the Apaporis), 7 Sep 1976, *J.L. Zarucchi 2086* (COAH, COL, MO, US).

**12. *Abarema lehmannii*** (Britton & Rose ex Britton & Killip) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 88. 1996. *Punjuba lehmannii* Britton & Rose ex Britton & Killip, Ann. New York Acad. Sci. 35(3): 127. 1936. Tipo: [COLOMBIA]. Popayán [Popayán], 1600-2000 m, *Lehmann B.T. 364* (Holótipo: NT! en US [fragmento]!; Isótipos: A!, GH!, K!). Figuras 1E y S3d, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2630>.

*Pithecellobium popayanense* C. Barbosa, *Caldasia* 15(71-75): 192. 1986., nom. nov. pro *Punjuba lehmannii* Britton & Rose ex Britton & Killip, Annals N. Y. Acad. Sc., 35(3): 127. 1936, non *Pithecellobium lehmannii* Harms, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 92. 1921.

Arbusto o árbol, de 4-20 m de alto, indumento pilósulo y denso en ramas jóvenes, ráquises foliares e inflorescencias; hojas de 1,5-8,5 cm de longitud, **1-2 pares de pinnas**, pinnas de 4-19 cm, **3-6 pares de folíolos** por pinna, folíolos más grandes de (4-)5-9(-11) x 3-7 cm, **ovados o elípticos**, glabros por el haz y pilósulos por el envés, discoloros, cartáceos, margen levemente revoluta; nectarios foliares ubicados entre el primer o último par de pinnas y entre los pares de folíolos, **pateliformes** a levemente cóncavos, de **0,5-2 mm de diámetro**; inflorescencia en **espigas densas**, pedúnculos de 1,3-4 cm de largo, raquis floral de 5,8-13,5 cm de largo, flores homomórficas; fruto linear y undulado, enrollado formando un círculo, glabro, de 10-18 cm de largo, de 0,8-1,7 cm de ancho.

Morfológicamente, *Abarema lehmannii* se relaciona con *A. josephi*, *A. killipii* y *A. callejasii*. Difiere de *A. josephi* levemente en los folíolos terminales más grandes en *A. lehmannii* ((4-)5-9(-11) Vs. 4-6,5 cm en *A. josephi*), glabros por el haz (Vs. estrigulosos en *A. lehmannii*) y por los nectarios foliares pateliformes en *A. lehmannii* (Vs. cupuliformes y orbiculares en *A. josephi*).

De *A. killipii* se distingue por el tamaño de los folíolos terminales ((4-)5-9(-11) cm en *A. lehmannii* Vs. 9-15 cm en *A. killipii*), por las márgenes levemente revolutas de los folíolos (planas en *A. killipii*), por los folíolos pilósulos por el envés (Vs. glabros por el envés en *A. killipii*) y por los nectarios foliares pateliformes en *A. lehmannii* Vs. cupuliformes en *A. killipii*.

La otra especie colombiana de *Abarema* con inflorescencias elongadas, *A. callejasii*, se diferencia por el número de pares de folíolos por pinna (3-6 en *A. lehmannii* Vs. 2-3 en *A. callejasii*), por los folíolos con márgenes levemente revolutas en *A. lehmannii* (Vs. planas en *A. callejasii*) y con indumento pilósulo por el envés (Vs. glabros en *A. callejasii*), por los nectarios foliares pateliformes en *A. lehmannii* (Vs. crateriformes u orbiculares en *A. callejasii*), por las inflorescencias espigadas en *A. lehmannii* (Vs. racemosas en *A. callejasii*) y, por último, por la legumbre falcada de *A. callejasii* Vs. enrollada y formando un círculo en *A. lehmannii*.

**Floración:** todo el año

**Fructificación:** enero, febrero, marzo, abril, mayo, junio, agosto, noviembre

**Nombres comunes:** churimo (Antioquia); cedrillo (Santander)

**Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 1.000-2.500 m s.n.m.

**Distribución general:** endémica de Colombia

**Distribución departamental:** Antioquia, Caldas, Cauca, Meta, Norte de Santander, Quindío, Santander, Tolima, Valle

**Regiones naturales en Colombia:** región andina (subregiones XIII, XV, XVII, XXI, XXII, XIX, XXIII, XXVI, XXVII, XXIX)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-MB; bh-PM; bmh-MB; bmh-PM; bp-MB; bs-PM

**Bioma:** zonobioma alterno higrico o subxerofítico tropical del Valle del Cauca; zonobioma alterno higrico o subxerofítico tropical del Alto Magdalena, orobioma medio de los Andes; orobioma bajo de los Andes

**Especímenes representativos para Colombia:** ANTIOQUIA: municipio de Caldas, vereda La Corrala, finca La Zarza, 06°05'11" N- 75°36'55" W, 2440 m, 14 Abr 1987, *L. Albert de Escobar & M.P. Velásquez 7522* (F, HUA, MO, U, US). CALDAS: Manzanares, cerro Guadalupe, Jul 1990, *G. Mahecha & L. Rossel 1453* (UDBC). META: Villavicencio, Llanos de San Martín, Apiay, 2100 m, Sin fecha, *J.J. Triana s.n.* (COL). NORTE DE SANTANDER: municipio de Ocaña, 1700 m, Abr 1998, *W.G. Vargas 6098* (COL). QUINDÍO: municipio de Córdoba, vereda La Española, finca El Roble, finca La Guajira, borde quebrada La Española, 2260 m, 28 Feb 1997, *M.C. Vélez, D. Macias, N. Rivera & E. Florez 6662* (COL). SANTANDER: Encino, vereda Minas, sitio El Recreo, 2450 m, 17 Ene 2004, *A. Cancho 1* (UDBC). TOLIMA: municipio de Santa Isabel vereda Santa Isabel, finca Berlín, 2165 m, 5 Ago 1980, *J.M. Idrobo, A.M. Cleef, O. Rangel & S. Salamanca 10602* (COL). VALLE: Cali, finca Zingara, km 18 de la carretera Cali-Buenaventura, km 4, vía a Dapa, corregimiento de La Elvira, Cordillera Occidental, 03°30' N- 76°34' W, 1900 m, 29 Oct 1995, *J.E. Giraldo Gensini & L.O. Agredo 699* (MO, TULV).

**13. *Abarema leucophylla*** (Spruce ex Benth.) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 76. 1996. *Pithecellobium leucophyllum* Spruce ex Benth., Trans. Linn. Soc. London 30(3): 581. 1875, como "*Pithecolobium*". Tipo: [BRASIL]. In sylvis sicci, arenosis flumen Vaupés, Dec 1852, *Spruce 2786* (Holotipo: K!; Isótipos: B† en F [foto]!, BM, BR!, E!, F!, G [2 folios]!, GH!, GOET!, K [2 folios]!, MPU!, NY!, P [2 folios]!, RB [2 folios]!, TCD!). Figuras 1E y S4a, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2631>.

*Feuillea leucophylla* (Spruce ex Benth.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 188. 1891.

Arbusto o arbolito, de 3-5 m de alto, indumento inicialmente puberulento en tallos, ráquises foliares e inflorescencias jóvenes, luego glabro; hojas de 1-12 cm de longitud, **1-3 pares de pinnas**, pinnas de 1,8-8 cm, **1-2(-3) pares de foliolos** por pinna, foliolos más grandes de **3,5-11,5 x 2,5-6,5 cm**, obovados, obovado-elípticos o ampliamente elípticos, más anchos en la mitad distal, glabros por el haz y el envés, coriáceos, **margen levemente revoluta**, ápice obtuso; nectarios foliares ubicados inmediatamente por debajo del primer par de pinnas y en el ápice de las pinnas, **cupulares o pateliformes**, de **1,3-3,5 mm de diámetro**, los nectarios foliares en la parte distal de las pinnas mucho más pequeños;

inflorescencia en **capítulos** en ocasiones organizados en pseudoracimos, el eje primario de la inflorescencia de 6-16 cm, pedúnculos de 1-1,5 cm de largo, el receptáculo floral menor o igual a 5 mm de largo, flores dimórficas, la flor terminal sésil y más grande que las periféricas; fruto linear y oblongo, falcado, glabro, 2,5-6,5 cm de largo, de 0,8-1,7 cm de ancho.

*Abarema leucophylla* es fácilmente distinguible por el aspecto de las hojas y especialmente de los folíolos, tal y como se detalla en la diagnosis. En Colombia las especies con morfología similar a la de *A. leucophylla* son *A. lehmannii*, *A. microcalyx* y *A. laeta*.

De *A. leucophylla* se diferencia por el menor número de pares de folíolos por pinna (1-2(-3) en *A. leucophylla* Vs. 3-6 en *A. lehmannii*), por los folíolos claramente ampliamente elípticos y obovados de *A. leucophylla* (Vs. ovados a elípticos en *A. lehmannii*), con bases asimétricas (*A. leucophylla*) Vs. cuneadas a redondeadas (*A. lehmannii*) y glabros por el envés (pilósulos en *A. lehmannii*). Se distinguen también por la inflorescencia larga y espigada en *A. lehmannii* mientras que en *A. leucophylla* es capituliforme y corta.

Las diferencias morfológicas con *A. microcalyx* incluyen la forma de los folíolos (obovados a obovado-elípticos en *A. leucophylla* Vs. suborbiculares, obovados a ovado-rómbicos en *A. microcalyx*) y por los nectarios foliares cupuliformes o pateliformes en *A. leucophylla* Vs. verruciformes en *A. microcalyx*.

Por último, otra especie morfológicamente similar a *A. leucophylla* en Colombia es *A. laeta*, con la que comparte un aspecto general muy similar (a primera vista en las hojas e inflorescencias), sin embargo, se diferencian en varias características, como el mayor número de pares de pinnas y foliolos por pinna y la mayor longitud de las pinnas en *A. leucophylla* (1-3 pares de pinnas, 1-2(-3) pares de foliolos por pinna y pinnas de 1,8-8 cm de largo Vs. 1-2 pares de pinnas, 1 par de foliolos por pinna y pinnas de 0,45-2,7 cm en *A. laeta*), por los foliolos mayormente obovados en *A. leucophylla* Vs. ovados en *A. laeta*, por los nectarios foliares cupulares o pateliformes en *A. leucophylla* Vs. elípticos en *A. laeta*, y por los pedúnculos de la inflorescencia y el fruto más cortos en *A. leucophylla* (pedúnculos 1-1.5 cm de largo Vs. 2.8-7 cm de largo en *A. laeta*; frutos 2,5-6,5 cm de largo Vs. 5-18 cm en *A. laeta*).

**Floración:** todo el año **Fructificación:** todo el año

**Nombres comunes:** Gadyadyao, Güachavogüa, Jigaicuary+noó, Maraganoo (Amazonas) **Usos:** fruto comestible (Amazonas)

**Distribución altitudinal:** 75-300 m s.n.m.

**Distribución general:** Brasil, Colombia, Venezuela

**Distribución departamental:** Amazonas, Caquetá, Guainía, Vaupés

**Regiones naturales en Colombia:** región de la Amazonia (subregiones I, IV, V, VII, VI, X, XII)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-T; bmh-PM; bmh-T

**Bioma:** peinobioma de la Amazonia-Orinoquia; helobioma de la Amazonia-Orinoquia; litobioma de la Amazonia-Orinoquia; zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: río Apaporis, Jirijirimo, 250 m, 26 Nov 1951, *H. García-Barriga 13758* (COL, NY, US). CAQUETÁ: Solano, region Araracuara, sector Chiribiquete, río Yaviyari, 18 Nov 2010, *F. Castro 10102* (COAH). GUAINÍA: Caño Colorado, aeropuerto La Esperanza, 02°12' N- 68°22' W, 150 m, 15 Abr 1993, *C. Barbosa & S. Madriñán 8451* (COL, GH, MO). VAUPÉS: Mitú and vicinity, along río Vaupés at Circasia, 01°15'40" N- 70°13'06" W, 13 Sep 1976, *J.L. Zarucchi 2031* (COL, MO, US).

**Barneby & Grimes** (1996) proponen dos variedades de *A. leucophylla*: *A. leucophylla* var. *leucophylla* y *A. leucophylla* var. *vaupesensis*, esta última con distribución restringida al departamento del Vaupés en Colombia. Sin embargo, después de estudiar los ejemplares disponibles, en esta sinopsis se sigue la circunscripción adoptada en **Forero & Romero** (2009), que considera a *A. leucophylla* como una especie sin categorías infraespecíficas, ya que los ejemplares examinados no pueden diferenciarse con base en los caracteres propuestos por **Barneby & Grimes** (1996; p. 77). En efecto, en el material colombiano ambas variedades pueden ser arbustos, arbolitos o árboles que no sobrepasan los 5 metros; de igual forma, las dimensiones del cáliz y la corola se superponen de una variedad a otra.

**14. *Abarema macradenia*** (Pittier) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 57. 1996. *Pithecellobium macradenium* Pittier, Contr. U.S. Natl. Herb. 20(12): 465. 1922, como "*Pithecolobium*". Tipo: PANAMA. Monte Lirio, Canal Zone, 6 May 1912, *E.D. Christopherson 196* (Holótipo: US!; Isótipos: NY!, US!). Figura 1E.

*Samanea macradenia* (Pittier) Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23(1): 35. 1928

Árbol, de 18-20 m de alto, indumento puberulento y denso en ramas jóvenes, ráquises foliares e inflorescencias; hojas de 8-27 cm de longitud, **2-6 pares de pinnas**, pinnas más largas de 7,5-14,3 cm, **7-12 pares de foliolos por pinna**, foliolos más grandes de 2,8-5 x 1,2-2,3 cm, **oblongo-elípticos a rómbicos**, glabros por el haz y estrigulosos por el envés, margen levemente revoluta, papiráceos; nectarios foliares **campanulados** ubicados por debajo de la inserción del primer par de pinnas, de **5-15 mm de diámetro, de 4-11 mm de alto**; nectarios foliares adicionales cupuliformes entre algunos pares de pinnas y entre los pares de foliolos distales en las pinnas, estos 0,7-1,1 mm de diámetro; inflorescencia en **racimos capituliformes**, pedúnculos de 4,3-11,2 cm de largo, receptáculo floral menor a 10 mm de largo, flores casi homomórficas, las flores distales sésiles y levemente más grandes; fruto leñoso, linear y fuertemente engrosado sobre las semillas, enrollado formando un círculo, glabro, de 8-13,3 cm de largo, de 1-2,2 cm de ancho.

Especie morfológicamente similar a *Abarema floribunda*. Los caracteres diferenciales entre ambas se citan bajo esta última.

Una imagen de un ejemplar de *A. macradenia* se puede observar en: <http://sweetgum.nybg.org/science/vh/specimen-details/?irn=1613202>

**Floración:** octubre **Fructificación:** octubre

**Nombres comunes:** guamillo (Chocó) **Usos:** maderable, como alimento de la fauna (Chocó)

**Distribución altitudinal:** 20-251 m s.n.m.

**Distribución general:** Colombia, Costa Rica, Ecuador, Nicaragua, Panamá

**Distribución departamental:** Chocó, Valle

**Regiones naturales en Colombia:** región del Pacífico (subregiones XXXIX, XL)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bmh-PM; bp-PM

**Bioma:** zonobioma húmedo tropical del Pacífico-Atrato; orobioma del Baudó-Darién

**Especímenes representativos para Colombia:** CHOCÓ: municipio de Acandí, bahía Sapzurro, camino Sapzurro-Capurganá-Alto El Parao, 08°38'47" N- 77°21'58.9" W, 18 Oct 2005, *S.E. Hoyos-Gómez, A. Upegui, E. Noreña & I. Loaiza 526* (COL). VALLE: Bajo Calima, Juanchaco Palmeras area, ca. 10 km NW of Buenaventura, 03°56' N- 77°08' W, 16 Abr 1987, *A. Gentry, M. Monsalve & D. Faber-Langendoen 56959* (NY).

**15. *Abarema microcalyx*** (Spruce ex Benth.) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 63. 1996. *Pithecellobium microcalyx* Spruce ex Benth., Trans. Linn. Soc. London 30(3): 582. 1875, como "*Pithecolobium*", y en Martius, Fl. Bras. 15(2): 434. 1876. Tipo: [BRASIL]. Habitat prov. do Alto Amazonas ad Rio Negro prope S. Gabriel, May 1852, *Spruce 2288*; in silvis Capoeiras ad Rio Uaupés, Nov 1852, *Spruce 2743* (Lectótipo: *Spruce 2288*, K! [designado en Barneby & J.W. Grimes, loc. cit. p. 64]; Parátipos: *Spruce 2743*, B† en F [foto]!, BR!, K!, P!). Figura 1F.

*Feuilleea microcalyx* (Spruce ex Benth.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 188. 1891

Árbol, de 5-20 m de alto, indumento puberulento y denso, luego tornando a glabro, en ramas jóvenes, ráquises foliares e inflorescencias; hojas de 1-9 cm de longitud, **1-3 pares de pinnas**, pinnas más largas de 3-8,5 cm, **1-4 pares de foliolos por pinna**, foliolos más grandes de 3,8-8,5 x 2,5-4,3 cm, **suborbiculares, obovados, ovados a ovado-rómbicos, más anchos en la mitad distal**, glabros por el haz y el envés, cartáceos, margen levemente revoluta; nectarios foliares ubicados entre o levemente por debajo del primer par de pinnas, entre algunos pares de pinnas y, ocasionalmente, en el ápice de las pinnas, **verruciformes** con abertura poriforme, de **1-3 mm de diámetro**, los nectarios foliares en el raquis foliar y en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia en **racimos capituliformes**, pedúnculos de 3,5-7 cm de largo, el receptáculo floral menor a 13 mm de largo, flores homomórficas; fruto linear, enrollado formando un círculo, glabro, de 5-10 cm de largo, de 1-2,8 cm de ancho.

En Colombia *A. microcalyx* incluye una variedad, la variedad típica, *A. microcalyx* var. *microcalyx*.

Las especies morfológicamente similares a *A. microcalyx* son *A. adenophora*, *A. jupunba* y *A. leucophylla*. Los caracteres diferenciales entre éstas y *A. microcalyx* se citan en las discusiones de cada una de ellas.

Una imagen de un ejemplar de *A. microcalyx* se puede apreciar en: <http://www.biovirtual.unal.edu.co/es/colecciones/detail/153494/>

**Floración:** marzo, mayo **Fructificación:** marzo, mayo

**Nombres comunes:** *jequ+m+o* (Amazonas) **Usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 81-200 m s.n.m.

**Distribución general:** Brasil, Colombia, Venezuela

**Distribución departamental:** Amazonas, Guainía, Guaviare, Vaupés

**Regiones naturales en Colombia:** región de la Amazonia (subregiones III, VII, VI, XII)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bh-T; bmh-PM

**Bioma:** litobioma de la Amazonia-Orinoquia; zono-bioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia; helo-bioma de la Amazonia-Orinoquia

**Especímenes representativos para Colombia:** AMAZONAS: Puerto Santander, aprox. 930 m en dirección 240° de la margen derecha bajando del río Caquetá, 22 Jun 1997, *M. Sánchez 4419* (COAH). GUAINÍA: municipio de Inírida, cuenca del río Inírida, caserío de Huesito, carretera Huesito-El Pato, km 5 hasta el km 7, 25 Mar 2005, *R. López & F. Arenas 10253* (COL, UDBC). GUAVIARE: San José del Guaviare, Caño Agua Bonita, 200 m, 6 Mar 1994, *D. Cárdenas, C.H. Rodríguez & G. Trujillo 4362* (COAH). VAUPÉS: Mitú, margen del río Vaupés, Villa Fátima, 28 May 2009, *D. Cárdenas 42491* (COAH).

**16. *Abarema racemiflora*** (Donn. Sm.) Barneby & J.W. Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 90. 1996. *Pithecellobium racemiflorum* Donn. Sm., Botanical Gazette 56(1): 57-58. 1913, como "*Pithecolobium*". Tipo: COSTA RICA. In silvis collinis ad Las Vueltas, Tucurrique, Comarea de Puntarenas, 600-750 m, Feb 1899, *A. Tonduz 13060* (Holótipo: US!; Isótipos: A!, BM!, F!, G [2 folios]!, GH [2 folios]!, LL!, M!, MICH!, MSC!, NY [2 folios]!, P [3 folios]!, US!). Figuras 1F y S4b, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2631>.

*Punjuba racemiflora* (Donn. Sm.) Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23(1): 28-29. 1928

Árbol, de ± 8 m de alto, indumento puberulento y denso en ramitas y hojas jóvenes, luego glabro; hojas de 2-4,5 cm de longitud, **1-2 pares de pinnas**, pinnas más largas de 3,8-9 cm, **2-3 pares de folíolos** por pinna, folíolos más grandes de **9-13,5 x 3,2-5,2 cm, elípticos**, glabros por el haz y el envés, cartáceos; nectarios foliares ubicados entre el primer par de pinnas, algunas veces entre el siguiente par de pinnas y entre algunos pares de folíolos, **levemente cupuliformes o casi obsoletos, de 1-1,2 mm de diámetro**, los nectarios foliares en el raquis de las pinnas mucho más pequeños; inflorescencia

en **racimos laxos**, el eje de la inflorescencia de 20-38 cm, flores homomórficas, pediceladas, **el pedicelo de 3-6,5 mm de largo**; fruto linear y undulado, enrollado formando un círculo, glabro, ca. 13 cm de largo y 1,5 cm de ancho.

Esta especie representa un nuevo registro para la flora de Colombia. Anteriormente, se conocía su rango de distribución solo en Costa Rica, pero nuevas colecciones botánicas han permitido ampliar su cubrimiento geográfico para incluir a Colombia, Ecuador y Panamá en la actualidad.

Entre los individuos de *Abarema* con inflorescencias racemosas, *A. racemiflora* es bien característica por sus racimos largos, con flores esparcidas a lo largo del raquis floral, y por la longitud de los pedicelos florales: los de mayor longitud se han encontrado en las especies que crecen en Colombia. Comparte una morfología similar con *A. callejasii* y *A. killipii*.

Se diferencia de *A. callejasii* por la forma y la consistencia de los folíolos (elípticos y cartáceos en *A. racemiflora* Vs. ovados y papiráceos en *A. callejasii*), por la forma de los nectarios foliares (obsoletos y levemente cupuliformes en *A. racemiflora* Vs. crateriformes u orbiculares en *A. callejasii*) y principalmente por la morfología de la inflorescencia y del fruto, con raquis floral entre 3-7,3 cm de longitud en *A. callejasii* Vs. hasta 15 cm de longitud en *A. racemiflora*, flores esparcidas a lo largo del raquis en *A. racemiflora* (Vs. más densamente agregadas en *A. callejasii*), por la longitud del pedicelo floral (*A. racemiflora*: 3-6,5 mm de longitud Vs. *A. callejasii*: 1-2,5 mm de longitud) y por los frutos que son recurvados formando un círculo en *A. racemiflora* Vs. falcados en *A. callejasii*.

Se diferencia de *A. killipii* por el número tanto de pinnas como de folíolos (1-2 pares de pinnas/2-3 pares de folíolos en *A. racemiflora* Vs. 1 par de pinnas/3-6 pares de folíolos en *A. killipii*), por la forma de los folíolos (elípticos en *A. racemiflora* Vs. ovados en *A. killipii*) y por la morfología de la inflorescencia (racemosa, con flores laxas en el raquis y pedicelos florales de hasta 6,5 mm de longitud en *A. racemiflora* Vs. espigadas, amentiformes, con flores densamente arregladas en el raquis y flores sésiles en *A. killipii*).

**Floración:** febrero, agosto

**Fructificación:** agosto

**Nombres comunes y usos:** ninguno registrado hasta el momento

**Distribución altitudinal:** 800-1.950 m s.n.m.

**Distribución general:** Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá

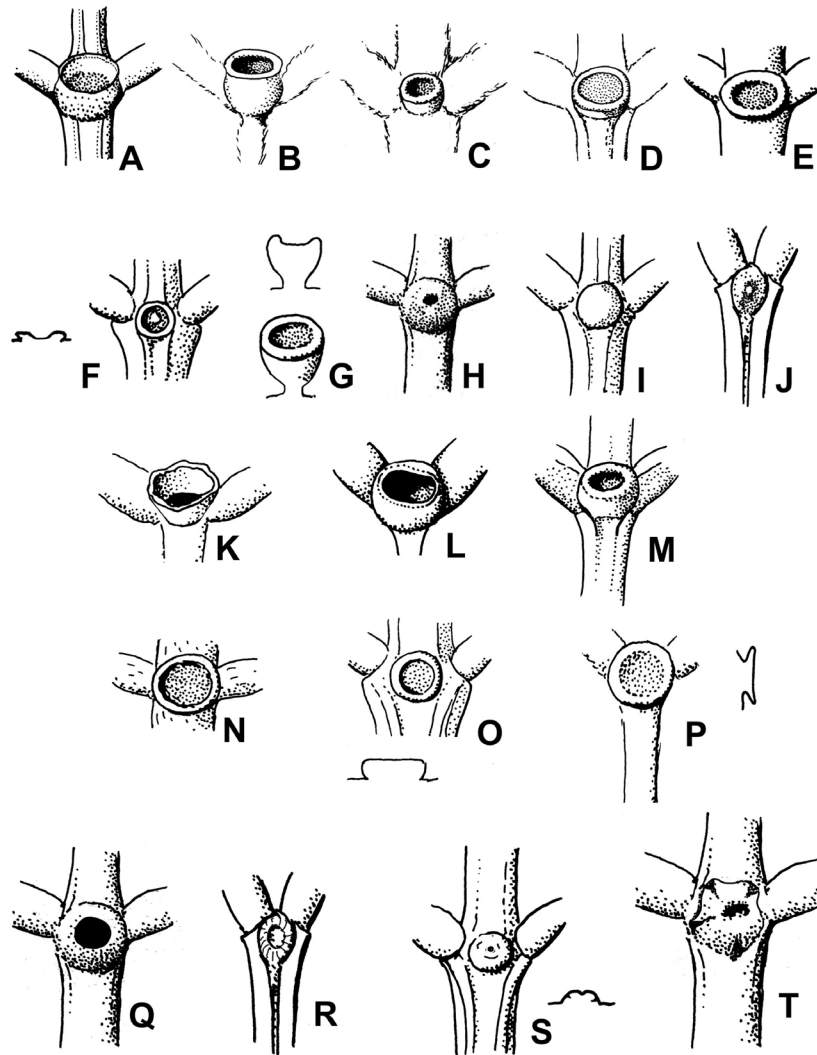
**Distribución departamental:** Antioquia, Valle

**Regiones naturales en Colombia:** región andina (subregiones XXIII, XXVII)

**Tipos de vegetación en Colombia:** bmh-MB; bp-PM

**Bioma:** orobioma bajo de los Andes, orobioma medio de los Andes

**Especímenes representativos para Colombia:** ANTIOQUIA: Frontino, Parque Nacional Natural Las Orquídeas, vereda Venados, quebrada La Manzanares, 06°31' N- 76°18'



**Figura 2.** Tipos de nectarios foliares presentes en las especies colombianas de *Abarema*: A, B. Campanuliformes. C, D. Cupuliformes. E. Cupuliforme-elíptico. F. Cóncavo. G. Crateriforme. H, I, J. Esféricos, convexos. K, L, M. Infundibuliformes. N, O, P. Pateliformes. Q, R. Orbiculares. S, T. Verruciformes. (Ilustración digital por Carolina Romero)

W, 800-1000 m, 1 Feb 1995, *J.J. Pipoly III et al.* 18161 (MO). VALLE: municipio de Versailles, bocatoma acueducto municipal, suroeste de Versailles, 04°34' N- 76°11' W, 1950 m, 12 Ago 1983, *W. Devia 266* (MO, TULV).

### Glosario ilustrado de los tipos de nectarios foliares de las especies colombianas de *Abarema*

**Campanuliforme:** en forma de campana, con un tubo tan largo como ancho y que gradualmente se ensancha hacia el ápice (Figura 2 A-B)

**Cóncavo:** hueco, deprimido, como el área interna de un tazón (Figura 2 F).

**Convexo:** con una superficie redondeada, como la superficie externa de un tazón (Figura 2 I)

**Crateriforme:** como una copa de vino, con una base tubular y angosta y una parte superior cóncava y hemisférica (Figura 2 G)

**Cupuliforme:** en forma de taza o tazón (Figura 2 C-E)

**Elíptico:** ovalado, más ancho hacia la mitad con los dos extremos igualmente redondeados (Figura 2 E)

**Esférico:** en forma de esfera, globular (Figura 2 H-J)

**Infundibuliforme:** en forma de embudo, se ensancha abruptamente desde una parte basal cilíndrica y angosta hasta una parte distal más ensanchada y amplia (Figura 2 K-M)

**Orbicular:** aplanado con una silueta circular (Figura 2 Q-R)

**Pateliforme:** en forma de disco o plato, aplanado, redondeado y más o menos grueso, cóncavo en un lado y convexo en el otro (Figura 2 N-P)

**Verruciforme:** semejante a la forma de una verruga, levemente abultado (Figura 2 S-T)

### Conclusiones

El género *Abarema* Pittier está representado en Colombia por 16 especies, tres de ellas endémicas (*A. callejasii*:

departamentos de Antioquia, Norte de Santander, Quindío, Risaralda y Santander; *A. josephi*: departamentos de Caquetá, Cundinamarca y Meta; y *A. lehmanii*: departamentos de Antioquia, Caldas, Cauca, Meta, Norte de Santander, Quindío, Santander, Tolima y Valle). Dos especies (*A. acreana* y *A. racemiflora*) son nuevos registros para la flora de Colombia. Las especies de *Abarema* se encuentran entre los 0 y los 2.500 m de elevación y se distribuyen en cinco de las seis regiones naturales en que se divide Colombia (exceptuando la región insular): Amazonia, andina, llanura del Caribe, Orinoquia y Pacífico. El mayor número de especies crece en las regiones andina y amazónica (9 y 8 especies, respectivamente). Las especies más ampliamente distribuidas son *A. barbouriana* y *A. jupunba*, las cuales se encuentran en todas las regiones de Colombia, con excepción de las islas de San Andrés y Providencia (región insular) (Tabla S4, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2636>). La floración y la fructificación suceden durante todo el año.

En Colombia, las especies de *Abarema* reciben una gran variedad de nombres comunes (Anexo S2, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2642>) y el uso más frecuente que se les da es como maderables, principalmente en los departamentos de Antioquia, Chocó, Santander y Tolima.

*Abarema barbouriana* y *A. jupunba* crecen en elevaciones que van desde el nivel del mar hasta las superiores a los 2.000 m (2.315 m y 2.084 m, respectivamente). Seis especies crecen por encima de los 2.000 m de elevación (*A. barbouriana*, *A. callejasii*, *A. josephi*, *A. jupunba*, *A. killipii* y *A. lehmanii*). Las tres especies con mayor amplitud altitudinal son *A. barbouriana* (amplitud altitudinal: 2.315 m), *A. jupunba* (2.084 m) y *A. josephi* (1.950 m). Las especies que ocupan una amplitud altitudinal más reducida (< 200 m) son *A. auriculata* (amplitud altitudinal: 109 m), *A. microcalyx* (119 m) y *A. ganymedea* (163 m) (Figura S5, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2632>).

Los departamentos con mayor número de especies de *Abarema* son Antioquia (9 especies); Amazonas, Caquetá y Valle (8 especies cada uno) y Vaupés (7 especies), en tanto que los departamentos en los que aún no se han registrado especies son Atlántico, Bolívar, Cesar, La Guajira, Huila, Magdalena, Nariño, San Andrés y Providencia y Sucre (muchos de ellos ubicados en zonas áridas y de bosque seco tropical en la llanura del Caribe). Por otra parte, *A. jupunba* y *A. barbouriana* presentan la más amplia distribución por departamentos, registrándose en 16 y 13 departamentos, respectivamente, del total de 32 en el país.

En el país, la mayoría de las especies de *Abarema* se encuentran ocupando el gran bioma de bosque húmedo tropical, con excepción de *A. killipii*, que se distribuye también en áreas de bosque seco tropical en el Valle del Cauca, y *A. lehmanii*, que ocupa zonas de bosque seco pre-montano en el Alto Magdalena. La zona de vida de bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) registra el

mayor número de especies de *Abarema* (14 especies). Como es característico de la distribución general del género, las especies de *Abarema* prefieren zonas de bosques húmedos y pluviales, y muy pocas especies (*A. killipii* y *A. lehmanii*) crecen en zonas de bosques secos (la primera en bosque muy seco tropical y bosque seco tropical y la segunda en bosque seco premontano) (Tabla S5, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2637>).

Los biomas con mayor representación de especies son el helobioma de la Amazonia-Orinoquia y el orobioma bajo de los Andes (con 9 especies cada uno), el zonobioma húmedo tropical de la Amazonia-Orinoquia y el litobioma de la Amazonia-Orinoquia (cada uno con 8 especies), el orobioma medio de los Andes (con 7 especies) y, por último, el zonobioma húmedo tropical del Pacífico-Atrato (con 6 especies). Los zonobiomas alternos higróicos o subxerófitos tropicales del Valle del Cauca y del Alto Magdalena presentan solamente una especie (*A. killipii* y *A. lehmanii*, respectivamente) (Tabla S6, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2638>).

En un futuro sería importante realizar expediciones botánicas a áreas poco exploradas que probablemente albergan especies de *Abarema*. Dichas áreas se concentran principalmente en la región andina e incluyen el Magdalena Medio, la vertiente magdalenense de la Cordillera Oriental, la Cordillera Central meridional, el Alto Magdalena, áreas en el sector nororiental de la Cordillera Occidental y en el sector norte de las estribaciones occidentales de la Cordillera Occidental.

### Conflicto de intereses

La autora no tiene ningún conflicto de intereses.

### Agradecimientos

La autora expresa sus agradecimientos a los distintos curadores de los herbarios consultados, por permitir el acceso a las colecciones de *Abarema* (especialmente en los herbarios COL y MO) y a los revisores por los oportunos comentarios al manuscrito. Asimismo, a todos y cada uno de los recolectores de los ejemplares de *Abarema* en Colombia, sin los cuales la preparación de esta sinopsis no hubiera sido posible.

---

## Material suplementario

---

**Figura S1.** a. *Abarema acreana* (J.F. Macbr.) L. Rico (*Gentry et al.* 40226). b. *Abarema adenophora* (Ducke) Barneby & J.W. Grimes (*Gentry et al.* 53705). c. *Abarema auriculata* (Benth.) Barneby & J.W. Grimes (*Schultes & Cabrera* 13285). d. *Abarema barbouriana* (Standl.) Barneby & J.W. Grimes var. *arenaria* (Ducke) Barneby & J.W. Grimes (*Barbosa & Madriñán* 8358). Vea la figura S1 en: <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/793/2628>

**Figura S2.** a. *Abarema barbouriana* (Standl.) Barneby & J.W. Grimes var. *barbouriana* (*Cogollo et al.* 4099). b. *Abarema callejasii* Barneby & J.W. Grimes (*Daly & Betancur* 5935). c. *Abarema floribunda* (Spruce ex Benth.) Barneby & J.W. Grimes

(Cárdenas & Ramírez 2739). **d.** *Abarema jupunba* (Willd.) Britton & Killip. var. *jupunba* (Lawrance 461). Vea la figura S2 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2629>

**Figura S3. a.** *Abarema jupunba* (Willd.) Britton & Killip. var. *trapezifolia* (Vahl) Barneby & J.W. Grimes (*Davidse & Llanos* 5332). **b.** *Abarema killipii* (Britton & Rose ex Britton & Killip) Barneby & J.W. Grimes (*Zarucchi et al.* 5842). **c.** *Abarema laeta* (Benth.) Barneby & J.W. Grimes (*Pipoly* 15344). **d.** *Abarema lehmannii* (Britton & Rose ex Britton & Killip) Barneby & J.W. Grimes (*Albert de Escobar & Giraldo* 5150). Vea la figura S3 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2630>

**Figura S4. a.** *Abarema leucophylla* (Spruce ex Benth.) Barneby & J.W. Grimes (*Barbosa & Madriñán* 8450). **b.** *Abarema racemiflora* (Donn. Sm.) Britton & Rose (*Devia* 266). Vea la figura S4 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2631>

**Figura S5.** Amplitud altitudinal de las especies de *Abarema* que crecen en Colombia. Vea la figura S5 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2632>

**Tabla S1.** Cronología de la sistemática del género *Abarema* Pittier. Vea la tabla S1 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2633>

**Tabla S2.** Regiones y subregiones naturales de Colombia con su numeral correspondiente como aparece citado en el texto. Vea la tabla S2 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2634>

**Tabla S3.** Definición de los tipos de Biomas presentes en Colombia (según IDEAM et al., 2007 y Galeano, 2016) y mencionados en este texto. Vea la tabla S3 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2635>

**Tabla S4.** Distribución general de las especies de *Abarema* en las diferentes regiones naturales de Colombia. Vea la tabla S4 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2636>

**Tabla S5.** Zonas de Vida o Formaciones Vegetales ocupadas por las especies de *Abarema* en Colombia. Las Zonas de Vida corresponden a las adaptadas por Espinal y Montenegro (1963) con base en el sistema de Holdridge (1967). Vea la tabla S5 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2637>

**Tabla S6.** Distribución de las especies de *Abarema* en Colombia por Grandes Biomas, Biomas y Zonas de Vida. Vea la tabla S6 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2638>

**Anexo S1.** Lista Numérica de los Taxa. Vea el anexo S1 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2641>

**Anexo S2.** Listado de Nombres Comunes. Vea el anexo S2 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2642>

**Anexo S3.** Lista de Ejemplares Examinados. Vea el anexo S3 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/793/2643>

## Referencias

Barneby, R.C. & Grimes, J.W. (1996). Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring. A Generic System for the Synandrous Mimosaceae of the Americas. Part I. *Abarema*, *Albizia*, and Allies. Mem. New York Bot. Gard. **74** (1): 1-292.

Bässler, M. (1998). Mimosaceae. Fl. Repúbl. Cuba, ser. A, Pl. Vasc. **2**: 1-202.

Bentham, G. (1844). Notes on Mimoseae, with a Synopsis of Species. London J. Bot. **3**: 82-112, 195-226.

Bentham, G. (1875). Revision of the Suborder Mimoseae. Trans. Linn. Soc. London. **30** (3): 335-664, tab. 66-70.

Britton, N.L. & Killip, E.P. (1936). Mimosaceae and Caesalpinaceae of Colombia. Ann. New York Acad. Sci. **35** (3): 101-208.

Britton, N.L. & Rose, J.N. (1928). Mimosaceae. N. Amer. Fl. **23**: 1-194.

Brown, G.K. (2008). Systematics of the tribe Ingeae (Leguminosae-Mimosoideae) over the past 25 years. Muelleria. **26** (1): 27-42.

Burkard, R.K. (1985). Geodesy for the Layman. National Oceanic and Atmospheric Administration, U.S. Department of Commerce. 1-96.

Burkart, A. (1964). Leguminosae nuevas o críticas, VI. Darwiniana. **13** (2-4): 428-448.

Espinal, L.S. & Montenegro, E. (1963). Formaciones vegetales de Colombia y mapa ecológico (cuatro planchas). Departamento Agrológico, Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", República de Colombia. 1-201.

Forero, E. & Romero, C. (2009). Sinopsis de las Leguminosae: Mimosoideae de Colombia. En E. Forero. (Editor), Estudios en Leguminosae Colombianas II (9-235). Biblioteca José Jerónimo Triana No. 21. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

Galeano, G. (2016). Vegetación Natural de Colombia. En R. Bernal, S.R. Gradstein, M. Celis. (Eds.), Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Volumen I. Capítulos Introductorios – Líquenes a Lythraceae. Universidad Nacional de Colombia Sede Bogotá, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, D.C., Colombia. p. 71-113.

Gentry, A.H. (1986). Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. Caldasia. **15**: 71-91.

Grimes, J.W. (1995). Generic relationships of Mimosoideae tribe Ingeae, with emphasis on the New World *Pithecellobium*-complex. En M.D. Crisp, J.J. Doyle. (Eds.), Advances in Legume Systematics, part 7: Phylogeny. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 101-121.

Holdridge, L.R. (1967). Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 1-206.

IDEAM, IGAC, IAvH, Invenmar, I. Sinchi, IIAP. (2007). Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon von Neumann (IIAP), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (Invenmar) e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá, D.C. 1-285.

Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). (1962). Mapa ecológico según la clasificación de formaciones vegetales del mundo de L. R. Holdridge. Escala 1:1.000.000. Cuatro Planchas. Departamento Agrológico, Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", República de Colombia.

Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). (1997). Mapa de regiones naturales de Colombia. Escala 1:5.000.000. SIGAC. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá. Fecha de consulta: marzo a noviembre de 2018. Disponible en: <http://www2.igac.gov.co/ninos/UserFiles/Image/Mapas/regiones%20naturales.pdf>

Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). (2011). Geografía de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá. 1-368.

- Iganci, J.R.V. & Morim, M.P.** (2009). *Abarema* (Leguminosae, Mimosoideae) no estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguesia*. **60**: 581-594.
- Iganci, J.R.V. & Morim, M.P.** (2012). *Abarema* (Leguminosae, Mimosoideae) in the Atlantic Domain, Brazil. *Bot. J. Linn. Soc.* **168**: 473-486.
- Iganci, J.R.V. & Morim, M.P.** (2015). *Abarema*. En Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Fecha de consulta: marzo a noviembre de 2018. Disponible en: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB22756>
- Iganci, J.R.V., Soares, M.V., Guerra, E., Morim, M.P.** (2016). A preliminary molecular phylogeny of the *Abarema* alliance (Leguminosae) and implications for taxonomic rearrangement. *Int. J. Plant Sci.* **177** (1): 34-43.
- Kostermans, A.** (1954). A monograph of the Asiatic, Malaysian, Australian, and Pacific species of Mimosaceae, formerly included in *Pithecolobium* Mart. *Bull. Org. Sci. Res. Indonesia*. **20** (11): 1-122.
- Lewis, G.P. & Rico Arce, L.** (2005). Tribe Ingeae. En G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. (Editores), *Legumes of the World*. The Royal Botanic Gardens, Kew. p. 193-213.
- Mohlenbrock, R.H.** (1963). Reorganization of genera within Tribe Ingeae of the mimosoid Leguminosae. *Reinwardtia*. **6**: 429-447.
- Neill, D.A., Klitgaard, B.B., Lewis, G.P.** 1999. Fabaceae. En P.M. Jørgensen, S. León-Yáñez. (Editors), *Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 75. Missouri Botanical Garden, St. Louis. p. 468-484.
- Nielsen, I.** (1981). Ingeae. En R.M. Polhill, P. Raven. (Editors). *Advances in Legume systematics pt. 1*. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 173-190.
- Pittier, H.** (1927). *Arboles y arbustos del orden de las Leguminosae. I. Mimosaceae*. Tipografía Americana, Caracas. 1-229.
- Polhill, R.M.** (1994). Classification of the Leguminosae and complete synopsis of legume genera. En F.A. Bisby, J. Buckingham, J.B. Harborne. (Editors). *Phytochemical dictionary of the Leguminosae (xxxv-lvii)*. Chapman and Hill, Cambridge.
- Ramírez-Santos, A. (Editor)**. (2004). *Gran Atlas y Geografía de Colombia*. Círculo de Lectores. 1-224.
- Rico-Arce, M. de L.** (1999). New combinations in Mimosaceae. *Novon*. **9** (4): 554-556.
- The Legume Phylogeny Working Group (LPWG)**. (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*. **66** (1): 44-77.
- Thiers, B.** (Continuously updated). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Fecha de consulta: marzo a noviembre de 2018. Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Ulloa-Ulloa, C., Acevedo-Rodríguez, P., Beck, S., Belgrano, M. J., Bernal, R., Berry, P. E., Brako, L., Celis, M., Davidse, G., Forzza, R. C., Gradstein, S. R., Hokche, O., León, B., León-Yáñez, S., Magill, R. E., Neill, D. A., Nee, M., Raven, P. H., Stimmel, H., Strong, M. T., Villaseñor, J. L., Zarucchi, J. L., Zuloaga, F. O., Jørgensen, P.M.** (2017). An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science*. **358**: 1614-1617.
- von Martius, C.F.P.** (1837). *Herbarium Florae Brasiliensis*. *Flora*. **20** (2. Beibl.): 1-128.
- Zamora Villalobos, N.** (2010). Fabaceae. En B.E. Hammel, M.H. Grayum, C. Herrera, N. Zamora. (Editores), *Manual de Plantas de Costa Rica*. Vol. V. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 119. Missouri Botanical Garden, St. Louis. p. 395-775.



# Diversidad de diatomeas en un sistema fluvial andino: los nutrientes y la conductividad como factores de explicación

## Diversity of diatoms in an Andean fluvial system: nutrients and conductivity as explanation factors

 Jhon Ch. Donato-Rondón

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente a la  
Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 26 de noviembre del 2019

### Resumen

Se utilizaron comunidades de algas bénticas que crecieron durante cuatro semanas en sustratos artificiales para estudiar la estructura de las comunidades de diatomeas y se midieron los cambios de la diversidad durante nueve (9) muestreos mensuales entre octubre de 2007 y enero de 2009 en un tramo de 50 m en el sector medio del río Tota (Boyacá, Colombia), a 2.540 m de altitud. Se determinaron taxonómicamente las especies de diatomeas de la comunidad béntica, se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener [H'] y de Simpson [S] y se evaluaron los cambios durante el muestreo. Así mismo, se midieron las variables hidrológicas y ambientales. La diversidad de especies se incrementó significativamente ( $p \leq 0,05$ ) con las variaciones de fosfatos ( $P-PO_4^{3-}$ ), de nitratos ( $N-NO_3^-$ ) y de flujo ( $L S^{-1}$ ), lo que sugiere que estos factores locales moldearon la diversidad y la estructura de las diatomeas en el tramo. En el análisis de redundancia (*redundancy analysis*, RDA) se evidenció que la conductividad (28 %), los fosfatos (27,5 %), el caudal (11,4 %) y los nitratos (8,0 %) contribuyeron a la varianza. *Melosira varians*, *Navicula rynchocephala* y *Navicula capitatoradiata* se asociaron con altas concentraciones de fosfatos, en tanto que *Achnanthydium minutissimum* y *Nitzschia* sp2, con concentraciones bajas. Las concentraciones altas de nitratos y el caudal se asociaron con *Eunotia minor*, *Nitzschia* sp1 y *Reimeria sinuata*, en tanto que *Epithemia sorex* y *Gomphonema parvulum*, con aguas de alta conductividad y caudales bajos. Los ríos andinos están inmersos en una red que tiene diversos patrones ambientales y físicos y, en ese contexto, el conocimiento de la biodiversidad es la base para la ordenación ambiental de las cuencas y la elaboración de planes de manejo regional de conservación de la biodiversidad.

**Palabras clave:** Colombia; Andes; algas bénticas; arroyo; fosfatos; nitratos; Tota.

### Abstract

This study assessed the diversity and structure of the diatom communities using mature benthic algae communities that grew on artificial substrates for one month. Samples were collected for nine (9) months between October 2007 and January 2009 in a 50 m reach in the middle sector of the Tota River (Boyacá - Colombia) at an altitude of 2,540 m. Changes in the composition were evaluated using taxonomic determinations, as well as Shannon-Wiener [H'] and Simpson diversity indices [S]. These indices showed a significant correlation ( $p \leq 0.05$ ) with phosphates ( $P-PO_4^{3-}$ ), nitrates ( $N-NO_3^-$ ) and flow ( $L s^{-1}$ ) suggesting that these local factors not only shape diversity but also the structure of the diatoms in the reach. The redundancy analysis (RDA) showed that conductivity (28%), phosphates (27.5%), flow rate (11.4%), and nitrates (8.0%) contributed to the variance. *Melosira varians*, *Navicula rynchocephala*, and *Navicula capitatoradiata* were associated with high phosphate concentrations, while *Achnanthydium minutissimum* and *Nitzschia* sp2 with low phosphates. *Eunotia minor*, *Nitzschia* sp1, and *Reimeria sinuata* were associated with high nitrates and caudal, and *Epithemia sorex* and *Gomphonema parvulum*, with high conductivity waters and low caudal. The Andean rivers are immersed in a network of diverse environmental and physical patterns and, in such context, the knowledge of biodiversity is the basis for the environmental management of the basins and the elaboration of regional management plans for the conservation of biodiversity.

**Keywords:** Colombia; Andes; benthic algae; stream; phosphates; nitrates; Tota.

### Correspondencia:

Jhon Ch. Donato-Rondón; [jcdonator@unal.edu.co](mailto:jcdonator@unal.edu.co); **Recibido:** 16 de junio de 2019; **Aceptado:** 8 de octubre de 2019; **Editor:** Sandra Baena

## Introducción

Para predecir los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas es necesario entender los procesos responsables de la generación y mantenimiento de la diversidad en las comunidades biológicas (Ricklefs, 1987). Sin embargo, no existe una completa certidumbre de qué factores afectan la diversidad y la estructura del ensamble de especies. En una escala local los factores que la explican son de carácter biótico (interacciones) o abiótico (luz, nutrientes o estrés hídrico, entre otros), pero a escala regional las restricciones de la dispersión y la colonización pueden ser determinantes (Heino, *et al.*, 2015). En todo caso, a escala local la composición y diversidad de especies (por ejemplo, diatomeas) son el resultado de la interacción entre los rasgos biológicos asociados con la colonización y la dispersión y factores ambientales tales como la hidrología y la química (Potapova & Charles, 2003).

La comprensión de los procesos que explican la diversidad y la dinámica de las comunidades es uno de los enfoques principales de la ecología (Altermatt, 2013; Besemer, *et al.*, 2013). Los índices para estimar la diversidad se emplean tanto para explicar la variabilidad de la composición de las especies como para explorar los patrones espaciales de la diversidad. Así mismo, se aplican para identificar los factores que impactan la biodiversidad de los ecosistemas de agua dulce (Stendera, *et al.*, 2012) y en proyectos de conservación y restauración de ríos (Higgins, *et al.*, 2005).

Los ecosistemas fluviales pueden verse como sistemas con componentes biológicos y físicos que interactúan en una compleja matriz (Parsons & Thoms, 2007). El hábitat físico proporciona la plantilla sobre la que actúa la evolución, de manera que las propiedades físicas influyen en el tipo, la abundancia y la disposición de los conjuntos biológicos (Parsons & Thoms, 2007).

Los ecosistemas fluviales tropicales de montaña albergan una enorme diversidad biológica y contribuyen con un porcentaje apreciable a la escorrentía en todo el mundo (Primack & Ros, 2002; Sabater, 2008). En estos sistemas la marcada variación estacional propia de los sistemas templados es sustituida por una intensa variación altitudinal (Sabater, 2008). Por otra parte, la pendiente es la que regula el caudal, la velocidad del agua y la energía del río. La hidrología regula el transporte de sedimentos, de materia orgánica y de nutrientes, así como la composición de los ensambles biológicos. Por estar ubicados en regiones lluviosas, aumentan el lavado, la meteorización y el arrastre, lo que genera una dinámica rápida e impredecible del flujo (caudal) y de la velocidad de la corriente (Donato & Galvis, 2008).

Estos sistemas de montaña están relacionados con los territorios más densamente ocupados por la población humana y, por lo tanto, cada vez están más expuestos a transformaciones debidas a las dinámicas propias de estos asentamientos (Donato & Sabater, 2014). Estas transformaciones transcurren en zonas relativamente extensas, transportan sedimentos de la cuenca, recogen vertimientos

de aguas residuales, de la agricultura y de la industria, y representan una interfase sensible entre los sistemas terrestres y acuáticos. Dichos procesos intensifican diversos órdenes en el territorio que favorecen la pérdida de la biodiversidad, al igual que reducen la sostenibilidad ambiental (deforestación de la cuenca, disponibilidad y acceso al agua, contaminación química, pérdida de suelos, y eutrofización, entre otros).

En este contexto, en el presente estudio se abordó la pregunta de cómo influyen los factores ambientales en la diversidad de los ensambles de diatomeas, planteándose la posibilidad de que los cambios y su variación mensual estén especialmente asociados con los factores hidrológicos, o bien la diversidad responde a los requerimientos específicos de fosfatos, amonio, nitratos y conductividad.

Dichas predicciones tienen como base lo reportado por Rivera & Donato (2008), Chaparro (2010), Donato, *et al.*, (2010, y 2014), quienes establecieron que los ecosistemas fluviales tropicales andinos mantienen una enorme diversidad biológica y que, además, son sistemas autotróficos cuya estacionalidad hidrológica modifica la diversidad.

En consecuencia, el objetivo general del estudio fue explicar los factores ambientales que subyacen en la variación y respuesta de la diversidad de diatomeas en un arroyo de montaña de los Andes colombianos. La conservación de la biodiversidad en la Tierra exige, entre otras acciones, conservar hábitats naturales o poco alterados (World Wildlife Fund - WWF, 2006). Entender la relación entre la biodiversidad y la variabilidad ambiental es de gran importancia para mitigar el deterioro de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas fluviales (Dudgeon, *et al.*, 2006).

## Métodos

**Área de estudio.** El río (arroyo) Tota es un sistema fluvial de tercer orden localizado en la cordillera oriental colombiana (Boyacá). El arroyo drena una cuenca de 140 km<sup>2</sup> con materiales principalmente de esquistos y arcilla. Cerca del 40 % del área de la superficie de la cuenca se utiliza para la agricultura, la ganadería y la siembra de pasto (Castro & Donato, 2008). Los valores medios mensuales multianuales de temperatura oscilan entre 10,5 a 11,8 °C. El promedio anual de lluvias es de 730,5 mm. El régimen de lluvias bimodal influye en la hidrología del arroyo; los períodos de mayor precipitación ocurren de abril a mayo (97,6 a 87,4 mm mensuales) y de octubre a noviembre (76,7 a 86,1 mm mensuales), y el período de menor precipitación va de diciembre a febrero (26,2 a 26,5 mm mensuales) (Estación El Túnel, IDEAM). El promedio del caudal del río es de 670 L s<sup>-1</sup> (Chaparro, 2010), con valores máximos de mayo a julio y de octubre a noviembre, en tanto que los valores más bajos se presentan de diciembre a marzo (Castro & Donato, 2008). La vegetación ribereña está constituida principalmente por sauces (*Salix nigra*), alisos (*Alnus acuminata*), eucaliptos (*Eucalyptus globulus*) y pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum*).

**Diseño del estudio.** Se llevaron a cabo nueve (9) muestras entre octubre de 2007 y enero de 2009 en un tramo de 50 m de longitud en el sector medio del río Tota, a 2.540 m de altitud (05° 34' 53,04" N, 72° 59' 10,9" O). Se hicieron registros físicos, químicos e hidrológicos en la comunidad de diatomeas.

**Análisis físicos y químicos del agua.** La temperatura (°C), la conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) y el pH  $[\text{H}^+]$  del agua se midieron por triplicado con un sensor YSI modelo 5563-10 MPS. Las medidas de la velocidad del agua ( $\text{ms}^{-1}$ ) se obtuvieron mediante un correntómetro digital Global Water y el caudal ( $\text{L s}^{-1}$ ) se calculó a partir del ancho, la profundidad media y la velocidad del agua. Las muestras de agua para el análisis de nutrientes se mantuvieron a 4 °C y se analizaron para establecer las concentraciones de fosfato ( $\text{mg l}^{-1}\text{PO}_4^{3-}$ ), nitrato ( $\text{mg l}^{-1}\text{NO}_3^-$ ), nitrito ( $\text{mg l}^{-1}\text{NO}_2^-$ ) y amonio ( $\text{mg l}^{-1}\text{NH}_4^+$ ) (Butturini, et al., 2009).

**Análisis de la comunidad de diatomeas.** Se utilizaron sustratos artificiales con el fin de estimar la riqueza y la diversidad de diatomeas. El tiempo de colonización se ajustó al protocolo de Peterson (1987), quien estableció que la capacidad de carga en una comunidad de algas benthicas de un río se alcanza en cuatro semanas. Se adhirieron cerámicas (1,2 x 1,2 cm) a tres placas de concreto y se sumergieron en el río; cada una de ellas se consideró como una réplica. Este montaje se dejó durante un mes en el lecho del río antes de retirar los sustratos (Chaparro, 2010). Las muestras se recolectaron al azar; para el análisis de la comunidad de diatomeas se rasó la biopelícula y se preservó en formalina al 4 %. Las muestras se limpiaron con ácido, se montaron en naphrax, se identificaron y se determinaron taxonómicamente y se contaron las diatomeas (hasta 400 valvas por portaobjeto) con 1000x bajo un microscopio Olympus CX21 (Chaparro, 2010). La identificación de las diatomeas se ajustó a los manuales de Krammer & Lange-Bertalot (1986-2001). Los índices de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y de Simpson (S) se calcularon para estimar la diversidad de la comunidad de diatomeas y para explorar su variación durante el estudio.

**Análisis de datos.** La media aritmética y el coeficiente de variación (CV) se utilizaron como estimadores de la tendencia central y la dispersión de las mediciones. Se estimó la efectividad del esfuerzo de muestreo mediante el programa EstimateS Win 9.1 (Colwell, et al., 2012), utilizando el estimador Jackknife de primer orden, el índice de cobertura de abundancia (*Abundance-based Coverage Estimator*, ACE) y el estimador Chao 1. Mediante el programa estadístico PAST 3.14 se calcularon los índices de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y Simpson (S). Para detectar cambios significativos ( $p \leq 0,05$ ) de las variables abióticas con respecto a los índices de diversidad, se aplicaron análisis ANOVA de un factor mediante el programa SPSS v20.

Los datos ambientales y las estadísticas de la comunidad se transformaron utilizando logaritmos de base 10. Se investigó el grado de relación entre los taxones de diatomeas

más abundantes y las variables ambientales mediante el análisis de redundancia (RDA) utilizando el programa Canoco 4,56 para establecer las relaciones entre dos conjuntos de variables (diatomeas frente a variables ambientales), derivar las estimaciones aplicando ponderaciones a las variables medidas y producir variaciones debidas al efecto del tamaño de muestreo (Thompson, 1984). Se seleccionaron las especies que tuvieron un porcentaje de representatividad mayor o igual al 1 %.

## Resultados

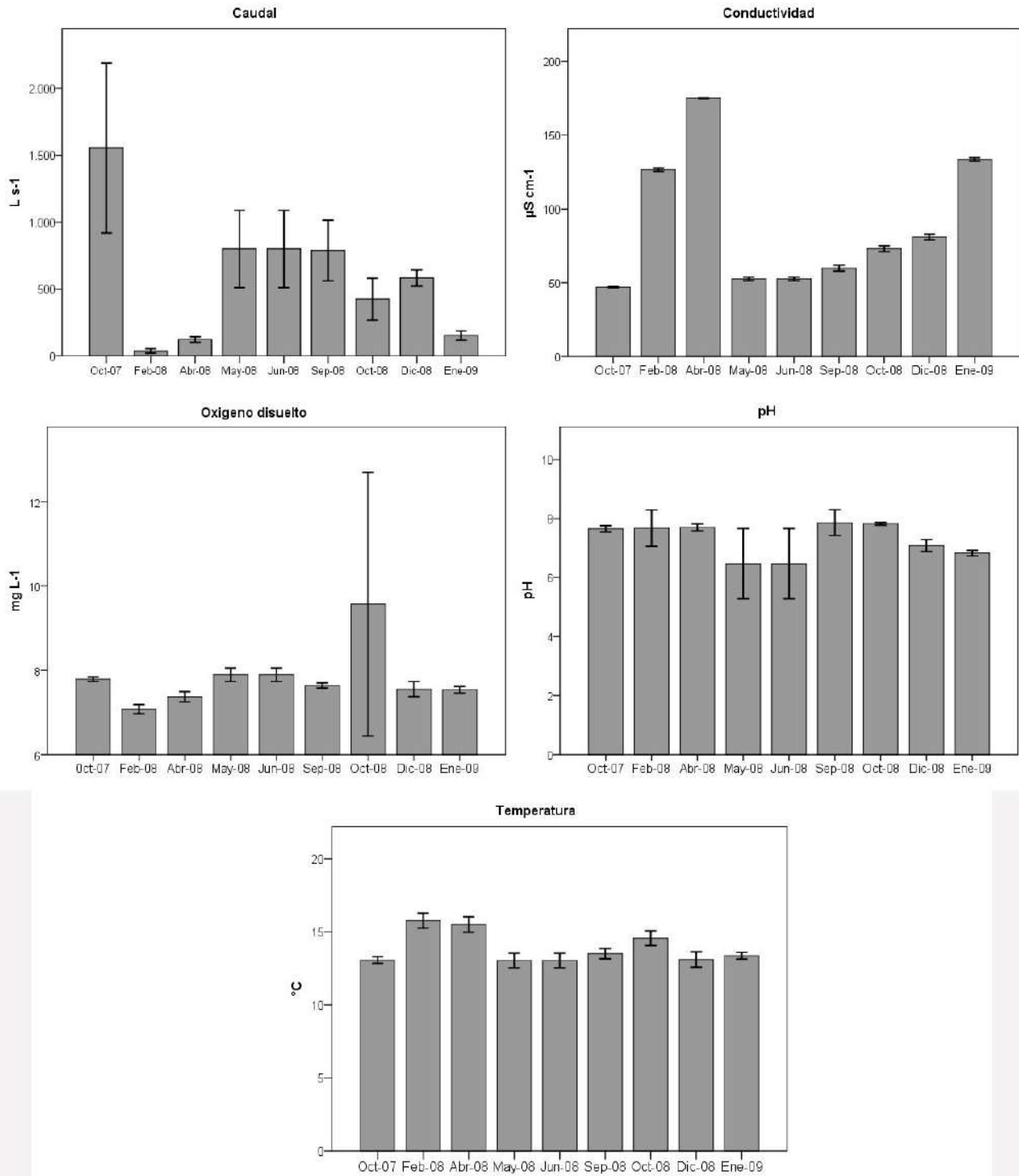
**Variables físicas y químicas del agua.** El tramo presentó caudales que oscilaron entre 27,8 y 1910,7  $\text{L s}^{-1}$ . Febrero y abril de 2008 y enero de 2009 fueron los meses que registraron valores más bajos de caudal (24,2 a 11,7  $\text{L s}^{-1}$ ) y los más altos se presentaron en octubre de 2007 y mayo y junio de 2008 (939,9 a 1770,9  $\text{L s}^{-1}$ ). Las aguas tuvieron una conductividad baja (47,0 a 175,0  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ), con mayores valores en los meses de caudales bajos y menores en los meses de caudales o niveles altos del río. La temperatura fue estable (12,8 hasta 16,0 °C), el pH osciló entre 5,85 y 8,01, el  $\text{O}_2$  disuelto fluctuó entre 7,02 y 10,3  $\text{mg l}^{-1}$  (Figura 1) y, dado que se trata de un sistema abierto, la luz incidente varió entre 258,2 y 897,1  $\mu\text{moles de fotones s}^{-1}\text{m}^{-2}$ .

**Nutrientes.** Los valores de nutrientes fueron bajos. Los fosfatos ( $\text{P-PO}_4^{3-}$ ) variaron entre 11,4 y 138,6  $\mu\text{g L}^{-1}$ , y fueron altos en mayo y octubre de 2008 y bajos en octubre de 2007 y enero de 2009; los amonios ( $\text{N-NH}_4$ ) oscilaron entre 4,1 a 45,2  $\mu\text{g L}^{-1}$ , con valores altos en abril de 2008 y enero de 2009 y bajos, en junio y septiembre de 2008; los nitratos ( $\text{N-NO}_3$ ) fluctuaron de 0,15 a 194,6  $\mu\text{g L}^{-1}$ , con valores altos en diciembre de 2008 y muy bajos en mayo y junio de 2008, y los nitritos ( $\text{N-NO}_2$ ) fluctuaron entre 1,5 a 48,9  $\mu\text{g L}^{-1}$ , siendo bajos en los primeros meses de muestreo y altos en diciembre de 2008 (Figura 2).

**Estructura de la comunidad de diatomeas.** Se identificaron 118 especies de diatomeas. El análisis de rarefacción (Figura 3) indicó que el tramo estaba relativamente bien muestreado (varió entre 50: ACE, 46: Chao<sub>1</sub> y 70,51: Jack<sub>1</sub>). Las especies con las abundancias relativas más altas (especies dominantes y codominantes) fueron *Rhoicosphenia abbreviata* (RABB), *Nitzschia dissipata* (NDIS), *Cocconeis placentula* (CPLA), *Reimeria sinuata* (RSIN), *Achnanthydium minutissimum* (AMIN), *Nitzschia Sp2* (NSP2), *Epithemia sores* (ESOR), *Melosira varians* (MVAR) y *Nitzschia Sp1* (NSP1) (Figura 4).

**Diversidad de diatomeas.** La diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) evidenció valores relativamente altos en octubre de 2007 y mayo de 2008 y, en términos generales, bajos en febrero y octubre de 2008. Según el índice de Simpson (S), los valores más altos se registraron en octubre de 2007 y diciembre de 2008 (Figura 5), y los bajos en febrero y junio de 2008.

Por otra parte, los índices de diversidad revelaron una relación significativa ( $p \leq 0,05$ ) con los fosfatos ( $H'$ ,  $p=0,004$ ;  $S= p=0,007$ ,  $n=26$ ) y los nitratos ( $H'$ ,  $p=0,02$ ;  $S$ ,  $p=0,001$ ,  $n=26$ ).



**Figura 1.** Registros de las variables físicas y químicas del tramo durante el muestreo en el arroyo Tota

**Análisis de ordenación.** Para el análisis de redundancia (RDA) mediante el test de Monte Carlo (999 permutaciones), se seleccionaron las siguientes variables ambientales significativas ( $p \leq 0,05$ ): fosfatos, nitratos, caudal y conductividad. En dicho análisis los dos primeros ejes explicaron el 71,0 % de la variación de los datos (Figura 6).

La conductividad (28 %), los fosfatos (27,5 %), el caudal (11,4 %) y los nitratos (8,0 %) contribuyeron a la varianza. Las variables asociadas con el primer eje fueron los fosfatos (negativamente), los nitratos y el caudal, en tanto que la conductividad se correlacionó negativamente con el segundo eje (Figura 6). *M. varians* (MVAR), *N. rynchocephala*

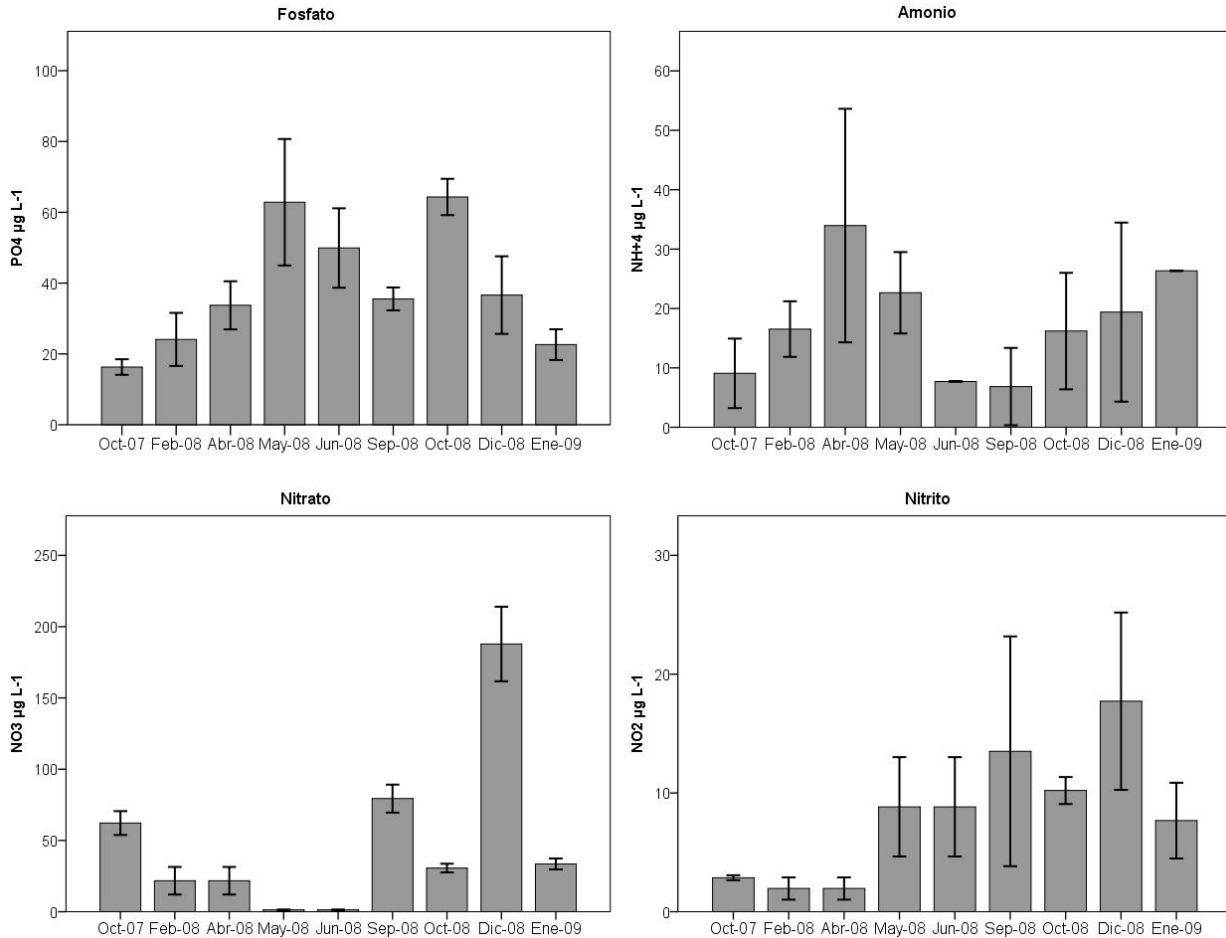


Figura 2. Registros de los nutrientes en el tramo durante el muestreo en el arroyo Tota

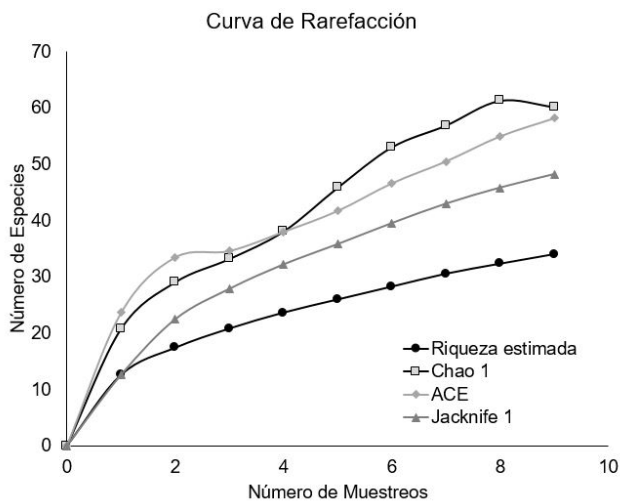


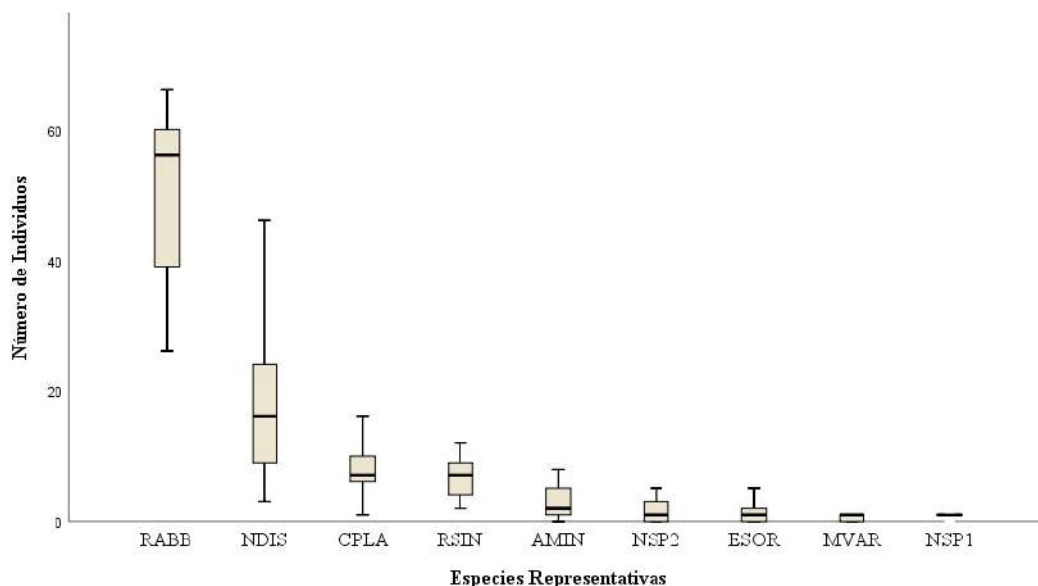
Figura 3. Curvas de acumulación de diatomeas en el río Tota

(NGER) y *N. capitatoradiata* (NCPR) se asociaron con altas concentraciones de fosfatos, mientras que *A. minutissimum* (AMIN) y *Nitzschia* Sp<sub>2</sub> (NSP2), con bajas concentraciones de P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>. Las altas concentraciones de nitratos y el caudal

se asociaron con *E. minor* (EMIN), *Nitzschia* Sp<sub>1</sub> (NSP1) y *R. sinuata* (RSIN), y con las aguas de alta conductividad y los caudales bajos se asociaron *E. sorex* (ESOR) y *Gomphonema parvulum* (GPAR).

**Discusión**

Diversos son los factores ambientales determinantes de la estructura de las comunidades, los cuales operan en múltiples escalas espaciales y temporales e incluyen procesos biogeográficos locales y regionales (Stendera, et al., 2012). En el caso del río Tota, se probó que los nutrientes (fosfatos, nitratos) son determinantes para explicar la diversidad de la comunidad de diatomeas, incluso más que la hidrología (caudal). En estudios previos en el río Tota (Rivera & Donato, 2008), no se encontró una relación significativa entre los nutrientes y la diversidad de la comunidad, sin embargo, se reportó que estas se relacionaba con la frecuencia de los cambios en el caudal, lo que sugiere que este no genera una pérdida de especies sino su incremento. No obstante, los resultados alcanzados en este estudio coinciden parcialmente con los obtenidos por Castellanos (2004), quien encontró que la diversidad de diatomeas se relacionaba con el amonio, la sílice y los fosfatos.



**Figura 4.** Abundancias relativas de las diatomeas (valvas) con mayor representatividad en el periodo de estudio en el arroyo Tota

Estas diferencias demuestran el papel de la química del agua (nutrientes) y la conductividad para explicar la riqueza y la diversidad de diatomeas en un ambiente como el del río Tota. Los nutrientes constituyen las principales variables que estructuran la composición de las comunidades de diatomeas (Biggs & Smith, 2002), las cuales son reguladas más por las condiciones ambientales locales que por el clima a mayor escala, la vegetación y los factores geológicos (Soininen, *et al.*, 2004). Esto respalda los resultados en Tota, donde se probó la importancia de los fosfatos, los nitratos y la conductividad, así como del caudal, hasta cierto punto, en la estructuración de las comunidades de diatomeas benthicas. Aunque la conductividad está asociada con el régimen del caudal, la hidrología sería un factor de orden jerárquico (cuenca) que determina la respuesta de ciertas especies de diatomeas. Sin embargo, cabe destacar que las pequeñas variaciones de nutrientes fueron responsables de los cambios en la diversidad de las diatomeas. Las concentraciones registradas fueron moderadas, y el sistema se aparta ligeramente de la oligotrofia, por lo que es probable que el hecho de que existan algunos aportes adicionales de nutrientes hiciera posible la aparición de algunas especies que no son tan exigentes en condiciones de oligotrofia y la mezcla de ambas categorías de taxones. De todas formas, dado que los factores locales se validaron, no se puede descartar el efecto de factores espaciales y regionales para explicar la distribución de las diatomeas (Potapova & Charles, 2009).

No sobra advertir que la vegetación riparia del río se ha visto muy transformada por el uso de la tierra para actividades agrícolas y ganaderas, lo que explica los valores relativamente bajos de la diversidad. Sin embargo, la riqueza de especies reportada (118) demuestra el significado ecológico de los arroyos andinos de montaña y su contribución a la

biodiversidad, especialmente la de los tramos de las cabeceras y la parte media (Finn, *et al.*, 2011). Los ríos andinos y sus cuencas representan una amplia red con diversos patrones geomorfológicos y geológicos unidos por un entorno ambiental con regímenes hidrológicos, de nutrientes, uso de la tierra y gradientes altitudinales de temperatura similares. Esto, además de la biodiversidad de los sistemas fluviales andinos, debe ser la base para la elaboración de planes regionales necesarios para la identificación de áreas críticas de conservación (Higgins, *et al.*, 2004) y para diferenciar los servicios esenciales de los ecosistémicos en los ambientes de agua dulce (Stendera, *et al.*, 2012).

## Conclusión

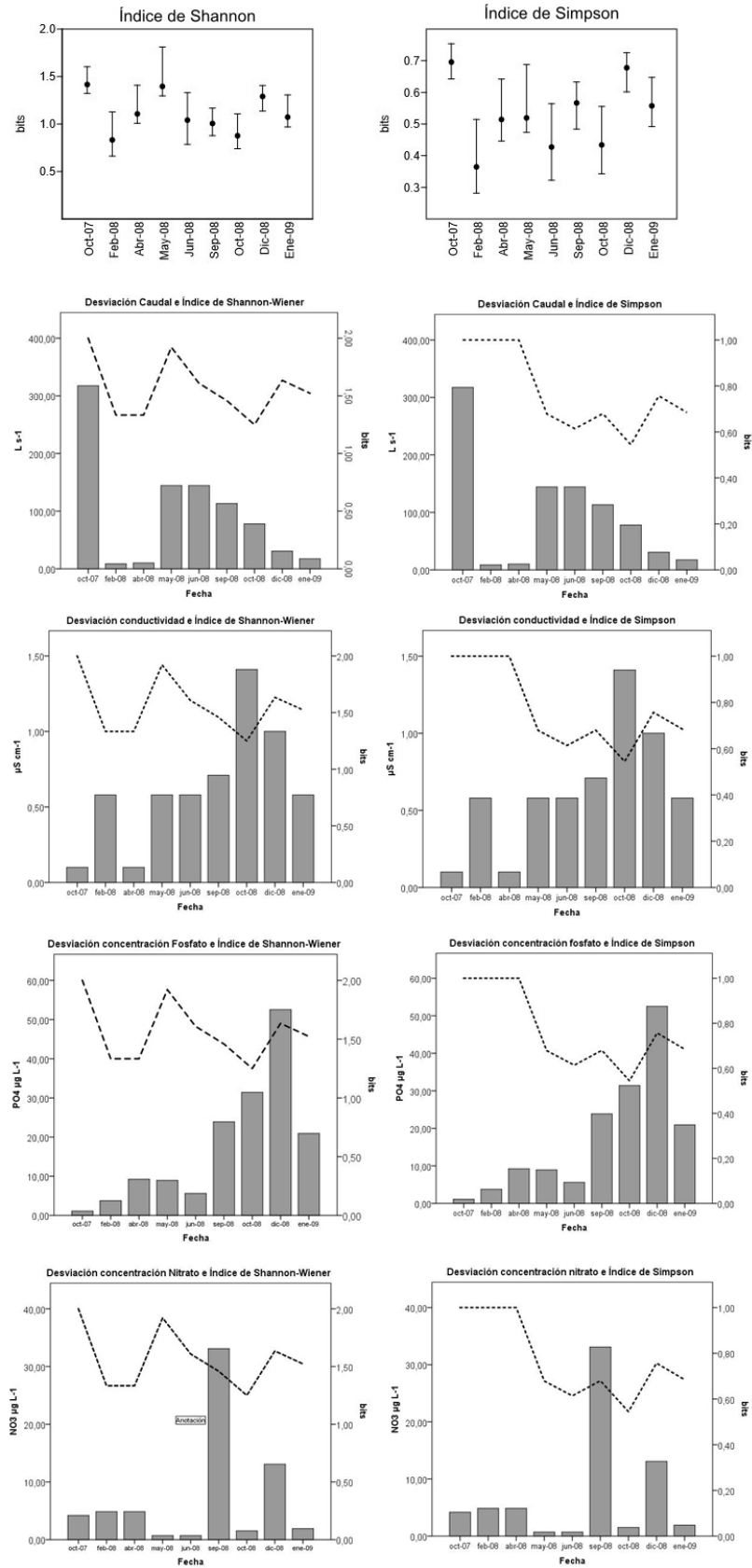
En este estudio se demostró que las condiciones del hábitat local (nutrientes y conductividad) y, en menor medida, aquellas del orden de la cuenca (caudal), fueron claves en la determinación de los cambios en la diversidad de las diatomeas. Sin embargo, es necesario incorporar las asociaciones entre los taxones y la importancia del uso de la tierra como factores que regulan estas comunidades (Tonkin, *et al.*, 2016; Parsons & Thoms, 2007).

## Conflicto de intereses

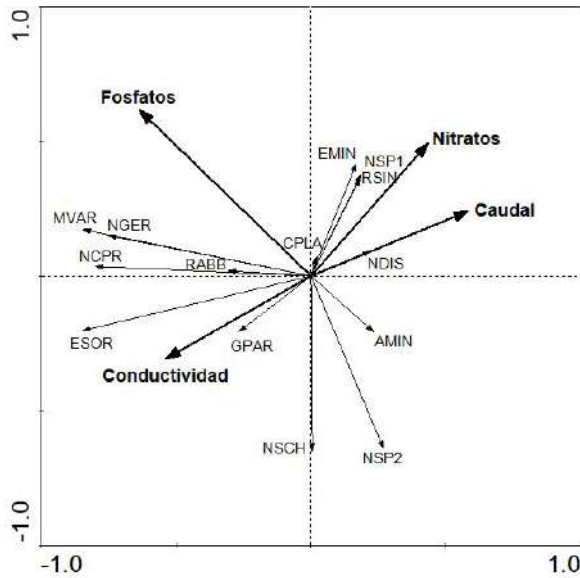
El autor declara no tener conflicto de intereses.

## Agradecimientos

Este estudio fue financiado por el proyecto “Global changes in fluvial systems: effects on the trophic web biodiversity and the functional aspects” (GLOBRIO) - Banco Bilbao Viscaya - Argentaria (BBVA)- Colciencias- Universidad Nacional de Colombia. Se obtuvo financiación adicional del proyecto RC 204-2006 financiado por Colciencias – Universidad Nacional de Colombia. Mis agradecimientos a la Dra.



**Figura 5.** Valores de diversidad de Shannon ( $H'$ ) y Simpson ( $S$ ) y comparación con la desviación estándar de las variables ambientales significativas registradas en el tramo del arroyo Tota



**Figura 6.** Gráfico generado a partir del análisis de redundancia para las variables ambientales significativas y las especies de diatomeas con mayor representatividad

Hooz A. Chaparro por su trabajo de campo y laboratorio. La bióloga Edna Pedraza contribuyó con la taxonomía de las diatomeas. José Alejandro Cuéllar C. apoyó la ejecución de los análisis estadísticos. La familia Castro-Rebolledo facilitó las condiciones óptimas para el trabajo en Tota. Mis agradecimientos igualmente para el Dr. Sergi Sabater de la Universidad de Girona (España) y para los pares evaluadores, por sus aportes sustanciales al manuscrito.

### Referencias

**Altermatt, F.** (2013). Diversity in riverine metacommunities: A network perspective. *Aquat. Ecol.* **47**: 365-377.

**Besemer, K., Singer, G., Quince, C., Bertuzzo, E., Sloan, W., Battin, T. J.** (2013). Head are critical reservoirs of microbial diversity for fluvial networks. *Proc R Soc B.* **280**: 20131760.

**Biggs, B & Smith, R.** (2002). Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. *Limnol. Oceanogr.* **47**: 1175-1186.

**Butturini, A., Sabater, S., Romani, A.M.** (2009). La química de las aguas. Los nutrientes. En: A. Elozeigi & S. Sabater (editores). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA. Bilbao. p. 97-116.

**Castro, M.I. & Donato, J.C.** (2008). El entorno natural del río Tota. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. Procciditor. Bogotá. p. 73-79.

**Castellanos, L.** (2004). *Disturbios naturales y sucesión de diatomeas en un río andino (Tota, Boyacá)*. Tesis de Maestría – Biología – Línea Ecología. Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia. 102 p. y anexos.

**Chaparro- M, H.A.** (2010). *Respuestas estructurales y funcionales de las comunidades de algas bénticas a la entrada de nutrientes en un río andino*. Tesina. Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad de Girona. 37 p.

**Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L., Longino, J.T.** (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology.* **5** (1): 3-21.

**Donato, J.C. & Galvis, G.** (2008). Tipología de ríos colombianos. Aspectos generales. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. Procciditor. Bogotá. p. 27-51.

**Donato-R, J.C, Morales-D, S. J., Castro-R, M.I.** (2010). Effects of eutrophication the interaction between algae and grazers in an Andean stream. *Hydrobiologia.* **657**: 159-166 Doi: 10.1007/s10750-010-0194-y

**Donato- R, J., Abuhatab, Y., Sabater, S.** (2014). Epilithic biofilm metabolism during the high water flow period in an Andean Neotropical stream. *Hydrobiologia.* **728**: 41-50 Doi: 10.1007/s10750-014-1804-x

**Donato-R, J. & Sabater, S.** (2014). Presentación. *Acta Biológica Colombiana. Water special issue.* **19** (1): 1.

**Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., et al.** (2006). Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews.* **81**: 163-182.

**Finn D.S., Bonada, N., Múrria, C., Hughes, J. M.** (2011). Small but mighty: Headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *J.N. Am. Benthol. Soc.* **30** (4): 963-980

**Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S., Bini L.M.** (2015). Metacommunity organization, spatial extent and dispersal in aquatic systems: Patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology.* **60**: 845-869.

**Higgins, J., Bryer, M. T., Khouri, M. L., Fitzhugh, T.** (2005). A freshwater classification approach for biodiversity conservation planning. *Conservation Biology.* **19** (2): 43-445.

**Krammer, K.** (2002). *Diatoms of Europe, Volume 3: Diatoms of The European Inland Waters and Comparable Habitats*. H. Lange-Bertalot (Editor). A.R.G Gantner Verlag K. G. Stuttgart. 584 p.

**Krammer, K. & Lange-Bertalot, H.** (1986). *Bacillariophyceae 1, Teil: Naviculaceae. Süßwasserflora Von Mitteleuropa*. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. Jena. 876 p.

**Krammer, K. & Lange-Bertalot, H.** (1991a). *Bacillariophyceae 3, Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora Von Mitteleuropa. 1/4. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. Jena. 598 p.*

**Krammer, K. & Lange-Bertalot, H.** (1991b). *Bacillariophyceae 4, Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) Und Gomphomena. Süßwasserflora Von Mitteleuropa. Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1-4. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. Jena, Germany. 437 p.*

**Lange-Bertalot, H.** (1993). 85 New Taxa Und Über 100 Weitere Neu Definierte Taxa Ergänzend Zur Süßwasserflora Von Mitteleuropa. Vol 2/1-4. *Bibliotheca Diatomologica, Band 27, J. Cramer. Stuttgart. 454 p.*

**Lange-Bertalot, H.** (2001). *Diatoms of The European Inland Waters and Comparable Habitats. Diatoms of Europe, Volume 2.* H. Lange-Bertalot (Editor). A.R.G Gantner Verlag K. G. Stuttgart. 526 p.

**Parsons M. & Thoms M.C.** (2007). Hierarchical patterns of physical-biological associations in river ecosystems. *Geomorphology.* **89**: 127-146.



- Peterson, C.G.** (1987). Influences of flow regime on development and desiccation response of lotic diatom communities. *Ecology*. **68** (4): 946-954.
- Potapova M. & Charles D.F.** (2003). Distribution of benthic diatoms in U.S. rivers in relation to conductivity and ionic composition. *Freshwater Biology*. **48**: 1311-1328.
- Potapova M. & Charles D.F.** (2009). Benthic diatoms in USA rivers: Distributions along spatial and environmental gradients. *Journal of Biogeography*. **29**: 167-187.
- Primack, R.B & Ros, J.** (2002). Introducción a la Biología de la conservación. Ariel. Barcelona. p. 174.
- Ricklefs, R.** (1997). Community diversity: Relative roles of local and regional process. *Science. New Series*. **235** (4785): 167-171.
- Rivera, C.A. & Donato, J.C.** (2008). Influencia de las variaciones hidrológicas y químicas sobre la diversidad de diatomeas bénticas. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. Proceditor. Bogotá. p. 83-101.
- Sabater, S.** (2008). Prólogo. En: J.C. Donato (editor). *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá)*. pp. 1-3. Proceditor. Bogotá. p. 1-3.
- Soininen, J., Paavola, R., Muotka, T.** (2004). Benthic diatom communities in Boreal streams: Community structure in relation to environmental and spatial gradients. *Ecography*. **27**: 330-324.
- Stendera S., Adrian R., Bonada N., Cañedo-Argüelles M., Hugueny B., Januschke K., et al.** (2012). Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: A review. *Hydrobiologia*. **696**: 1-28.
- Thompson, B.** (1984). Canonical correlation analysis: uses and interpretations (Newbury Park, CA, Sage Publications) (ERIC Document Reproduction Service No. ED 199 269).
- Tonkin J.D., Heino J., Sundermann A., Haase P., Jähnig S.C.** (2016). Context dependency in biodiversity patterns of central German stream metacommunities. *Freshwater Biology*. **61**: 607-620.
- World W - WWFF.** (2006). Informe planeta vivo. World Wildlife Fund.

## Diversidad, especificidad de forófito y preferencias microambientales de líquenes cortícolas de un bosque subandino en la región Centro de Colombia

### Diversity, phorophyte specificity and microenvironmental preferences of corticolous lichens in a sub-Andean forest in the *Centro* region of Colombia

Nicolás Zárate-Arias<sup>1</sup>, Miguel Moreno-Palacios<sup>1</sup>, Alfredo Torres-Benítez<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad de Ibagué, Ibagué, Colombia

<sup>2</sup> Instituto de Farmacia, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

#### Resumen

El objetivo del estudio fue contribuir al conocimiento de la composición y la diversidad, la especificidad de forófito y las preferencias microambientales de líquenes cortícolas de un bosque subandino en la región Centro de Colombia (Ibagué, Tolima). Se seleccionaron 25 individuos de cinco especies arbóreas; se estimó el porcentaje de cobertura de cada especie de líquen; se determinaron los parámetros del micrositio (pH de la corteza y diámetro a la altura del pecho, DAP) y del microclima (temperatura, humedad y radiación); se calculó la riqueza y la diversidad alfa y se efectuaron análisis multivariados para establecer las relaciones de forófito y líquen y de líquen y condición ambiental. Se registraron 21 especies, agrupadas en ocho familias y 14 géneros; la familia con mayor cobertura fue Arthoniaceae y la de mayor riqueza, Physciaceae; la especie más abundante fue *Bacidia* spp. El forófito *Trichilia pallida* presentó la riqueza y la diversidad más altas, en tanto que *Cecropia angustifolia* fue la especie de líquen más dominante. Las especies de líquenes presentaron preferencia por un solo forófito, excepto *Leptogium diaphanum*, la cual se registró en dos forófitos. Los parámetros de pH, intensidad lumínica, temperatura y DAP se correlacionaron positivamente con el establecimiento de los líquenes, los cuales registraron una diversidad significativa con el beneficio que ello conlleva para la conservación y el estudio de estos ecosistemas estratégicos de la región andina colombiana.

**Palabras clave:** líquenes; forófitos; microclimáticos; micrositio; diversidad.

#### Abstract

Our study aimed at contributing to the knowledge of the composition and diversity, phorophyte specificity, and microenvironmental preferences of corticolous lichens from a forest in the sub-Andean *Centro* region of Colombia (Ibagué-Tolima). We selected 25 individuals from five tree species. We estimated the coverage percentage of each species of lichen and identified the microsite parameters (bark pH and diameter at breast height, DBH), as well as the microclimatic variables (temperature, humidity, and radiation). We estimated the richness and the alpha diversity and we applied multivariate analysis to establish the phorophyte-lichen and lichen-environmental condition relationships. We recorded 21 species grouped in eight families and 14 genera. Arthoniaceae was the family with the greatest coverage and Physciaceae the one with the greatest richness. The most abundant species was *Bacidia* spp. *Trichilia pallida* phorophyte had the highest richness and diversity, while *Cecropia angustifolia* was the most dominant species of lichen. Except *Leptogium hanum*, which was found in two phorophytes, the other species preferred one single phorophyte. The pH, light intensity, temperature, and DAP were positively correlated to the establishment of lichens. We registered a significant diversity that opens the way to new research useful for preserving these strategic ecosystems of the Andean region in Colombia.

**Keywords:** Lichens; phorophytes; microclimatic; microsite; diversity.

---

#### \*Correspondencia:

Alfredo Torres-Benítez; [alfredo.torres@unibague.edu.co](mailto:alfredo.torres@unibague.edu.co); **Recibido:** 3 de mayo de 2019; **Aceptado:** 9 de octubre de 2019; **Editor:** Elizabeth Castañeda

## Introducción

Los líquenes son una asociación simbiótica entre un hongo (denominado micobionte, el cual puede ser un ascomiceto o un basidiomiceto) y un organismo fotosintético (fotobionte, el cual frecuentemente es un alga verde o una cianobacteria) (Nash, 2008). También pueden formar simbiosis tripartitas o simbiotas (hongo, alga verde y cianobacteria), que amplían el espectro de distribución y de crecimiento de los hongos liquenizados (Green & Lange, 1991; Dahlman & Palmqvist, 2003; Henskens, *et al.*, 2012), como sucede en los géneros *Lobaria*, *Pseudocyphellaria* y *Sticta* de la familia Lobariaceae (Moncada, *et al.*, 2013, 2014, 2015). La relación directa entre los líquenes y el ambiente mantiene un flujo constante de agua, carbono, nitrógeno y otros elementos esenciales que permite categorizarlos como bio-indicadores, los cuales reaccionan ante los distintos niveles de fragmentación o alteración del medio (Lücking, *et al.*, 2008, 2017), la contaminación y los cambios climáticos (Estrabou, 2007; Lijteroff, *et al.*, 2009; Ardila, *et al.*, 2014), y aportan información sobre los principales factores ambientales como el pH, la disponibilidad de nutrientes, la humedad, la temperatura y la iluminación en sistemas maduros (Hernández *et al.*, 1998; Lücking, 1999; Rosabal, *et al.*, 2012b, 2013). Los líquenes cortícolas, también conocidos como líquenes epífitos, son aquellos que viven sobre un árbol que les sirve de sustrato (Chaparro & Aguirre, 2002), les proporciona múltiples microhábitats y permite la colonización de líquenes foliosos, fruticosos, crustáceos epifleódicos y crustáceos endofleódicos (Aguirre, 2008; Rincón, *et al.*, 2011). En cuanto a las especies epífitas-cortícolas en Colombia, las familias más diversas son Parmeliaceae, Physciaceae, Lobariaceae y Collemataceae, y entre los géneros más ricos en especies se encuentran *Hypotrachyna*, *Leptogium*, *Sticta* y *Heterodermia* (Aguirre, 2008).

En estudios locales en el departamento del Tolima (región Centro de Colombia), se han reportado comunidades abundantes de líquenes cortícolas con predominio de los géneros *Parmotrema*, *Cladia*, *Stereocaulon* y *Acarospora* (Restrepo & Esquivel, 1996) y una mayor diversidad en la formación vegetal subtropical o premontana debido a las condiciones óptimas de temperatura y precipitación (Esquivel & Nieto, 2003). En la zona suroccidental de Colombia la diversidad de líquenes cortícolas está representada principalmente por los géneros *Herpothallon*, *Pyrenula*, *Graphis*, *Arthonia*, *Coenogonium* y *Phaeographis* y las familias Arthoniaceae, Graphidaceae, Thelotremaaceae y Pyrenulaceae (Soto & Bolaños, 2010). Según un estudio sobre la especificidad de forófito y las preferencias microambientales, estas comunidades se relacionan con factores como la intensidad de la luz, la temperatura y el DAP y la ausencia de preferencia por un forófito (Soto, *et al.*, 2012). Por otro lado, en la región biogeográfica del Chocó la diversidad y riqueza de líquenes cortícolas es alta (77 especies)

y se relacionó con el tipo de bosque (húmedo o seco) y las condiciones del micrositio de los árboles hospederos (Soto, *et al.*, 2015).

En otros estudios de zonas tropicales como Cuba, se han registrado hasta 115 especies de líquenes cortícolas, con una clara distribución vertical sobre los forófitos y en relación directa con las condiciones de luz, humedad y temperatura (Rosabal, *et al.*, 2012). En zonas de Brasil se han reportado 150 especies de líquenes cortícolas denominadas raras, las cuales se relacionan medianamente con factores ambientales como la corteza del forófito, el microclima y la influencia de eventos aleatorios que afectan la dispersión de las especies (Cáceres, *et al.*, 2007), así como con los cambios abruptos en el paisaje debido al reemplazo de especies hospederas nativas (Käffer, *et al.*, 2009). En este contexto, y dada la necesidad de ampliar los estudios ecológicos que evidencien la interacción de los líquenes con su medio, el objetivo del presente trabajo fue caracterizar la diversidad, la especificidad de forófito y las preferencias microambientales de la comunidad de líquenes cortícolas en un bosque subandino de la región Centro de Colombia.

## Materiales y métodos

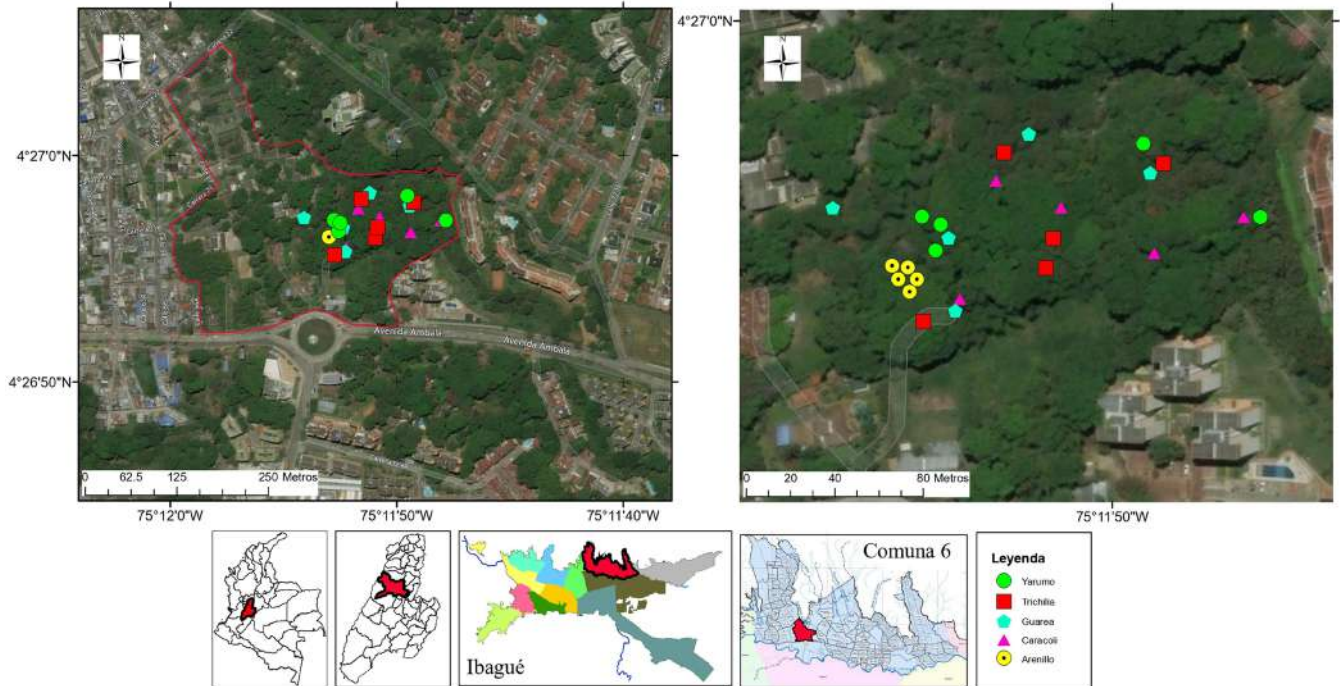
**Área de estudio.** La zona de estudio correspondió al remanente de bosque subandino “El Espejo” ubicado a 1.120 m s.n.m. en el área de protección ambiental de la subcuenca del río Chipalo, en la zona urbana del municipio de Ibagué, Colombia (Figura 1).

**Muestreo.** Se seleccionaron cinco individuos maduros (Gradstein, *et al.*, 2003) de cada una de las cinco especies arbóreas (forófitos) más abundantes en el remanente de bosque: *Anacardium excelsum* (Bertero ex Kunth) Skeels (caracolí), *Trichilia pallida* Sw. (cedro macho), *Cecropia angustifolia* Trécul (yarumo), *Guarea guidonia* (L.) Sleumer (Bilivil) y *Tetrorchidium rubrivenium* Poepp. (arenillo), para un total de 25 unidades de muestreo. En el estrato uno de cada forófito según la zonificación planteada por Johansson (1974), se ubicó un cuadrante de 50x20 cm a 1,3 m de altura desde la base en el lado oriental del tronco (Soto, *et al.*, 2012) para estimar la abundancia relativa de cada especie de líquen.

Se evaluaron las preferencias microclimáticas de humedad relativa, temperatura ambiente (termohigrómetro) e irradiancia, con dos mediciones en el día (una en la mañana y otra en la tarde) utilizando un sensor de luz Hydrofarm® (LGBQM), así como preferencias del micrositio correspondientes al DAP y el pH de la corteza.

**Recolección e identificación de especies.** Los ejemplares de líquenes se depositaron en bolsas de papel y se secaron a temperatura ambiente; se hizo la determinación taxonómica mediante claves especializadas de líquenes neotropicales (Esquivel & Nieto, 2003; Sipman, 2006). Para corroborar las determinaciones, el material líquénico fue revisado por profesionales del Grupo Colombiano de Lichenología.

**Análisis de datos.** En el análisis de datos se calculó la abundancia y la composición a nivel de familia, género



**Figura 1.** Distribución de los forófitos seleccionados en el remanente de bosque El Espejo

y especie. Los índices de riqueza y diversidad (Margalef, Shannon-Weaver y dominancia) se calcularon con el programa estadístico Infostat (Casanoves, *et al.*, 2012); además, se hizo una curva de acumulación de especies con los estimadores Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 y *bootstrap* para cada uno de los forófitos estudiados. Para la evaluación de la asociación entre las especies de líquenes cortícolas y forófitos se hizo un análisis de correspondencia simple (ACS) y la prueba de ji al cuadrado mediante la combinación de ejes necesarios para explicar más del 52,8 % de la variabilidad de los datos; además, se hizo escalamiento multidimensional no métrico (*non-metric multidimensional scaling*, NMDS). Para establecer la asociación de la comunidad líquénica con las condiciones microclimáticas y del micrositio se hizo un análisis de componentes principales (ACP).

## Resultados

**Diversidad de líquenes cortícolas.** La representatividad general de las especies fluctuó entre 77 y 94 %, lo cual indica una riqueza esperada de 21 a 26 especies para el área de estudio (Figura 2), sin incluir otras especies de árboles. La mayor representatividad se evidenció en *T. pallida* y *G. guidonia* (100 %), seguidos de *T. rubrivenium* y *C. angustifolia* (73-92 %) y *A. excelsum* (68-92 %).

En los 25 forófitos seleccionados se registraron 21 especies de líquenes distribuidas en ocho familias y 14 géneros (Tabla 1). El 84 % de la cobertura líquénica correspondió a las familias Arthoniaceae (37 %), Ramalinaceae (25 %) y Collemataceae (22 %). Las familias con mayor riqueza fueron Physciaceae (seis especies), Arthoniaceae (cinco

especies) y Collemataceae (tres especies). Las especies con mayor abundancia fueron *Bacidia* sp. (28 %), *Cryptothecia striata* G. Thor (18 %), *Leptogium diaphanum* (Sw.) Mont. (14 %), *Herpothallon* sp.2 (13 %), *Cryptothecia* sp.1 (7 %), *Physcia* sp.1 (6 %) y *Leptogium submarginellum* I.P.R. Cunha & M.P. Marcelli (3 %), las cuales representaron el 89 % de la cobertura registrada.

El índice de dominancia de la comunidad líquénica fue alto (0,62), en tanto que el índice de riqueza de Margalef fue medio-bajo (0,33) y el índice de diversidad de Shannon-Weaver, alto (0,67). El forófito *T. pallida* obtuvo el promedio más alto del índice de diversidad (0,78) y el forófito *C. angustifolia* presentó el promedio de diversidad más bajo (0,15); en cuanto al índice de dominancia, *C. angustifolia* obtuvo el mayor promedio (0,95) y *T. pallida* presentó el promedio más bajo (0,50); para el índice de riqueza, *T. pallida* obtuvo el promedio más alto (0,53) y *T. rubrivenium*, el más bajo (0,21).

**Especificidad de forófitos.** Según el análisis de correspondencia simple, los dos primeros ejes explicaron el 52,8 % de la variación en los datos, lo cual evidenció una asociación entre las especies de líquenes cortícolas y las especies de forófitos (Figura 3). Las especies *L. submarginellum*, *Heterodermia japonica* (M. Satô) Swinscow & Krog, *Cryptothecia* sp.2, y *Cryptothecia* sp.1 se encontraron fuertemente asociadas con el forófito *T.pallida*. *L. diaphanum*, *Physcia alba* (Feé) Müll. Arg., *Physcia crista* Nyl, *Bacidia* sp.1, y *Phyllopsora* sp.1 se asociaron con el forófito *C. angustifolia*, en tanto que *Parmotrema bangii* (Vain.) Hale, *Opegrapha* sp.1, *Herpothallon* sp.2 y *L. diaphanum* se

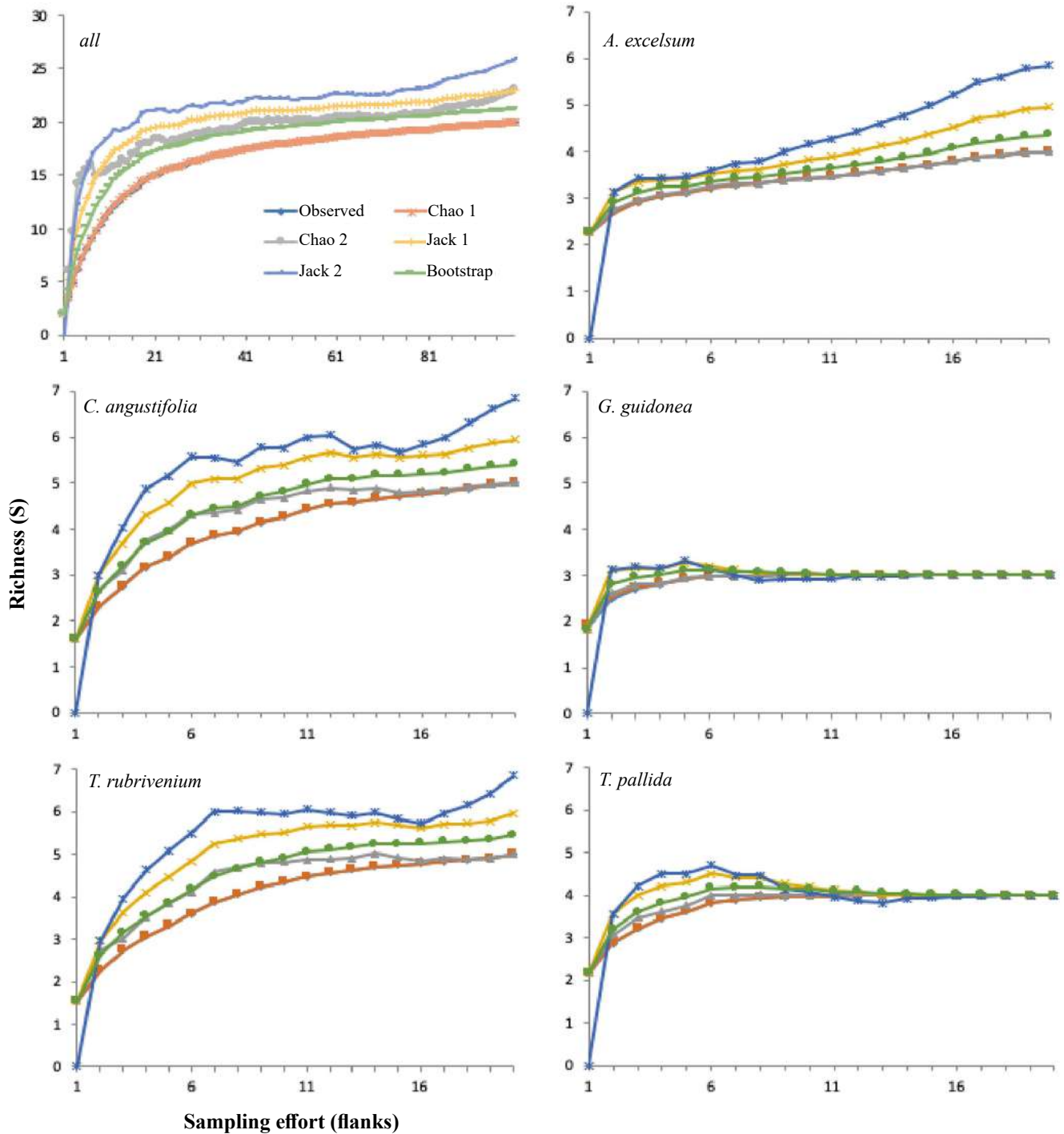


Figura 2. Curvas de acumulación de las especies de forófitos

asociaron con el forófito *G. guidonia*. Así mismo, *Porina* sp.1, *Physcia* sp.1, *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr., *Pyrenula* sp.1 y *Opegrapha* sp.2 presentaron una asociación con el *T. rubrivenium*. Por último, las especies *C. striata*, *Physcia tenuis* Moberg, *Herpothallon* sp.1 y *Leptogium azureum* (Sw. ex Ach.) Mont. se asociaron con el forófito *A. excelsum*.

El NMDS y el análisis de similitud (ANOSIM) evidenciaron una diferencia significativa en la estructura de los ensambles líquenicos asociados con los forófitos *T. pallida*, *A. excelsum* y *T. rubrivenium* ( $r=0,99$  y  $p=0,001$ ). Sin embargo, en *C. angustifolia* y *G. guidonia* se evidenció la presencia de una especie de líquen en común (*L. diaphanum*) (Figura 4).

**Parámetros microclimáticos y del microsítio.** Los individuos del forófito *A. excelsum* obtuvieron el promedio más alto de DAP (105,03 cm) y el más bajo se registró en los

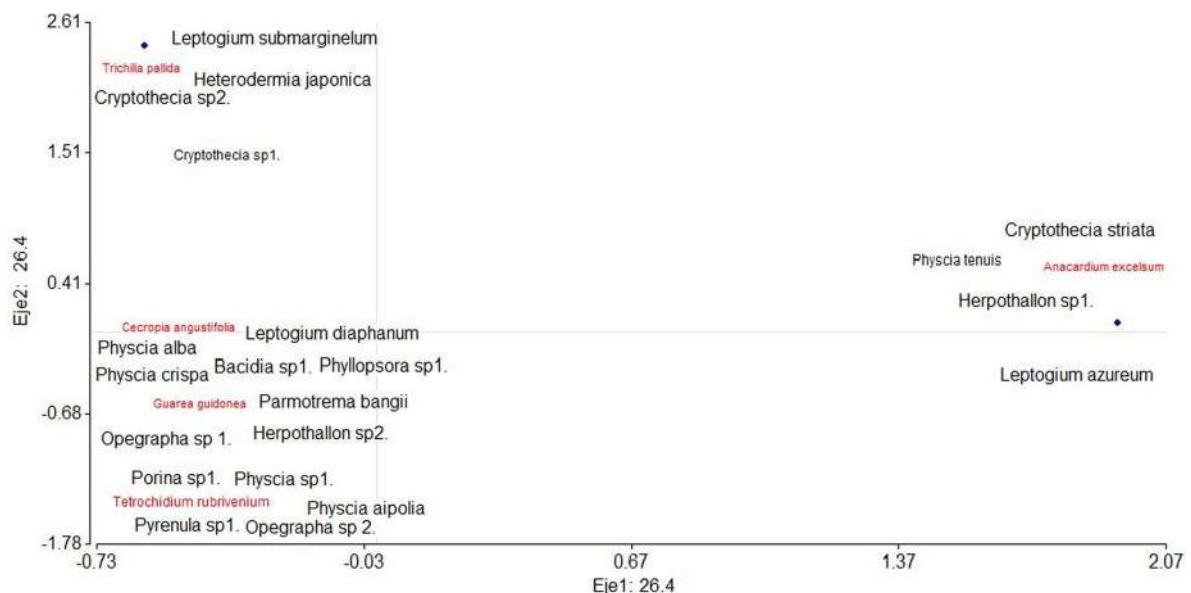
**Tabla 1.** Especies de líquenes cortícolas reportadas en el remanente de bosque El Espejo

Familia	Especie
Arthoniaceae	<i>Cryptothecia</i> sp.1
Arthoniaceae	<i>Cryptothecia</i> sp.2
Arthoniaceae	<i>Cryptothecia striata</i>
Arthoniaceae	<i>Herpothallon</i> sp.1
Arthoniaceae	<i>Herpothallon</i> sp.2
Collemtaceae	<i>Leptogium azureum</i>
Collemtaceae	<i>Leptogium diaphanum</i>
Collemtaceae	<i>Leptogium submarginelum</i>
Parmeliaceae	<i>Parmotrema bangii</i>
Physciaceae	<i>Heterodermia japónica</i>
Physciaceae	<i>Physcia aipolia</i>
Physciaceae	<i>Physcia alba</i>
Physciaceae	<i>Physcia crispa</i>
Physciaceae	<i>Physcia</i> sp.1
Physciaceae	<i>Physcia tenuis</i>
Porinaceae	<i>Porina</i> sp.1
Pyrenulaceae	<i>Pyrenula</i> sp.1
Ramalinaceae	<i>Bacidia</i> sp.1
Ramalinaceae	<i>Phyllopsora</i> sp.1
Roccellaceae	<i>Opegrapha</i> sp.1
Roccellaceae	<i>Opegrapha</i> sp.2

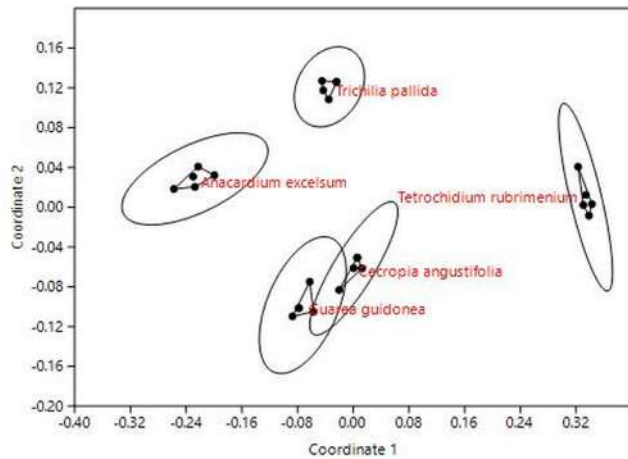
individuos de *T. rubrivenium* (10,63 cm). En cuanto al pH de la corteza, el promedio más bajo fue para los individuos del forófito *G. guidonia* (5,00) y el más alto para los individuos del forófito *C. angustifolia* (7,94); el promedio más alto de intensidad de la luz se registró en los individuos del forófito *C. angustifolia* (13,48 W/m<sup>2</sup>) y el más bajo, en los de *T. rubrivenium* (0,84 W/m<sup>2</sup>). En cuanto a la humedad relativa, los individuos del forófito *T. rubrivenium* obtuvieron el promedio más alto (75,84 %) y el más bajo fue para los individuos de *C. angustifolia* (45,31 %). Por último, los individuos del forófito *G. guidonia* registraron el promedio más alto de temperatura (29,53 °C) y los individuos del forófito *T. rubrivenium*, el más bajo (23,75 °C) (Tabla 2).

Para las preferencias microambientales, el análisis de componentes principales en los dos primeros factores explicó el 59,3 % de la variabilidad. Las especies de líquenes *Opegrapha* sp.1, *Phyllopsora* sp.1, *P. alba*, *Bacidia* sp.1 y *L. diaphanum* se relacionaron con los forófitos de pH básico; *P. crispa*, *P. bangii* y *Herpothallon* sp.2 se asociaron con una temperatura promedio de 29,25 °C, y una intensidad lumínica promedio de 1,74 W/m<sup>2</sup>; por otro lado, *L. submarginellum* y *H. japonica* se relacionaron con un DAP promedio de 56,02 cm; además, las especies líquénicas *P. aipolia*, *Porina* sp.1, *Opegrapha* sp.2, *Physcia* sp.1 y *Pyrenula* sp.1, no presentaron relación con el DAP, puesto que su desarrollo no se encontró ligado a fustes gruesos (Figura 5).

Todos los parámetros microambientales fueron consistentes y aportaron información significativa para el análisis, sin embargo, no se presentaron agrupamientos significativos entre las variables. El pH, la intensidad lumínica, la temperatura y el DAP se correlacionaron positivamente, mientras que la humedad relativa se correlacionó negativamente con las demás variables.



**Figura 3.** Análisis de correspondencia simple entre forófitos y especies de líquenes



**Figura 4.** Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la relación entre forófitos y especies de líquenes

**Discusión**

La riqueza de especies del bosque El Espejo, representada en 21 especies, se puede considerar baja según los estudios realizados por **Wolf (1993)**, **Komposch & Hafellner (2000)**, **Cáceres & Lücking (2007)**, **Soto & Bolaños (2010)** y **Soto, et al. (2012)**, pero, las unidades de muestreo en estos estudios fueron mayores. En términos generales, el conocimiento de la diversidad de los líquenes epífitos proporciona evidencia sustantiva para la conservación a escala de paisaje (**Li, et al., 2013**; **Estrabou, et al., 2014**). Por su parte, Physciaceae y Arthoniaceae, las familias con mayor abundancia y diversidad de especies en el bosque, poseen una amplia distribución geográfica y alta tolerancia frente a las perturbaciones (**Soto & Bolaños, 2010**; **Ochoa, et al., 2015**), y colonizan en una amplia variedad de formaciones vegetales en el Trópico (**Herrera, et al., 2014**). Asimismo,

**Tabla 2.** Riqueza y parámetros microambientales asociados a los forófitos en el remanente de bosque El Espejo

Forófito	S	pH	DAP (cm)	IL	HR%	Temperatura (°C)
<i>A. excelsum</i> 1	3	5,90	122,55	15,10	72,35	26,30
<i>A. excelsum</i> 2	3	6,40	62,71	2,69	72,25	26,95
<i>A. excelsum</i> 3	3	6,00	125,10	1,62	77,75	26,30
<i>A. excelsum</i> 4	3	6,40	118,73	6,74	73,85	26,05
<i>A. excelsum</i> 5	4	5,90	97,40	2,09	72,05	26,05
Promedio ± DE	3,2±0,45	6,12±0,26	105,30±26,20	5,65±5,66	73,65±2,40	26,33±0,37
<i>G. guidonia</i> 1	3	5,40	25,78	1,72	47,50	30,55
<i>G. guidonia</i> 2	3	4,20	42,97	38,90	48,50	29,80
<i>G. guidonia</i> 3	3	5,40	30,24	1,90	51,25	29,25
<i>G. guidonia</i> 4	3	4,50	46,15	1,44	50,35	28,85
<i>G. guidonia</i> 5	1	5,50	58,89	2,23	47,90	29,20
Promedio ± DE	2,60±0,89	5,00±0,60	40,81±13,21	9,24±16,59	49,10±1,62	29,53±0,66
<i>T. pallida</i> 1	4	6,30	37,56	0,73	53,65	28,40
<i>T. pallida</i> 2	4	6,40	106,63	16,68	53,35	28,80
<i>T. pallida</i> 3	2	6,10	56,02	1,14	56,65	28,05
<i>T. pallida</i> 4	4	7,40	45,52	2,75	56,45	28,55
<i>T. pallida</i> 5	4	5,30	79,90	2,06	58,20	28,45
Promedio ± DE	3,60±0,89	6,30±0,75	65,13±28,14	4,67±6,75	55,66±2,09	28,45±0,27
<i>T. rurbivenium</i> 1	2	6,60	10,82	1,21	74,65	24,40
<i>T. rurbivenium</i> 2	2	6,10	7,32	0,64	76,15	23,75
<i>T. rurbivenium</i> 3	3	7,10	10,82	1,10	76,40	23,75
<i>T. rurbivenium</i> 4	2	6,50	13,05	0,55	77,55	23,15
<i>T. rurbivenium</i> 5	3	6,40	11,14	0,72	74,45	23,70
Promedio ± DE	2,40±0,55	6,54±0,36	10,63±2,07	0,84±0,29	75,84±1,29	23,75±0,44
<i>C. angustifolia</i> 1	3	7,80	31,19	57,04	44,65	29,85
<i>C. angustifolia</i> 2	4	7,40	37,56	1,15	46,05	29,60
<i>C. angustifolia</i> 3	3	9,30	37,56	2,42	39,55	28,55
<i>C. angustifolia</i> 4	2	7,70	23,24	5,65	49,70	28,60
<i>C. angustifolia</i> 5	2	7,50	27,06	1,13	46,60	28,85
Promedio ± DE	2,80±0,84	7,94±0,78	31,32±6,35	13,48±24,42	45,31±3,71	29,09±0,60

DE: desviación estándar; S: riqueza; DAP: diámetro a la altura del pecho (cm); IL: intensidad de luz; HR: humedad relativa

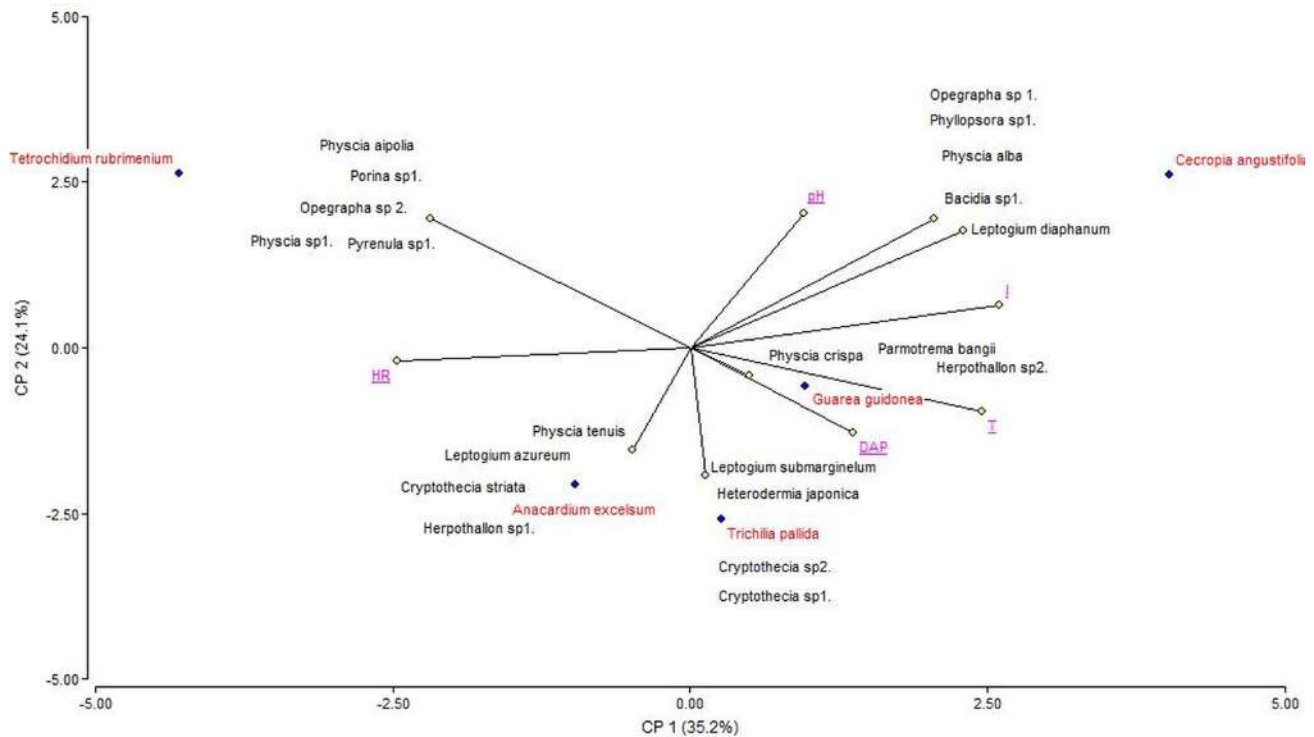


Figura 5. Análisis de componentes principales de la relación entre variables microambientales y especies de líquenes

la familia Parmeliaceae hace parte de la diversidad líquénica del bosque y se ha reportado en un amplio rango de hábitats con abundantes géneros y especies (Leavitt, et al., 2015) en el Neotrópico (Rincón, et al., 2011; Rosabal, et al., 2012a), especialmente en las formaciones vegetales andinas y subandinas (Aguirre, 2008).

El remanente de bosque presenta un ensamble de especies líquénicas particular, donde se destacan *Bacidia* sp., *C. striata*, *L. diaphanum*, *Herpothallon* sp.2 y *Cryptothecia* sp.1, lo que contrasta con los hallado en estudios locales en la zona urbana y periurbana de la ciudad de Ibagué (Tolima, Colombia), en los cuales se registra la abundancia de las especies *Physcia undulata* Moberg., *P. aipolia*, *Candelaria concolor* (Dicks.) Arnold., *Physcia lacinulata* Müll.Arg. y *Pyxine pyxinoidea* (Müll.Arg.) Kalb. (Moreno, et al., en preparación). La mayoría de estas comunidades se caracterizan por tener un talo costroso y folioso, que constituyen las formas de crecimiento más comunes en Colombia (Soto, et al., 2010; Rincón, et al., 2011). Además, debido a la heterogeneidad ambiental de la zona andina colombiana, se conforman microhábitats que diversifican las comunidades de líquenes cortícolas (Grandstein, et al., 1996) y generan el establecimiento de biotipos útiles para la bioindicación del estado de perturbación o conservación de un bosque (Ramírez, et al., 2016).

Las especies de líquenes del bosque El Espejo muestran una alta especificidad por el forófito, dado que las especies arbóreas seleccionadas en el área de estudio son las de mayor dominancia en la comunidad vegetal. Esta condición difiere

de los resultados obtenidos por Cáceres & Lücking (2007) y Soto, et al. (2012), en cuyos estudios se reporta una limitada asociación directa entre líquen y forófito en áreas con gran diversidad de árboles con una mayor oferta de sustratos y menos probabilidad de preferencia. El forófito *A. excelsum* presentó la mayor especificidad de especies líquénicas, sin embargo, es probable que al ampliar el muestreo en los demás flancos y en los diferentes estratos verticales, se evidencien especies compartidas con los demás forófitos.

Por otro lado, el agrupamiento de las especies de líquenes en el bosque se encuentra influenciado por los factores microambientales que aumentan significativamente su diversidad (Cáceres, et al., 2007; Soto, et al., 2012), especialmente por las variables del pH, el DAP, la temperatura y la intensidad lumínica, que, según Wolf (1993a,b), Holz (2003), Soto, et al. (2012) y Simijaca, et al. (2018), afectan el establecimiento de las comunidades líquénicas en los forófitos y se relacionan directamente con el desarrollo de rasgos funcionales como el tipo de fotobionte, la forma de crecimiento, la estructura reproductiva y el contenido de metabolitos secundarios (Mossman, et al., 2013; Benítez et al., 2018).

## Conclusiones

El remanente de bosque subandino “El Espejo” presenta una significativa diversidad líquénica con preferencias específicas por forófitos. Las condiciones de pH ácido, de la penetración de luz media, de diámetro amplio y de temperatura superior a 28 °C, son determinantes para el establecimiento de la



especies de líquenes, en tanto que la humedad relativa no representa una variable ambiental que influya directamente en el ensamblaje de la comunidad líquenica del bosque.

### Contribución de los autores

Los tres autores participaron en el diseño, ejecución y análisis de los datos, así como en la elaboración y ajuste del manuscrito.

### Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

### Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el Convenio entre la Universidad de Ibagué y la Gobernación del Tolima, código 17-484-SEM.

### Referencias

- Aguirre, J.** (2008). Diversidad y Riqueza de los líquenes en la región natural andina o sistema cordillerano. En O. Rangel. (Ed.), Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia. Bogotá D.C., Colombia: Editorial Universidad Nacional de Colombia. p. 337-382.
- Ardila, A., Moncada, B., Lücking, R.** (2014). Epiphyte homogenization and de-diversification on alien *Eucalyptus* versus native *Quercus* forest in the Colombian Andes: A case study using lirellate Graphidaceae lichens. *Biodiversity and Conservation*. **24**: 1239-1252. Doi: 10.1007/s10531-014-0855-7
- Benítez, A., Aragón, G., González, Y., Prieto, M.** (2018). Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*. **86**: 18-26. Doi: 10.1016/j.ecolind.2017.12.021
- Cáceres, M., Lücking, R., Rambold, G.** (2007). Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progress*. **6**: 117-136. Doi: 10.1007/s11557-007-0532-2
- Casanoves, F., Balzarini, M.G., Di Rienzo, J.A., González, L., Tablada, E., Robledo, C.W.** (2012). InfoStat, versión 2012. Manual de Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. Editorial Brujas Argentina.
- Chaparro, M. & Aguirre, J.** (2002). Hongos liquenizados. Bogotá D.C., Colombia. Editorial Universidad Nacional de Colombia. 220 pp.
- Dahlman, L. & Palmqvist, K.** (2003). Growth in two foliose tripartite lichens, *Nephroma arcticum* and *Peltigera aphthosa*: Empirical modeling of external vs internal factors. *Functional Ecology*. **17**: 821-831. Doi: 10.1046/j.0269-8463.2003.00804.x
- Esquivel, H. & Nieto, A.** (2003). Diversidad florística de la cuenca alta del río Combeima. Ibagué, Colombia. Editorial León Gráficas. 190 pp.
- Estrabou, C.** (2007). Preferencias de forófito por los líquenes en el bosque chaqueño oriental. *Bosque*. **28**: 46-49. Doi: 10.4067/S0717-92002007000100007
- Estrabou, C., Quiroga, C., Rodríguez, J.M.** (2014). Lichen community diversity on a remnant forest in south of Chaco region (Córdoba, Argentina). *Bosque*. **35**: 49-55. Doi: 10.4067/S0717-92002014000100005
- Gradstein, R., Hietz, P., Lücking, R., Luecking, A., Sipman, H., Vester, H., Wolf, J., Gardette, E.** (1996). How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica*. **2**: 59-72.
- Gradstein, S.R., Nadkarni, N.M., Krömer, T., Holz, I., Nöske, N.** (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana*. **24**: 105-111. Doi: 10.2307/41750962
- Green, T.G. & Lange, O.** (1991). Ecophysiological adaptations of the lichen genera *Pseudocyphellaria* and *Sticta* to south temperate rainforests. *Lichenologist*. **23**: 267-282. Doi: 10.1017/S0024282991000427
- Henskens, F., Green, T.G., Wilkins, A.** (2012). Cyanolichens can have both cyanobacteria and green alga in a common layer as major contributors to photosynthesis. *Annals of Botany*. **110**: 555-563. Doi: 10.1093/aob/mcs108
- Hernández, Y., Díaz, A., Rowe, J.** (1998). Distribución de los macrolíquenes corticícolas y su relación con la vegetación en el Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz, S de España). *Acta Botánica Malacitana*. **23**: 43-50.
- Herrera, M., Lücking, R., Pérez, R.E., Miranda, R., Sánchez, N., Barcenás, A., Carrizosa, A., Zambrano, A., Ryan, B., Nash, T.** (2014). Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl.* **85**: S82-S99. Doi: 10.7550/rmb.37003
- Holz, I.** (2003). Diversidad y Ecología de las briófitas y líquenes macro en primaria y secundaria Bosques Montanos *Quercus*, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Tesis Doctorado en Ciencias. Gotinga, Alemania. Facultad de Ciencias, Universidad de Gotinga.
- Johansson, D.** (1974). Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest. *Acta Phytogeografica Suecica*. **59**: 1-136.
- Käffer, M.I., Ganade, G., Marcelli, M.P.** (2009). Lichen diversity and composition in *Araucaria* forests and tree monocultures in southern Brazil. *Biodiversity and Conservation*. **18**: 3543-3561. Doi: 10.1007/s10531-009-9659-6
- Komposch, H. & Hafellner, J.** (2000). Diversity and vertical distribution of lichens in a Venezuelan tropical lowland rain forest. *Selbyana*. **21**: 11-24.
- Leavitt, S.D., Kraichak, E., Nelsen, M.P., Altermann, S., Divakar, P.K., Alors, D., Esslinger, T.L., Crespo, A., Lumbsch, H.T.** (2015). Fungal specificity and selectivity for algae play a major role in determining lichen partnerships across diverse ecogeographic regions in the lichen-forming family Parmeliaceae (Ascomycota). *Molecular Ecology*. **24**: 3779-3797. Doi: 10.1111/mec.13271
- Li, S., Liu, W., Li, D.** (2013). Epiphytic lichens in subtropical forest ecosystems in southwest China: Species diversity and implications for conservation. *Biological Conservation*. **159**: 88-95. Doi: 10.1016/j.biocon.2012.12.027
- Lijteroff, R., Lima, L., Prieri, B.** (2009). Uso de líquenes como bio-indicadores de contaminación atmosférica en la ciudad de San Luis, Argentina. *Rev. Int. Contam. Ambient.* **25**: 111-120.
- Lücking, R.** (1999). Ecology of foliicolous lichens at the "Botarrama" trail (Costa Rica), a neotropical rain forest. I. Species composition and its ecogeographical implications. *Biotropica*. **31**: 553-564. Doi: 10.1111/j.1744-7429.1999.tb00402.x

- Lücking, R., Aptroot, A., Chaves, J.L., Sipman, H.J.M., Umaña, L.** (2008). A first assessment of the tocolichen biodiversity inventory in Costa Rica: The genus *Graphis*, with notes on the genus *Hemithecium* (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae). *Fieldiana Botany*. **46**: 1-126. Doi: 10.3158/0015-0746(2008)46[1:AFAOTT]2.0.CO;2
- Lücking, R., Dal Forno, M., Moncada, B., Coca, L.F., Vargas-Mendoza, L.Y., Aptroot, A., et al.** (2017). Turbo-taxonomy to assemble a megadiverse lichen genus: seventy new species of *Cora* (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae), honouring David Leslie Hawksworth's seventieth birthday. *Fungal Diversity*. **84**: 139-207. Doi: 10.1007/s13225-016-0374-9
- Moncada, B., Coca, L.F., Lücking, R.** (2013). Neotropical members of *Sticta* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) forming photosymbiodemes, with the description of seven new species. *The Bryologist*. **116**: 169-200. Doi: 10.1639/0007-2745-116.2.169
- Moncada, B., Aguirre, J., Lücking, R.** (2014). Ecogeografía del género *Sticta* (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) en Colombia. *Revista Biología Tropical*. **62**: 257-272. Doi: 10.15517/RTB.V62I1.3564
- Moncada, B., Suárez, A., Lücking, R.** (2015). Nueve especies nuevas del género *Sticta* (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) del morfotipo *fuliginosa* sensu lato de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **39**: 50-66. Doi: 10.18257/raccefyfyn.110
- Mossmann, N., de Azevedo, S.M., Lucheta, F., Müller, S.C.** (2013). Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators*. **34**: 22-30. Doi: 10.1016/j.ecolind.2013.04.012
- Nash, T.** (2008). *Lichen Biology*. Cambridge, Gran Bretaña. Editorial Cambridge University.
- Ochoa, D., Cueva, A., Prieto, M., Aragón, G., Benítez, A.** (2015). Cambios en la composición de líquenes epífitos relacionados con la calidad del aire en la ciudad de Loja (Ecuador). *Caldasia*. **37**: 333-343. Doi: 10.15446/Caldasia.v37n2.53867
- Ramírez, N.A., León, M., Lücking, R.** (2016). Uso de biotipos de líquenes como bioindicadores de perturbación en fragmentos de bosque altoandino (Reserva Biológica "Encenillo", Colombia). *Caldasia*. **38**: 31-52. Doi: 10.15446/caldasia.v38n1.57821
- Restrepo, R. & Esquivel, H.** (1996). Estudio taxonómico e importancia ecológica de los líquenes del jardín botánico Alejandro Von Humboldt de la Universidad del Tolima. Tesis Biólogo. Ibagué, Colombia. Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima.
- Rincón, A., Aguirre, J., Lücking, R.** (2011). Líquenes cortícolas en el Caribe colombiano. *Caldasia*. **33**: 331-374.
- Rosabal, D., Burgaz, A., Reyes, O.** (2012a). Diversidad y distribución vertical de líquenes cortícolas en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba. *Bot. Complut.* **36**: 19-30. Doi: 10.5209/rev\_BOCM.2012.v36.39439
- Rosabal, D., Burgaz, A.R., Altamirano, A., Aragón, G.** (2012b). Differences in diversity of corticolous lichens between interior and edge of the Monte Barranca semi-deciduous forest, Santiago de Cuba. *The Bryologist*. **115**: 333-340. Doi: 10.1639/0007-2745-115.2.333
- Rosabal, D., Burgaz, A.R., Reyes, O.J.** (2013). Substrate preferences and phorophyte specificity of corticolous lichens on five tree species of the montane rainforest of Gran Piedra, Santiago de Cuba. *The Bryologist*. **116**: 113-121. Doi: 10.1639/0007-2745-116.2.113
- Simijaca, D., Moncada, B., Lücking, R.** (2018). Bosque de roble o plantación de coníferas, ¿qué prefieren los líquenes epífitos? *Colombia Forestal*. **21**: 123-141.
- Soto, E. & Bolaños, A.** (2010). Diversidad de líquenes cortícolas en el bosque subandino de la finca Zíngara (Cali, valle del cauca). *Revista de Ciencias*. **14**: 35-44.
- Soto, E., Lücking, R., Bolaños, A.** (2012). Especificidad de forofito y preferencias microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de la finca Zíngara, Cali, Colombia. *Biología Tropical*. **60**: 843-856.
- Soto, E., Londoño, V., Diaz, D.** (2015). Epiphytes from a forest type transition zone in the Choco Biogeographic región, Valle del Cauca, Colombia. *Biología Tropical*. **63**: 915-926.
- Sipman, H.J.** (2006). Lichen determination keys available on internet. *Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin*. Fecha de consulta: julio a diciembre de 2018. Disponible en: <http://www.bgbm.org/Sipman/keys/default.htm>
- Wolf, J.** (1993a). Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **80**: 928-960. Doi: 10.2307/2399938
- Wolf, J.** (1993b). Epiphyte communities of tropical montane rain forest in the northern Andes II. Uper montane communities. *Phytocoenologia*. **22**: 53-103. Doi: 10.1127/phyto/22/1993/53

# Influencia de los principales modos anulares hemisféricos y El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) en las fuentes de humedad globales de Mesoamérica

## Influence of the main Annular Hemispheric Modes and ENSO on Mesoamerica's global moisture sources

✉ Rodrigo Castillo<sup>1,\*</sup>, ✉ Raquel Nieto<sup>2</sup>, ✉ Luis Gimeno<sup>2</sup>, ✉ Anita Drumond<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Escuela de Física y Centro de Investigaciones Geofísicas, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica

<sup>2</sup> Environmental Physics Laboratory, Facultad de Ciencias, Universidade de Vigo, Ourense, España

<sup>3</sup> Instituto de Ciências Ambientais, Químicas e Farmacêuticas, Universidade Federal de São Paulo, Diadema, Brazil

### Resumen

Se estudió la influencia de las oscilaciones atmosféricas interanuales de gran escala en la captación y el transporte de humedad proveniente de las principales fuentes oceánicas con impacto en Mesoamérica utilizando el modelo lagrangiano FLEXPART alimentado con los datos del reanálisis ERA-Interim (1979-2012) para evidenciar cómo los cambios en los sumideros de humedad asociados con cada una de estas fuentes de evaporación reproducen los ya conocidos patrones de variación de los sistemas atmosféricos y de precipitación regional de El Niño-Oscilación del Sur y de la Oscilación Ártica. El hallazgo más importante, que no se había registrado antes para la región de Mesoamérica, es la teleconexión con la Oscilación Antártica, lo que revela una correlación estadística más significativa con el transporte de humedad proveniente del Pacífico durante la estación seca y una un poco más débil durante la estación lluviosa. Estos resultados pueden emplearse como predictores del comportamiento de la distribución de la precipitación, especialmente en el momento de su inicio y en el de su primer máximo.

**Palabras clave:** Oscilación Antártica (AAO); Oscilación Ártica (AO); ENOS; Mesoamérica; transporte de humedad; FLEXPART.

### Abstract

The influence of the interannual large-scale atmospheric oscillations in the uptake and moisture transport from the major oceanic moisture sources with impact over Mesoamerica is investigated herein using a sophisticated Lagrangian approach informed by ERA-Interim reanalysis data (1979-2012), which showed how the moisture sinks changes associated with the evaporation sources reproduce the well-known atmospheric systems variation patterns and the regional precipitation linked to El Niño-Southern Oscillation and the Arctic Oscillation. However, the most important result, not revealed before for the Mesoamerican region, is the Antarctic Oscillation teleconnection, which highlights a stronger statistical correlation with the Pacific moisture transport during the dry season and a little weaker correlation during the rainy season. These results may be used as predictors for the precipitation distribution behavior, mainly during its onset period and for its first maximum.

**Keywords:** Antarctic Oscillation (AAO); Arctic Oscillation (AO); ENSO; Mesoamerica; moisture transport; FLEXPART.

### Introducción

La región de estudio es la denominada región climática continental de América Central (CAM), la cual fue identificada como punto caliente del cambio climático por **Giorgi & Francisco** (2000) y está circunscrita por las coordenadas 10°N-30°N de latitud y 116°O-83°O de longitud (Figura 1, mapa superior). Dicha región se utiliza ampliamente para los informes del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (**Nieto, et al.**, 2014a, **Barker, et al.**, 2007). En

el presente estudio, sin embargo, se la denomina región climática continental de Mesoamérica (MAM), ya que se incluyó el territorio de México.

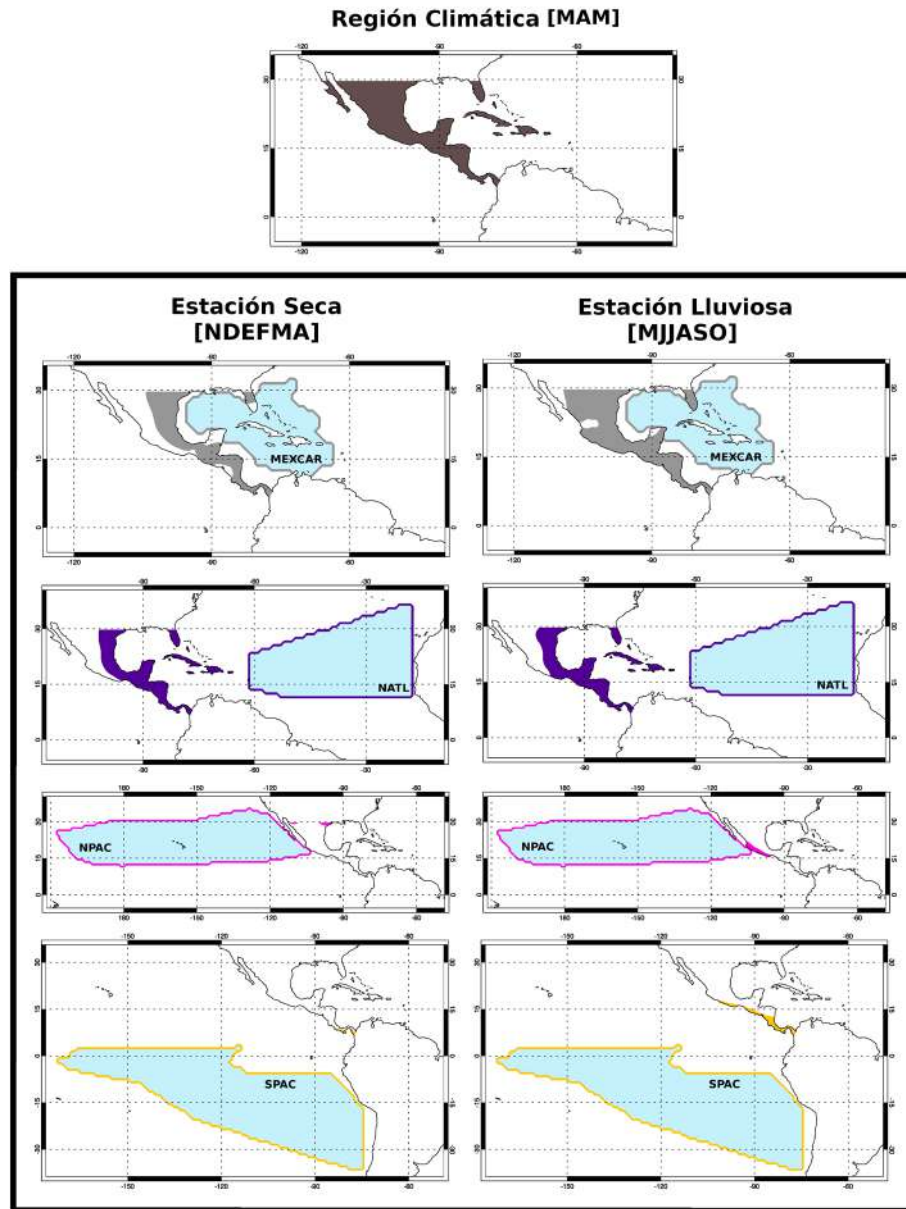
#### \*Correspondencia:

Rodrigo Castillo; [rodrigo.castillorodriguez@ucr.ac.cr](mailto:rodrigo.castillorodriguez@ucr.ac.cr)

Recibido: 21 de marzo de 2019

Aceptado: 30 de octubre de 2019

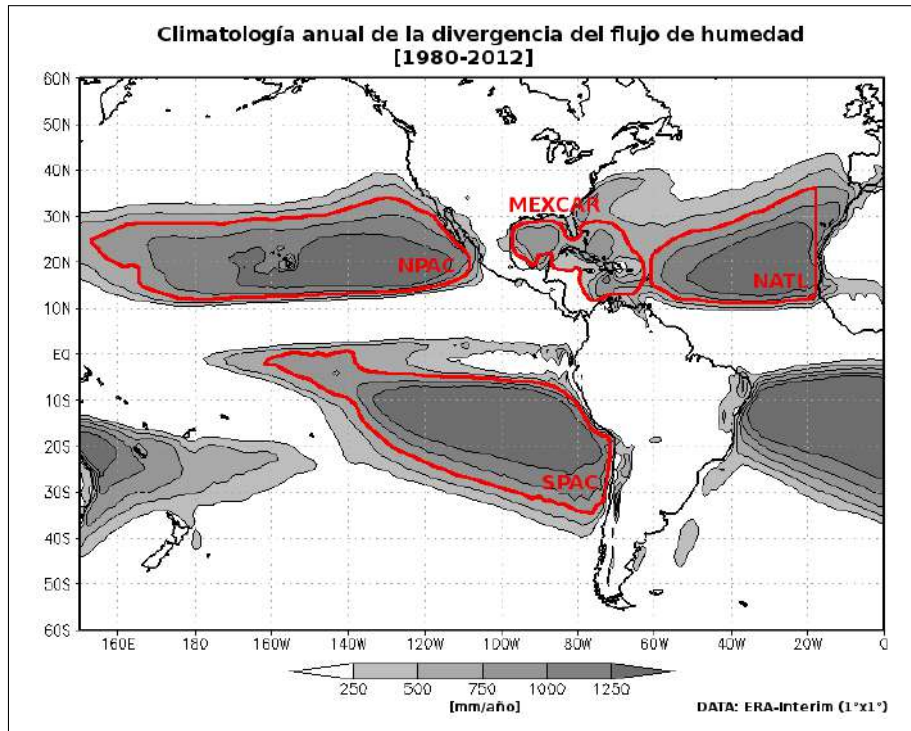
Editor: José Daniel Pabón Caicedo



**Figura 1.** Representación esquemática estacional de la magnitud de los sumideros de humedad provenientes de las principales fuentes oceánicas que afectaron la región climática continental MAM (mapa superior) para el periodo de 1979 a 2012. Solo los valores ( $|E-P < 0|$ ) por encima de 0,05 mm/día se graficaron y se muestran con el mismo color que su respectiva fuente oceánica

La precipitación de una determinada región proviene de la evaporación y la evapotranspiración de regiones continentales, por ejemplo, las selvas tropicales, o de la advección de humedad procedente de regiones oceánicas, cuyo papel en la alimentación de la rama terrestre del ciclo hidrológico es insustituible. El transporte de la humedad a escala global proveniente de las principales fuentes oceánicas ha sido estudiado por Gimeno, *et al.* (2010), quienes caracterizaron doce principales fuentes globales de humedad, de las cuales cuatro tienen impacto en la región MAM: Pacífico Norte, Pacífico Sur, Atlántico Norte y Golfo de México - Mar Caribe (Figura 2).

Si bien las regiones oceánicas determinadas por Gimeno, *et al.* (2010) son las principales fuentes de humedad a escala global, el transporte de humedad desde estas fuentes puede presentar cambios asociados con los principales modos de variabilidad atmosférica interanual: El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), la Oscilación Ártica (*Arctic Oscillation*, AO) y la Oscilación Antártica (*Antarctic Oscillation*, AAO). Por esta razón, Castillo, *et al.* (2014a) utilizaron un enfoque lagrangiano para analizar la variabilidad climática del transporte de humedad desde las principales fuentes oceánicas de escala planetaria para ENOS, en tanto que Nieto, *et al.* (2014b) la analizaron a partir de los modos anulares



**Figura 2.** Principales fuentes oceánicas de humedad que afectaron la región climática continental MAM: climatología anual de la divergencia del integrado vertical del flujo de humedad (mm/año) para el periodo de 1980 a 2012. Las líneas rojas indican el umbral de 750 mm/año, el cual define las fuentes de humedad oceánicas (Gimeno, *et al.*, 2010). Según ese criterio, las cuatro fuentes oceánicas analizadas fueron la del Pacífico Norte (NPAC), el Pacífico Sur (SPAC), el Atlántico Norte (NATL) y el Golfo de México - Mar Caribe (MEXCAR)

hemisféricos. Aunque la metodología para la selección de las composiciones difiere en estos dos trabajos, en ambos se evidenció cómo los cambios en los sumideros de humedad asociados con cada una de estas fuentes de evaporación reproducen los ya conocidos patrones de variabilidad atmosférica y de precipitación a gran escala, aunque en ninguno de estos trabajos se abordó el análisis de una región específica como sumidero de humedad.

En este contexto, y con el fin de examinar la influencia que tienen las oscilaciones atmosféricas de escala global e interanual ENOS, AO y AAO en la captación y el transporte de humedad semestral proveniente de las principales fuentes oceánicas que tienen impacto en la región MAM, se usó el modelo lagrangiano FLEXPART (Stohl, *et al.*, 1998; 2005) alimentado con datos del reanálisis ERA-Interim (Dee, *et al.*, 2011) para el periodo de 1979 a 2012.

El tratamiento semestral estacional responde a que la mayor parte de la región MAM tiene dos estaciones bien definidas, una seca, de noviembre a abril, y otra lluviosa, de mayo a octubre. Este comportamiento se debe principalmente a una combinación de sistemas que involucran la migración latitudinal de la zona de convergencia intertropical (*Intertropical Convergence Zone*, ITCZ), la variación estacional de la radiación solar, que influye en el flujo de calor latente, y los vientos de bajo nivel que interactúan con la orografía local (Alfaro, *et al.*, 2018).

La temporada de lluvias en la parte centro-sur de México, la mayor parte de América Central, y ciertas zonas del Caribe, se caracteriza por una distribución bimodal de las precipitaciones, con máximos entre mayo y junio y septiembre y octubre y un mínimo relativo en julio y agosto (Mosión & García, 1966; Coen, 1973; Magaña, *et al.*, 1999). Este mínimo relativo de la precipitación se conoce como la “sequía” de verano, “canícula” o “veranillo”, dependiendo de la región en la que ocurra (*midsummer drought*, MSD) (Karnauskas, *et al.*, 2013). Sin embargo, cabe destacar que la parte norte de México, que incluye la Sierra Madre Oriental y la Occidental, no tiene este mismo patrón y se rige, en cambio, por la dinámica del monzón de América del Norte, el cual se ve influenciado por los aumentos en el contenido de humedad en la baja tropósfera de la piscina de agua cálida del hemisferio occidental y el papel del chorro de bajo nivel del Caribe (*Caribbean Low Level Jet*, CLLJ) (Amador, 2008) como transportador de humedad para esta región (Wang & Enfield, 2001, 2003; Durán-Quesada, *et al.*, 2017a).

Recientemente, Durán-Quesada, *et al.* (2017b) emplearon la metodología lagrangiana en fuentes de humedad regionales para analizar el papel modulador de ENOS en el suministro de humedad que alimenta la precipitación en la región de América Central, el cual ya había sido establecido por Maldonado, *et al.* (2016) como el principal modo de

variabilidad interanual en el control de las características del MSD a través del patrón de dipolo de la temperatura superficial del mar (*sea surface temperature*, SST) en las aguas vecinas a Centroamérica. Sin embargo, a pesar de que los trabajos de **Maldonado, et al.** (2016) y **Durán-Quesada, et al.** (2017b) evidencian que ENOS es el principal modo de variabilidad del control de las variaciones interanuales de las características atmosféricas regionales mediante la SST, no ha habido estudios que analicen si esa variabilidad puede estar relacionada con los modos anulares hemisféricos.

Por todo lo expuesto, en este trabajo se propuso hacer un análisis unificado de las oscilaciones atmosféricas de escala global e interanual guiado por un mismo criterio de selección de los años incluidos en las composiciones de las diferentes fases de las oscilaciones en estudio con base en los periodos semestrales (seco y lluvioso), los cuales responden a los mecanismos atmosféricos prevalentes en la mayor parte del territorio mesoamericano, subsanando así las discrepancias metodológicas encontradas en los trabajos de **Castillo, et al.** (2014a) y **Nieto, et al.** (2014b), e incorporando la pregunta de si hay variabilidad interanual relacionada con la AO y la AAO.

### Datos y metodología

En la Figura 2 se aprecian las principales fuentes de humedad oceánica que afectan a la región continental MAM, las cuales se determinaron siguiendo los mismos criterios de **Gimeno, et al.** (2010), pero considerando un periodo de 33 años. Las cuatro principales fuentes de humedad oceánica consideradas fueron: Pacífico Norte (NPAC), Pacífico Sur (SPAC), Atlántico Norte (NATL) y Golfo de México - Mar Caribe (MEXCAR).

Para analizar la transferencia del contenido de humedad en el aire entre lugares, se utilizó la integral vertical del flujo de vapor de agua, la cual proporciona una aproximación al transporte de humedad en la atmósfera y se define como:

$$\Theta = \frac{1}{g} \int_0^{p_s} q \bar{V} dp \quad (1),$$

donde  $g$  es la aceleración debida a la gravedad,  $q$  es la humedad específica,  $p_s$  es la presión de la superficie y  $\bar{V}$  es el vector del viento horizontal. Teniendo en cuenta la ecuación de conservación de la masa, se puede describir el balance hidrológico en la atmósfera mediante la siguiente relación:

$$\frac{\partial W}{\partial t} + \nabla \cdot \Theta = E - P \quad (2),$$

donde  $W$  es el agua precipitable dada por:

$$W = \frac{1}{g} \int_0^{p_s} q dp \quad (3).$$

En escalas temporales grandes como las consideradas en este estudio, la variación temporal del contenido de agua precipitable en la columna vertical es despreciable,

por lo que la integral vertical del transporte de humedad será equivalente a la evaporación neta ( $E$ ) menos la precipitación neta ( $P$ ) (**Trenberth & Guillemot**, 1998), como se muestra a continuación:

$$\nabla \cdot \Theta = E - P \quad (4).$$

Para realizar este estudio se empleó la metodología desarrollada por **Stohl & James** (2004, 2005) y el modelo lagrangiano de dispersión de partículas FLEXPART, versión 9.0 (**Stohl, et al.**, 1998, 2005), inicializado con datos del reanálisis ERA-Interim (**Dee, et al.**, 2011) para un periodo de 33 años (noviembre de 1979 a octubre de 2012). Se recurrió a este conjunto de datos porque se ha demostrado que el rendimiento del ERA-Interim en la reproducción del ciclo hidrológico y en términos de cierre del balance hídrico es mucho mejor que el del ERA-40 (**Trenberth, et al.**, 2011), y que el de productos más recientes de reanálisis como el MERRA y el CFSR (**Lorenz & Kunstmann**, 2012). Además, desde sus inicios la evaluación espacial del modelo FLEXPART se ha hecho con datos provenientes del *European Centre for Medium-Range Weather Forecasts* (ECMWF) (**Stohl, et al.**, 1998), lo que le otorga mayor confiabilidad.

Los datos de los años anteriores a 1979 no se utilizaron para ejecutar el modelo FLEXPART, ya que los resultados del reanálisis anteriores a la inclusión de los datos de satélite se consideran de insuficiente calidad (especialmente los referentes a los océanos) (**Bengtsson, et al.**, 2004), principalmente por dos razones: (i) el modelo FLEXPART utiliza variables derivadas como datos de entrada, por ejemplo, el viento zonal ( $u$ ), el viento meridional ( $v$ ) y la humedad específica ( $q$ ), los cuales no son fiables antes de esta fecha, pues son muy propensos a errores, lo que se refleja en los resultados del modelo (**Stohl, et al.**, 2005), y (ii) es imposible trabajar con datos obtenidos antes de la incorporación de las imágenes de satélite en el reanálisis a partir de 1979. Antes de esta fecha, no había suficientes observaciones sobre las grandes áreas oceánicas y los conjuntos de datos son mucho menos confiables (**Bengtsson, et al.**, 2004; **Uppala, et al.**, 2005).

Los modelos lagrangianos calculan las trayectorias de un gran número de pequeñas parcelas infinitesimales de aire (denominadas “partículas”) para modelar el transporte y la difusión de trazadores atmosféricos (**Stohl, et al.**, 2005). Al inicio de la ejecución del modelo, la atmósfera fue “rellenada” de manera homogénea con partículas de igual masa, cada una de las cuales representa una fracción de la masa atmosférica total (**Stohl & James**, 2004, 2005). Durante la ejecución, estas partículas son advectadas usando el campo de velocidad tridimensional del reanálisis, con movimientos turbulentos estocásticos y convectivos superpuestos. En la capa atmosférica límite (*planetary boundary layer*, PBL), estos movimientos aleatorios se calcularon mediante la solución de las ecuaciones de Langevin para la turbulencia gaussiana (**Stohl & Thomson**, 1999). Estas ecuaciones usan escalas de tiempo lagrangiano y desviaciones estándar

para las componentes de viento, que se calculan utilizando los parámetros de la PBL del ECMWF (Hanna, 1984). La altura de la PBL se determina mediante una combinación del número de Richardson y la técnica de elevación de la parcela (Vogelezang & Holtslag, 1996); se asume que la turbulencia por fuera de la PBL es muy pequeña. Además, el conjunto de datos globales no resuelve las células convectivas individuales, sino que reproduce los efectos de convección a gran escala.

Las posiciones de las partículas y la humedad específica ( $q$ ) se registran cada seis horas. Así, los aumentos (evaporación,  $e$ ) y disminuciones (precipitación,  $p$ ) en la humedad de la partícula a lo largo de la trayectoria se calculan a partir de cambios en la humedad específica ( $q$ ) con respecto al tiempo, como lo muestra la ecuación 5:

$$e - p = m \frac{dq}{dt} \quad (5),$$

donde  $m$  es la masa de cada partícula.

La suma de los cambios de humedad ( $e - p$ ) de todas las partículas en la columna atmosférica sobre un área específica,  $A$ , genera el flujo de agua dulce superficial ( $E - P$ ), donde  $E$  es la tasa de evaporación por unidad de área y  $P$  es la tasa de precipitación por unidad de área (ecuación 6):

$$E - P \approx \frac{\sum_{k=1}^K (e - p)_k}{A} \quad (6),$$

donde  $K$  es el número total de partículas en la columna atmosférica.

En este trabajo, la atmósfera global se dividió en alrededor de 2 millones de partículas. Cada partícula se rastreó durante 10 días, ya que este es el tiempo medio de residencia del vapor de agua en la atmósfera (Numaguti, 1999). Las trayectorias se calcularon utilizando los datos disponibles del reanálisis con intervalos de seis horas (00, 06, 12 y 18 UTC) y con una resolución espacial de  $1^\circ$  de latitud por  $1^\circ$  de longitud. Se utilizaron los 61 niveles verticales de los datos del reanálisis, de 0,1 a 1.000 hPa, con aproximadamente 14 niveles por debajo de 1.500 m y 23 entre 1.500 m y 5.000 m. Estas partículas se rastrearon hacia adelante en el tiempo en las cuatro regiones oceánicas de estudio para calcular el campo ( $E - P$ ) cada seis horas durante los diez días de transporte y promediar para obtener el campo diario usado para establecer el campo semestral que supera la sensibilidad computacional debida al periodo de tiempo empleado, como se explica más detalladamente en Castillo, et al. (2014b).

El análisis del papel de los patrones de teleconexión climática en la variabilidad de las fuentes oceánicas que afectan los sumideros de humedad de la región climática continental MAM, se hace con la técnica de composiciones. Esta técnica, representada en la ecuación 7, es una herramienta muy conveniente para construir la estimación del estado promedio de una variable condicionada por el valor de un índice externo.

$$\langle X_\Gamma \rangle = \frac{1}{i} \sum_{j=1}^i X_{tj} \quad (7),$$

donde  $\Gamma$  es el compuesto del campo  $X$  condicionado por un índice  $t$  para un número de observaciones  $i$ .

Estas composiciones se hicieron para los campos de los sumideros de humedad ( $E - P < 0$ ) resultantes de las salidas de FLEXPART, los cuales son válidos en la escala de tiempo de este análisis (Castillo, et al., 2014b), y considerando los años de las distintas fases (positivas, negativas y neutras) de las oscilaciones atmosféricas de escala global e interanual.

Para el caso de ENOS, se utilizó el índice oceánico del Niño (*Oceanic Niño Index*, ONI) en la región de El Niño 3.4 ( $5^\circ\text{N}$ - $5^\circ\text{S}$ ,  $120^\circ$ - $170^\circ\text{W}$ ), tomado del *National Oceanic and Atmospheric Administration/Climate Prediction Center* (NOAA/CPC) (Smith, et al., 2008), el cual se basa en el promedio trimestral de las anomalías de la SST calculadas con la base de datos ERSSTv5 (Huang, et al., 2017). Este índice es la principal medida oceánica para el monitoreo, evaluación y predicción de ENOS. En este caso, se hicieron promedios del índice en las estaciones secas (noviembre a abril, NDEFMA) y lluviosas (mayo a octubre, MJJASO) (Tabla 1); luego se determinaron los seis episodios de mayor intensidad de las fases positiva y negativa por estación utilizando los valores umbrales del índice en los percentiles 18 y 82 como se muestra en la Tabla 2, en tanto que para la fase neutra se seleccionaron los años con los índices más cercanos a cero. Se obtuvo, así, la composición de la fase de El Niño (1983, 1987, 1992, 1995, 1998, 2010), la fase de La Niña (1985, 1989, 1999, 2000, 2008, 2011) y la fase neutra (1981, 1982, 1990, 1993, 1994, 2002) para la estación seca, y la composición de la fase de El Niño (1982, 1987, 1991, 1997, 2002, 2009), de la fase de La Niña (1988, 1998, 1999, 2007, 2010, 2011) y de la fase neutra (1980, 1983, 2001, 2003, 2005, 2012) para la estación lluviosa.

Para el índice de la Oscilación Ártica (*Arctic Oscillation Index*, AOI) y el de la Oscilación Antártica (*Antarctic Oscillation Index*, AAOI), se siguió el esquema planteado por Nieto, et al. (2014b) en la selección de las composiciones. Entre las diferentes metodologías comúnmente utilizadas para determinar los eventos extremos de la AO y de la AAO, se pueden citar: (i) las que se formulan a partir del análisis de componentes principales (*principal components*, PC) de alguna variable meteorológica en los extratropicos (por ejemplo, la altura geopotencial, la presión media a nivel del mar, el viento o la temperatura) (Thompson & Wallace, 2000; Nan & Li, 2003); (ii) las que calculan la diferencia entre la presión media zonal normalizada entre dos latitudes usando datos de reanálisis (Gong & Wang, 1999; Li & Wang, 2003), o entre dos puntos seleccionados (Hurrell, 1995), y (iii) las que se basan en datos obtenidos de estaciones de observación (Marshall, 2003; Visbeck, 2009). Según Ho, et al. (2012), hay algunas inconsistencias con respecto a la determinación de los episodios extremos de

ambas oscilaciones, especialmente de la AAO, que se deben principalmente a las diferentes metodologías y conjuntos de datos aplicados en la definición de los índices. Para el AAOI, pero también para el AOI (Ho, *et al.*, 2012), se evidenció que los índices calculados con datos de reanálisis son más efectivos cuando se intenta comprender la relación con sus impactos. Sin embargo, antes de la incorporación de los

datos satelitales (los anteriores a 1979), es probable que los índices basados en el reanálisis no sean confiables, y es mejor elegir aquellos provenientes de estaciones de observación. Tomando esto en consideración, como lo hicieron Nieto, *et al.* (2014b), se valoraron dos índices para cada oscilación con base en diferentes metodologías que usan datos de la presión a nivel del mar normalizada: uno basado en estaciones de observación y otro basado en reanálisis.

**Tabla 1.** Índices estacionales considerados para las composiciones de las fases de El Niño-Oscilación del Sur para el periodo de 1979 a 2012

	ONI		
	Seca	Lluviosa	
1980	0,48	<b>0,20(*)</b>	<b>1980(*)</b>
<b>1981(*)</b>	<b>-0,27(*)</b>	-0,23	1981
<b>1982(*)</b>	<b>0,08(*)</b>	<b>1,15(+)</b>	<b>1982(+)</b>
<b>1983(+)</b>	<b>1,88(+)</b>	<b>0,12(*)</b>	<b>1983(*)</b>
1984	-0,60	-0,37	1984
<b>1985(-)</b>	<b>-0,90(-)</b>	-0,52	1985
1986	-0,37	0,35	1986
<b>1987(+)</b>	<b>1,12(+)</b>	<b>1,42(+)</b>	<b>1987(+)</b>
1988	0,58	<b>-1,22(-)</b>	<b>1988(-)</b>
<b>1989(-)</b>	<b>-1,43(-)</b>	-0,33	1989
<b>1990(*)</b>	<b>0,10(*)</b>	0,33	1990
1991	0,33	<b>0,63(+)</b>	<b>1991(+)</b>
<b>1992(+)</b>	<b>1,47(+)</b>	0,33	1992
<b>1993(*)</b>	<b>0,20(*)</b>	0,37	1993
<b>1994(*)</b>	<b>0,13(*)</b>	0,48	1994
<b>1995(+)</b>	<b>0,77(+)</b>	-0,40	1995
1996	-0,78	-0,33	1996
1997	-0,27	<b>1,65(+)</b>	<b>1997(+)</b>
<b>1998(+)</b>	<b>1,88(+)</b>	<b>-0,70(-)</b>	<b>1998(-)</b>
<b>1999(-)</b>	<b>-1,33(-)</b>	<b>-1,12(-)</b>	<b>1999(-)</b>
<b>2000(-)</b>	<b>-1,37(-)</b>	-0,58	2000
2001	-0,55	<b>-0,18(*)</b>	<b>2001(*)</b>
<b>2002(*)</b>	<b>-0,07(*)</b>	<b>0,83(+)</b>	<b>2002(+)</b>
2003	0,72	<b>0,07(*)</b>	<b>2003(*)</b>
2004	0,32	0,50	2004
2005	0,57	<b>-0,03(*)</b>	<b>2005(*)</b>
2006	-0,62	0,27	2006
2007	0,43	<b>-0,75(-)</b>	<b>2007(-)</b>
<b>2008(-)</b>	<b>-1,37(-)</b>	-0,45	2008
2009	-0,58	<b>0,53(+)</b>	<b>2009(+)</b>
<b>2010(+)</b>	<b>1,17(+)</b>	<b>-1,07(-)</b>	<b>2010(-)</b>
<b>2011(-)</b>	<b>-1,20(-)</b>	<b>-0,68(-)</b>	<b>2011(-)</b>
2012	-0,73	<b>0,17(*)</b>	<b>2012(*)</b>

ONI: Oceanic Niño Index; (+): Niño; (\*): Neutro; (-): Niña

En cuanto al AOI basado en los datos de las estaciones de observación, dado que muchos autores (Thompson & Wallace, 2001) consideran que la Oscilación del Atlántico Norte (*North Atlantic Oscillation*, NAO) es solo la manifestación de la AO en la región atlántica, se usó el índice basado en la diferencia de presión a nivel del mar normalizada entre Lisboa, Portugal, y Stykkisholmur-Reykjavik, Islandia (Hurrell, 1995) (<https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based>). En tanto que para el AOI basado en los reanálisis (*National Centers for Environmental Prediction/ National Center for Atmospheric Research*, NCEP/NCAR) (Kalnay, *et al.*, 1996), se usó el índice definido como la diferencia mensual normalizada de la presión media zonal a nivel del mar entre los 35°N y los 65°N (Li & Wang, 2003) (<http://ljp.gcess.cn/dct/page/65569>). Al igual que con el ONI, se hicieron los promedios estacionales para ambos índices (Tabla 3) estableciendo los seis eventos extremos de cada fase por estación con los valores de umbral de la Tabla 2, y para la fase neutra se seleccionaron los años con los índices más próximos a cero. En la estación seca se obtuvieron las siguientes composiciones: AO(+) (1989, 1990, 1993, 2000, 2007, 2012), AO(-) (1984, 1986, 1996, 2006, 2010, 2011), y en la fase neutra los siguientes:

**Tabla 2.** Valores umbrales de los índices de las oscilaciones atmosféricas de escala global para la selección de los episodios extremos durante el periodo de 1979 a 2012

Percentil	ONI		AOI			
	Seca	Lluviosa	Observación		Reanálisis	
18	-0,85	-0,64	Seca		Lluviosa	
82	-0,75	0,52	Seca		Lluviosa	
18	-0,30	-0,23	-0,74	-0,33		
82	1,19	1,80	0,23	0,50		
Percentil	AAOI					
	Observación		Reanálisis			
18	-0,59	-0,11	-0,62	-0,13		
82	1,05	1,72	0,98	2,20		

ONI: Oceanic Niño Index; AOI: Arctic Oscillation Index; AAOI: Antarctic Oscillation Index



**Tabla 3.** Índices estacionales considerados para las composiciones de las fases de la Oscilación Ártica para el periodo de 1979 a 2012.

	AOI				
	Seca		Lluviosa		
	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis	
<b>1980(*)</b>	0,20	<b>-0,08(*)</b>	-0,70	0,02(*)	1980
<b>1981(*)</b>	-0,22	<b>-0,14(*)</b>	<b>0,05(*)</b>	-0,51(-)	<b>1981(*)</b>
<b>1982(*)</b>	<b>-0,02(*)</b>	0,68	0,22	0,15	1982
1983	1,18	1,00	0,20	<b>0,67(+)</b>	<b>1983(+)</b>
<b>1984(-)</b>	-0,20	<b>-0,30(-)</b>	<b>0,40(+)</b>	0,04(*)	<b>1984(+)</b>
<b>1985(*)</b>	-0,27	<b>0,03(*)</b>	-0,57	0,11	1985
<b>1986(-)</b>	0,00(*)	<b>-0,38(-)</b>	<b>0,03(*)</b>	0,34	<b>1986(*)</b>
1987	0,25	0,75	-0,97(-)	0,18	1987
1988	-0,38(-)	1,03	0,18	0,11	1988
<b>1989(+)</b>	<b>1,32(+)</b>	<b>2,95(+)</b>	<b>0,23(+)</b>	<b>0,70(+)</b>	<b>1989(+)</b>
<b>1990(+)</b>	<b>1,13(+)</b>	<b>2,69(+)</b>	-0,07(*)	0,66(+)	1990
1991	0,37	1,02	-0,08	<b>-0,10(*)</b>	<b>1991(*)</b>
1992	1,10	1,70	0,08	-0,24	<b>1992(*)</b>
<b>1993(+)</b>	<b>1,42(+)</b>	<b>2,32(+)</b>	<b>-1,27(-)</b>	<b>-0,69(-)</b>	<b>1993(-)</b>
1994	2,03(+)	1,56	0,00(*)	<b>0,51(+)</b>	<b>1994(+)</b>
1995	0,90	1,11	<b>-0,80(-)</b>	-0,06(*)	<b>1995(-)</b>
<b>1996(-)</b>	<b>-1,88(-)</b>	<b>-1,97(-)</b>	0,28(+)	-0,38(-)	1996
1997	-0,32(-)	0,68	<b>-1,10(-)</b>	<b>-0,60(-)</b>	<b>1997(-)</b>
1998	0,13(*)	0,78	-0,07(*)	0,67(+)	1998
1999	1,03	1,21	-0,25	0,35	1999
<b>2000(+)</b>	0,60	<b>1,98(+)</b>	<b>0,52(+)</b>	0,17	<b>2000(+)</b>
2001	-0,48(-)	0,19(*)	-0,65	0,25	2001
2002	0,43	1,62	<b>-0,07(*)</b>	-0,27	<b>2002(*)</b>
<b>2003(*)</b>	-0,15	<b>0,12(*)</b>	-0,48	-0,16	<b>2003(-)</b>
2004	0,38	0,72	-0,48	0,32	2004
<b>2005(*)</b>	<b>0,00(*)</b>	<b>0,00(*)</b>	-0,33	0,26	2005
<b>2006(-)</b>	-0,08(*)	<b>-0,73(-)</b>	-0,77(-)	0,19	2006
<b>2007(+)</b>	1,20	<b>1,96(+)</b>	-0,17	0,52(+)	2007
2008	0,05(*)	1,75	0,50(+)	-0,09(*)	2008
2009	1,28(+)	0,61	-0,28	<b>-0,61(-)</b>	<b>2009(-)</b>
<b>2010(-)</b>	<b>-2,00(-)</b>	<b>-1,99(-)</b>	-0,38	<b>0,05(*)</b>	<b>2010(*)</b>
<b>2011(-)</b>	<b>-0,67(-)</b>	<b>-0,48(-)</b>	<b>0,43(+)</b>	0,48	<b>2011(+)</b>
<b>2012(+)</b>	<b>1,50(+)</b>	<b>1,84(+)</b>	<b>-1,98(-)</b>	<b>-0,54(-)</b>	<b>2012(-)</b>

AOI: Artic Oscillation Index; (+): Fase Positiva; (\*): Fase Neutra; (-): Fase Negativa

(1980, 1981, 1982, 1985, 2003, 2005), en tanto que para la estación lluviosa las composiciones fueron: AO(+) (1983, 1984, 1989, 1994, 2000, 2011), AO(-) (1993, 1995, 1997, 2003, 2009, 2012), y en la fase neutra (1981, 1986, 1991, 1992, 2002, 2010).

En el caso del AAOI basado en las estaciones de observación, se usó aquel que empleó 12 estaciones para calcular las medias zonales de la presión a nivel del mar en

40°S y 65°S (Marshall, 2003) (<http://www.nerc-bas.ac.uk/icd/gima/sam.html>), y para el AAOI basado en los reanálisis (NCEP/NCAR) (Kalnay, *et al.*, 1996) se utilizó el índice definido como la diferencia mensual normalizada de la presión media zonal a nivel del mar entre 40°S y 70°S (Nan & Li, 2003) (tomado de: <http://ljp.gcess.cn/dct/page/65609>). En la Tabla 4 se presentan los índices estacionales calculados para el AAOI, que para la estación seca dan como

resultado las siguientes composiciones: AAO(+) (1982, 1999, 2000, 2008, 2011, 2012) y AAO(-) (1980, 1981, 1983, 1985, 1992, 2006), y para la fase neutra, el siguiente: (1984, 1990, 1991, 1997, 2001, 2004), en tanto que para la estación lluviosa las composiciones fueron: AAO(+) (1989, 1993, 1998, 2008, 2010, 2012) y AAO(-) (1980, 1981,

1988, 1992, 1994, 2002), y para la fase neutra fue (1986, 1987, 1991, 1995, 2000, 2005). Los valores umbrales de las fases positiva y negativa de esta selección se presentan en la Tabla 2, y para los de la fase neutra se seleccionaron los años con los índices más próximos a cero, al igual que en los casos anteriores.

**Tabla 4.** Índices estacionales considerados para las composiciones de las fases de la Oscilación Antártica para el periodo de 1979 a 2012.

	AAOI				
	Seca		Lluviosa		
	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis	
<b>1980(-)</b>	<b>-1,54(-)</b>	<b>-1,70(-)</b>	-0,47	<b>-0,76(-)</b>	<b>1980(-)</b>
<b>1981(-)</b>	<b>-0,93(-)</b>	<b>-0,84(-)</b>	<b>-0,67(-)</b>	<b>-0,96(-)</b>	<b>1981(-)</b>
<b>1982(+)</b>	<b>1,94(+)</b>	<b>2,33(+)</b>	0,36	0,55(*)	1982
<b>1983(-)</b>	<b>-1,23(-)</b>	<b>-0,48(-)</b>	0,46	1,41	1983
<b>1984(*)</b>	<b>0,17(*)</b>	0,64	-0,15(*)	0,80	1984
<b>1985(-)</b>	<b>-0,74(-)</b>	-0,10(*)	0,57	1,47	1985
1986	-0,36	0,57	<b>0,14(*)</b>	-0,26(-)	<b>1986(*)</b>
1987	-0,75(-)	0,11(*)	0,24	<b>0,32(*)</b>	<b>1987(*)</b>
1988	0,40	1,18	<b>-2,53(-)</b>	<b>-0,46(-)</b>	<b>1988(-)</b>
1989	0,83	1,59	<b>0,99(+)</b>	<b>2,31(+)</b>	<b>1989(+)</b>
<b>1990(*)</b>	<b>-0,03(*)</b>	0,61	-0,55	0,62	1990
<b>1991(*)</b>	<b>-0,07(*)</b>	<b>0,49(*)</b>	-0,22	<b>0,04(*)</b>	<b>1991(*)</b>
<b>1992(-)</b>	<b>-0,73(-)</b>	<b>-1,12(-)</b>	<b>-0,79(-)</b>	<b>-0,77(-)</b>	<b>1992(-)</b>
1993	0,40	-0,53(-)	<b>1,73(+)</b>	<b>2,58(+)</b>	<b>1993(+)</b>
1994	1,16(+)	1,43	<b>-0,69(-)</b>	0,17(*)	<b>1994(-)</b>
1995	0,38	1,13	<b>-0,09(*)</b>	0,59	<b>1995(*)</b>
1996	0,32(*)	1,53	-0,41	0,22(*)	1996
<b>1997(*)</b>	0,38	<b>0,42(*)</b>	0,60	1,45	1997
1998	0,33	1,36	<b>1,28(+)</b>	<b>2,73(+)</b>	<b>1998(+)</b>
<b>1999(+)</b>	<b>1,55(+)</b>	<b>2,33(+)</b>	1,06(+)	1,72	1999
<b>2000(+)</b>	<b>2,10(+)</b>	<b>2,64(+)</b>	<b>-0,18(*)</b>	0,67	<b>2000(*)</b>
<b>2001(*)</b>	<b>-0,29(*)</b>	<b>-0,04(*)</b>	0,18(*)	2,07	2001
2002	0,98	1,56	<b>-1,60(-)</b>	<b>-1,40(-)</b>	<b>2002(-)</b>
2003	0,33	0,58	0,20	1,33	2003
<b>2004(*)</b>	<b>0,06(*)</b>	<b>0,47(*)</b>	0,87	1,89	2004
2005	0,63	0,92	<b>-0,10(*)</b>	0,77	<b>2005(*)</b>
<b>2006(-)</b>	<b>-0,40</b>	<b>-0,11(-)</b>	0,81	1,66	2006
2007	0,46	0,77	-1,23(-)	0,26(*)	2007
<b>2008(+)</b>	<b>1,05(+)</b>	<b>1,72(+)</b>	0,97	<b>2,33(+)</b>	<b>2008(+)</b>
2009	0,85	1,71	-0,25	0,65	2009
2010	-0,42	0,73	<b>2,02(+)</b>	<b>4,15(+)</b>	<b>2010(+)</b>
<b>2011(+)</b>	<b>1,052(+)</b>	<b>1,79(+)</b>	-0,23	1,01	2011
<b>2012(+)</b>	1,04	<b>1,81(+)</b>	<b>1,23(+)</b>	<b>2,37(+)</b>	<b>2012(+)</b>

AAOI: Antarctic Oscillation Index; (+): Fase Positiva; (\*): Fase Neutra; (-): Fase Negativa

## Resultados y discusión

En la Tabla 5 se presenta la cuantificación semestral del aporte de humedad, ( $|E - P < 0|$ ) de cada fuente oceánica a la precipitación en la región de análisis (Figura 1, mapa superior), de las cuales la que más humedad aporta es la MEXCAR en ambas estaciones (**Durán-Quesada, et al., 2010**). Sin embargo, cabe destacar que no solo la magnitud de esta contribución aumenta en la estación lluviosa (pues pasa de 17,2 mm/día en la época seca a 38,2 mm/día en la época lluviosa), sino también su porcentaje relativo comparado con el total de la estación que registra la precipitación proveniente de la MEXCAR. A esta le sigue la fuente NATL, que también aumenta la magnitud de su aporte de humedad en la estación lluviosa (pasando de 11,1 mm/día en la época seca a 17,7 mm/día en la época lluviosa), pero cuyo porcentaje relativo disminuye con respecto al total de la estación. Se destaca que estas son las dos principales fuentes oceánicas que aportan humedad a la región climática continental MAM, ya que el aporte de las fuentes NPAC y SPAC es muy pequeño. A pesar de ello, ambas fuentes incrementan no solo la magnitud de su aporte de humedad en la estación lluviosa (pasando de 1,0 y 0,5 mm/día en el periodo seco a 3,6 y 1,9 mm/día en el periodo lluvioso, respectivamente), sino también su porcentaje relativo de precipitación.

Los patrones climatológicos de la precipitación proveniente de estas fuentes oceánicas de humedad fueron estudiados por **Gimeno, et al. (2010, 2013)** desde una perspectiva global. Sin embargo, en el presente estudio se retomó el análisis con un enfoque regionalizado que consideró los periodos semestrales, cuyos resultados para el campo medio estacional de los sumideros de humedad se presentan en la Figura 1. En el caso de la MEXCAR durante la estación seca, se observa un aporte de humedad sobre todo el Caribe, con excepción de la península de Yucatán. Por el contrario, en la vertiente del Pacífico no hay transporte hacia la Sierra Madre Occidental ni hacia la del Sur, así como tampoco hasta El Salvador ni el Pacífico de Nicaragua. En la estación lluviosa la contribución de humedad proveniente de la MEXCAR se percibe en casi toda la región, donde existe un claro transporte hacia la Sierra Madre Occidental, exceptuando los territorios de Nayarit y Aguas Calientes, los cuales no se ven afectados por esta fuente. También cabe destacar que esta fuente no tiene influencia sobre Mérida, en la península de Yucatán, ni tampoco sobre las Antillas Mayores en ninguna de las estaciones, dado que el transporte de humedad hacia estos territorios proviene de la fuente NATL.

La cobertura espacial del aporte de humedad proveniente de la fuente NATL en la región es bastante semejante en ambas estaciones, con una contribución desde el norte hasta el sur y una fuerte influencia en la vertiente Caribe, lo que demuestra la gran importancia que tiene el aporte de humedad de esta fuente en América Central (**Durán-Quesada, et al., 2010**). **Castillo, et al. (2011, 2014b)** analizaron los aspectos climatológicos del transporte de humedad desde esta fuente oceánica hacia la región continental y

**Tabla 5.** Cuantificación de la magnitud de los sumideros de humedad provenientes de las principales fuentes oceánicas que afectaron la región climática continental MAM en las estaciones seca (NDEFMA) y lluviosa (MJJASO) durante el periodo de 1979 a 2012

	mm/día		%	
	Seca	Lluviosa	Seca	Lluviosa
<b>MEXCAR</b>	17,2	38,2	57,8	62,3
<b>NATL</b>	11,1	17,7	37,2	28,8
<b>NPAC</b>	1,0	3,6	3,3	5,8
<b>SPAC</b>	0,5	1,9	1,7	3,1
	29,7	61,4	100	100

**MEXCAR:** Golfo de México - Mar Caribe; **NPAC:** Pacífico Norte; **NATL:** Atlántico Norte; **SPAC:** Pacífico Sur

evidenciaron que el movimiento estacional del anticiclón subtropical del Atlántico (*North Atlantic Subtropical High*, NASH) y la ITCZ son los elementos dinámicos reguladores del comportamiento de las precipitaciones generadas por el vapor de agua proveniente de esta fuente. En cuanto a las fuentes NPAC y SPAC, su pequeño aporte de humedad se da en lugares específicos de la región MAM, y cabe anotar que para la estación seca, la NPAC aporta humedad a Tucson y a Texas, en tanto que SPAC lo hace en Panamá y el Pacífico sur de Costa Rica. Por otra parte, en la estación lluviosa la NPAC influye en el Pacífico sur de México, en tanto que SPAC lo hace en la costa Pacífica desde el sur de México hasta Panamá.

La importancia de analizar los factores que gobiernan la variabilidad climática de esta región radica en que gran parte de esta zona geográfica se ha asociado con proyecciones de cambio climático como las reducciones medianas pero significativas, de 5 a 10 %, en la precipitación en el norte de América Central relacionada con el desplazamiento hacia el sur de la ITCZ en el periodo de 2050 a 2099 (**Hidalgo, et al., 2013**), así como con cambios significativos en la duración del MSD, el cual se prevé que aumentará más de una semana y su precipitación mínima disminuirá más del 26 % en promedio en la mayoría de la zona del Pacífico de Nicaragua, Honduras, El Salvador y Guatemala (**Maurer, et al., 2017**), lo que se traduce en condiciones más secas en los países del istmo centroamericano para finales del siglo XXI (**Castillo, et al., 2018**), incluido todo el territorio de Costa Rica (**Castillo, et al., 2017**).

En la Tabla 6 se muestran las correlaciones, con un valor umbral de  $\pm 0,29$ , entre las series estacionales de tiempo de la magnitud de los sumideros de humedad en la región MAM y los índices de los modos de variabilidad climática con un nivel de confianza estadístico mayor al 95 %. Se puede observar que ENOS tuvo una influencia significativa en la estación seca en las fuentes NPAC y SPAC, en tanto que en la estación lluviosa su alcance se extendió hacia las cuatro fuentes. En el caso de los modos anulares, la AO

afectó de forma significativa durante la estación seca en las fuentes MEXCAR y NATL, en tanto que la AAO tuvo un impacto mucho mayor en las fuentes NPAC y SPAC durante la estación seca que durante la lluviosa, pues resultó significativa solo con los índices obtenidos del reanálisis en esta época del año.

Con la finalidad de indagar si las correlaciones obtenidas entre los sumideros de humedad debidos a la NPAC y la SPAC con la AAO están asociadas con un elemento detonador en común (ENOS), se hizo una correlación parcial entre ( $|E - P < 0|$ ) y AAO dejando constante el ONI. Además, se mantuvo el mismo valor umbral y el mismo intervalo de confianza estadística utilizados en los cálculos de la Tabla 6, y se pudo observar (Tabla 7) que efectivamente se mantiene el mismo comportamiento, con excepción de la fuente NPAC que pierde su correlación en la estación lluviosa.

En la Tabla 8 se presenta la cuantificación de la modulación semestral de los modos de variabilidad climática en el transporte de humedad hacia la región MAM. Las representaciones esquemáticas de la influencia espacial de las fases positiva y negativa de las oscilaciones atmosféricas en la precipitación se calcularon a partir de las diferencias de las composiciones de estas fases con respecto a la composición de la fase neutral. Para dotar de significado estadístico a los resultados obtenidos, se aplicó una prueba de *bootstrapping* (Efron, 2003) con un nivel de confianza del intervalo mayor de 90 %. Dichos resultados se presentan en la Figura 3 para ENOS, en la Figura 4 para la AO y en la Figura 5 para la AAO. Cabe destacar que para la AO solo se muestran las fuentes MEXCAR y NATL, dado que NPAC y SPAC no mostraron diferencias significativas con respecto a la composición de los años neutros.

**El Niño-Oscilación del Sur.** Con respecto a los resultados que están dentro del nivel de confianza estadístico del 95 % cabe resaltar la correlación positiva de ENOS con la precipitación proveniente de las fuentes NPAC y SPAC durante la estación seca, en la cual durante la fase de El Niño se registra un incremento en los sumideros de humedad, en tanto que La Niña ocurre una disminución. Este comportamiento de la humedad proveniente de la NPAC se puede establecer reconstruyendo los eventos extremos debidos a ENOS a partir de los anillos de los árboles de la Sierra Madre Occidental y el sur de las Grandes Llanuras, en donde los eventos cálidos (El Niño) favorecen las condiciones húmedas y frías desde octubre hasta marzo, mientras que en la fase fría (La Niña) el clima es opuesto (seco y cálido) (Stahle & Cleaveland, 1993). Este comportamiento se explica por el efecto específico de ENOS en la interacción entre los sistemas atmosféricos de latitudes medias y los trópicos, lo que hace que el flujo del chorro subtropical que atraviesa el Golfo de México y el sureste de los Estados Unidos se intensifique durante los periodos de El Niño y se debilite en los de La Niña, y sugiere el aumento de la incursión de aire frío en la región durante los primeros y su disminución durante los segundos (Schultz, et al., 1998).

**Tabla 6.** Coeficientes de la correlación de Pearson entre las series estacionales de tiempo de los sumideros de humedad ( $|E - P < 0|$ ) provenientes de las principales fuentes oceánicas que afectaron la región climática continental MAM y los índices de las oscilaciones atmosféricas de escala global durante el periodo de 1979 a 2012 con un nivel de confianza estadístico mayor al 95 %

	ONI	
	Seca	Lluviosa
MEXCAR	----	-0,39
NATL	----	0,41
NPAC	0,65	-0,55
SPAC	0,74	-0,37

	AOI	
	Observación	Reanálisis
	Seca	
MEXCAR	0,40	0,51
NATL	0,36	0,46

	AAOI		
	Observación	Reanálisis	Reanálisis
	Seca		Lluviosa
NPAC	-0,58	-0,55	0,38
SPAC	-0,73	-0,69	0,47

MEXCAR: Golfo de México - Mar Caribe; NPAC: Pacífico Norte; NATL: Atlántico Norte; SPAC: Pacífico Sur; ONI: Oceanic Niño Index; AOI: Artic Oscillation Index; AAOI: Antarctic Oscillation Index

**Tabla 7.** Coeficientes de la correlación parcial de Pearson entre las series estacionales de tiempo de los sumideros de humedad ( $|E - P < 0|$ ) provenientes de las principales fuentes oceánicas que afectaron la región climática continental MAM y la AAOI al mantener constante el índice ONI durante el periodo de 1979 a 2012 con un nivel de confianza estadístico mayor al 95 %

	AAOI/ONI		
	Observación	Reanálisis	Reanálisis
	Seca		Lluviosa
NPAC	-0,40	-0,38	--
SPAC	-0,63	-0,59	0,41

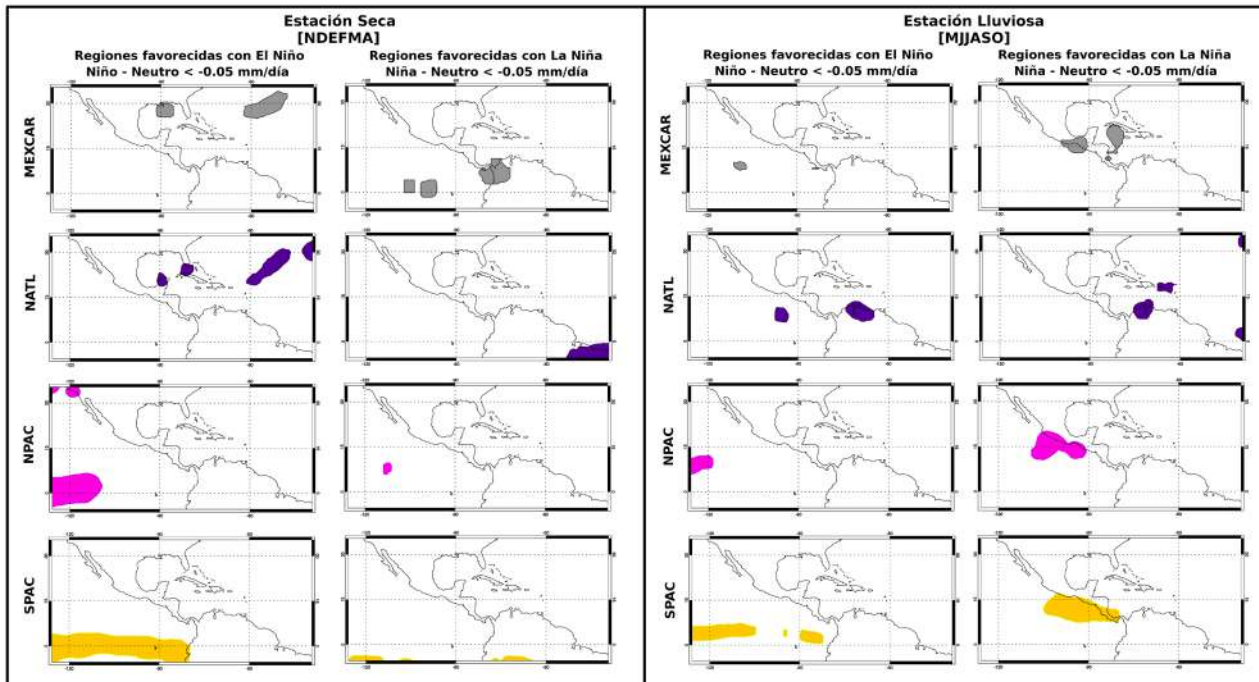
NPAC: Pacífico Norte; SPAC: Pacífico Sur; ONI: Oceanic Niño Index; AAOI: Antarctic Oscillation Index

Dado que el CLLJ y el chorro de bajo nivel del Chocó (*Chocó low level jet*, CJ) (Poveda & Mesa, 1999) son los principales transportadores de humedad hacia la región de América Central, el estudio de sus mecanismos es clave para determinar la estacionalidad de la lluvia forzada a gran escala sobre esta región (Durán-Quesada, et al., 2017b). En el caso del comportamiento del transporte de humedad proveniente de la SPAC durante la estación seca en las fases de ENOS, podría decirse que responde a la dinámica de los vientos en niveles bajos debida al CLLJ y al CJ, con una reducción de la magnitud de los vientos del CLLJ durante

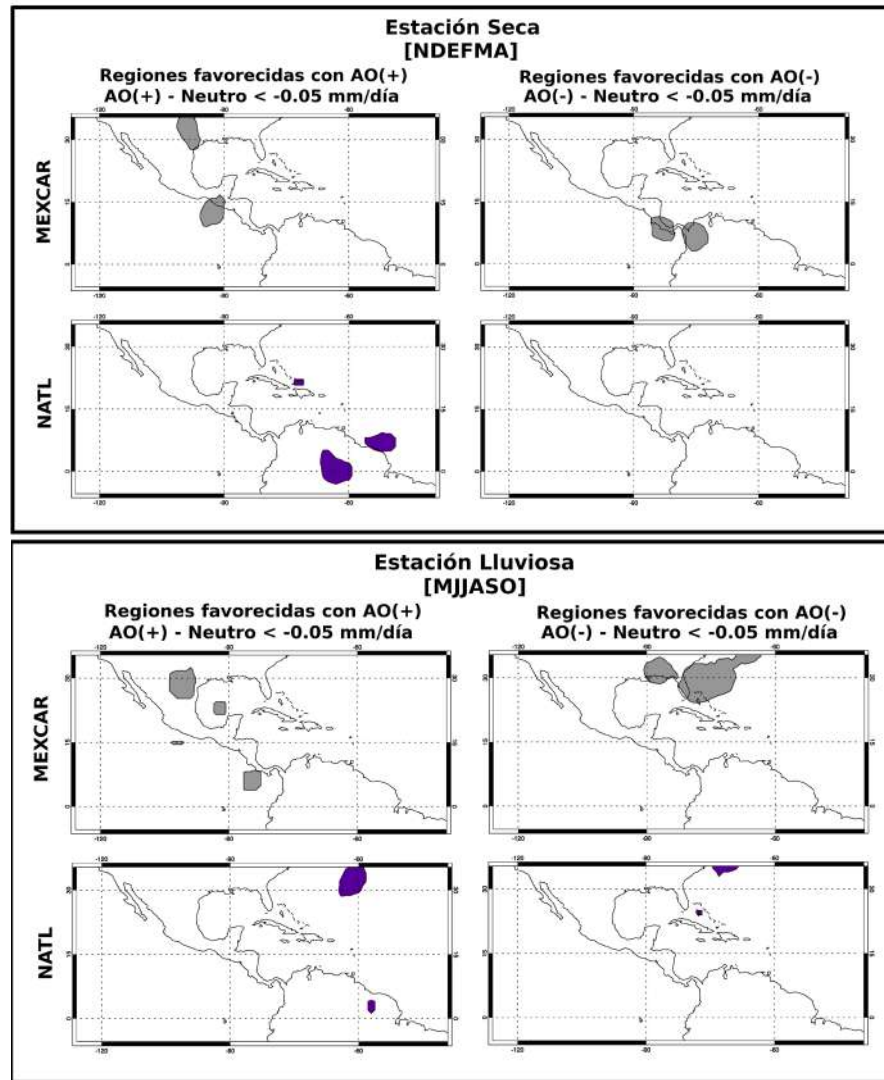
**Tabla 8.** Cuantificación de la modulación estacional de las oscilaciones atmosféricas de escala global en los sumideros de humedad ( $E-P < 0$ ) provenientes de las principales fuentes oceánicas con impacto en la región climática continental MAM durante el periodo de 1979 a 2012

	mm/día		%		mm/día		%	
	Seca	Lluviosa	Seca	Lluviosa	Seca	Lluviosa	Seca	Lluviosa
	Niño				Niña			
<b>MEXCAR</b>	18,1	36,1	52,5	61,0	18,0	46,2	62,2	64,4
<b>NATL</b>	12,1	19,5	35,0	33,0	10,3	15,5	35,5	21,6
<b>NPAC</b>	3,4	2,0	9,9	3,4	0,4	7,0	1,5	9,8
<b>SPAC</b>	0,9	1,5	2,6	2,6	0,2	3,1	0,8	4,3
	34,5	59,2	100,0	100,0	28,9	71,8	100,0	100,0
	AO(+)				AO(-)			
<b>MEXCAR</b>	22,6	43,5	61,9	63,7	14,3	37,0	59,9	62,1
<b>NATL</b>	12,8	19,7	35,0	28,8	8,9	17,6	37,2	29,5
<b>NPAC</b>	0,7	3,5	2,0	5,2	0,4	2,9	1,7	4,9
<b>SPAC</b>	0,4	1,6	1,1	2,4	0,3	2,1	1,2	3,5
	36,6	68,3	100,0	100,0	23,9	59,6	100,0	100,0
	AAO(+)				AAO(-)			
<b>MEXCAR</b>	16,7	39,6	62,3	59,7	19,4	36,0	55,0	62,0
<b>NATL</b>	9,7	17,3	36,1	26,1	12,5	17,6	35,5	30,3
<b>NPAC</b>	0,3	6,4	1,1	9,7	2,5	3,0	7,1	5,2
<b>SPAC</b>	0,1	3,0	0,5	4,5	0,8	1,4	2,4	2,5
	26,8	66,3	100,0	100,0	35,3	58,0	100,0	100,0

**MEXCAR:** Golfo de México - Mar Caribe; **NATL:** Atlántico Norte; **NPAC:** Pacífico Norte; **SPAC:** Pacífico Sur; **AO:** Artic Oscillation; **AAO:** Antarctic Oscillation



**Figura 3.** Diferencias entre las composiciones de las fases positiva y negativa con respecto a la composición de la fase neutral para El Niño-Oscilación del Sur. Solo se graficaron los valores por debajo de  $-0.05\text{ mm/día}$  y que resultaron dentro del nivel de confianza estadístico por encima del 90 % en la prueba de *bootstrapping* al permutar la serie de tiempo 1.000 veces



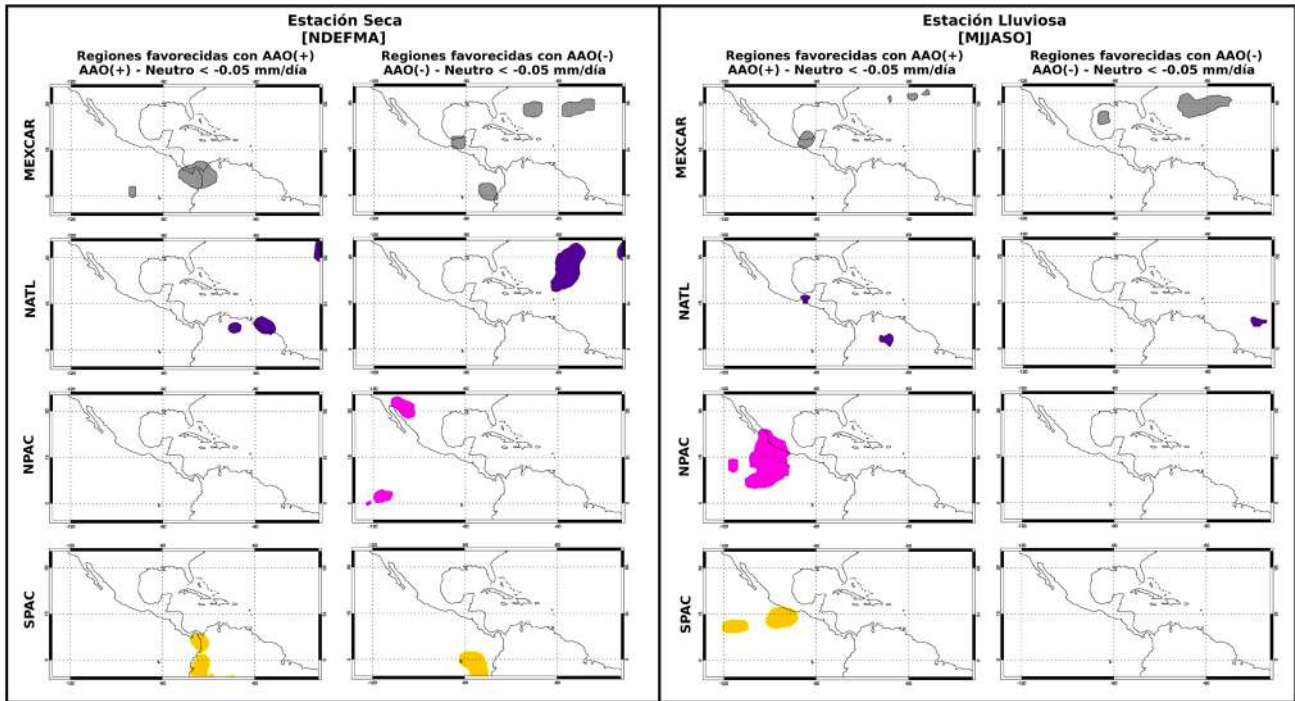
**Figura 4.** Diferencias entre las composiciones de las fases positiva y negativa con respecto a la composición de la fase neutral para la Oscilación Ártica. Solo se graficaron los valores menores a -0,05 mm/día que quedaban dentro del nivel de confianza estadístico por encima del 90 % en la prueba de *bootstrapping* al permutar la serie de tiempo 1.000 veces

El Niño y un incremento durante La Niña (Amador, *et al.*, 2003), lo cual produce un movimiento ascendente sobre el lado del Pacífico que aumenta la convección durante el primero, y uno descendente que la disminuye durante La Niña (Sáenz & Durán-Quesada, 2015), pues se ve favorecida por el aumento (y la disminución en el caso de La Niña) del transporte de humedad desde la SPAC hacia el Pacífico del sur de América Central a través del CJ.

En su momento, Hales (1972) y Brenner (1974) sugirieron que la lluvia del verano boreal extendido en Arizona se debía a la humedad que se origina en el océano Pacífico tropical oriental y es transportada en los niveles bajos a través del golfo de California. Más tarde, Douglas, *et al.* (1993) y Bowen (1996) propusieron que parte del transporte de humedad y la lluvia que se extiende hacia el norte desde el noroeste de México hasta el suroeste de

los Estados Unidos podía estar asociada con la circulación monzónica. Hoy esto se ha corroborado al constatar la influencia de los aumentos del contenido de humedad en la baja tropósfera de la piscina de agua cálida del hemisferio occidental, lo que alimenta el monzón de América del Norte (Wang & Enfield, 2001, 2003; Durán-Quesada, *et al.*, 2017a).

La correlación negativa entre el transporte de humedad desde la fuente NPAC y ENOS durante la estación lluviosa fue analizada por Gutzler & Preston (1997) a partir de las anomalías del manto de nieve durante el invierno y la primavera boreales, con lo que se evidenció cómo la fase madura de El Niño inhibe la siguiente circulación monzónica del verano boreal sobre Nuevo México. Por el contrario, un déficit de nieve asociado con La Niña promovería una circulación monzónica anómalamente fuerte, resultados que



**Figura 5.** Diferencias entre las composiciones de las fases positiva y negativa con respecto a la composición de la fase neutral para la Oscilación Antártica. Solo se graficaron los valores menores a  $-0,05$  mm/día que quedaban dentro del nivel de confianza estadístico por encima del 90 % en la prueba de *bootstrapping* al permutar la serie de tiempo 1.000 veces

luego fueron confirmados por **Gochis, et al. (2007)**, revelando como ENOS ejerce una influencia modesta pero estadísticamente significativa en la corriente de flujo del monzón de América del Norte.

La fuente NATL se correlaciona positivamente con ENOS en el transporte de humedad en el periodo lluvioso, mientras que la SPAC lo hace de manera negativa. Esto se debe al comportamiento de las variaciones en la intensidad del CLLJ que tiene una correlación positiva con esta oscilación en el verano boreal (**Amador, et al., 2003**), y a la correlación negativa de la intensidad del CJ en el otoño boreal (**Poveda & Mesa, 1999**); ello produce un movimiento descendente durante El Niño y ascendente durante La Niña sobre el lado del Pacífico, con lo que se disminuye la convección profunda durante el primero y la aumenta durante el segundo fenómeno (**Sáenz & Durán-Quesada, 2015**). Esta dinámica es totalmente congruente con los resultados que evidencian cómo durante la fase de El Niño se registra un superávit (o un déficit durante La Niña) en el transporte de humedad hacia esta región que lleva a que la humedad proveniente de la fuente NATL alcance regiones del océano Pacífico y los aportes de la fuente SPAC se mantengan en las latitudes ecuatoriales, en tanto que en la fase de La Niña ocurre lo contrario, pues no se transporta tanta humedad desde la fuente NATL y la fuente SPAC afecta la vertiente del Pacífico desde el sur de México hasta Panamá.

La correlación negativa de la magnitud de los sumideros de humedad provenientes de la fuente MEXCAR

durante ENOS se debe a la cobertura de esta fuente sobre el territorio mexicano en el curso de la estación lluviosa, lo cual se explica por los diversos mecanismos asociados con El Niño que resultan en anomalías negativas de precipitación sobre la mayor parte de México. Entre tales mecanismos cabe mencionar una subsidencia reforzada por un desplazamiento hacia el sur de la ITCZ, vientos alisios más intensos de lo normal, un menor número de ciclones tropicales en el mar intra-americano (*Intra-Americas Sea*, IAS) y una reducción en la humedad relativa, lo que puede resultar en graves sequías. Por otro lado, durante las fases de La Niña, las condiciones del clima en México regresan a la normalidad e, incluso, pueden resultar en una precipitación por encima del promedio (**Magaña, et al., 2003**).

**Oscilación Ártica.** El fortalecimiento o debilitamiento de la AO es el fenómeno que más impacta la variabilidad climática durante el invierno boreal, especialmente en el noreste de América, el Atlántico y Eurasia (**Van Loon & Rogers, 1978**; **Wallace & Gutzler, 1981**), produciendo variaciones en los fenómenos atmosféricos a escalas inter-anales y más largas (**Thompson & Wallace, 2001**). Dicho impacto se ha evidenciado en diversos estudios sobre el clima regional y hemisférico en esta época del año, entre los cuales se destacan los de **Hurrell (1995, 1997)**, **Kodera, et al. (1999)**, **Rodwell, et al. (1999)** y **Xie, et al. (1999)**.

Las características de la circulación de invierno (verano) en las latitudes medias del hemisferio norte son más fuertes (débiles), más baroclínicas (barotrópicas) y los chorros

están menos (más) zonalmente orientados, lo que inhibe (promueve) la formación de trenes de ondas globales. Estas configuraciones están más (menos) influenciadas por la variabilidad de la SST tropical, y es menos (más) sensible a la retroalimentación por la interacción entre la tierra y la atmósfera que involucra la humedad del suelo o la cobertura de nieve (Coumou, *et al.*, 2018).

El agente impulsor climático más dominante en América Central es la NASH (Taylor & Alfaro, 2005; Amador, *et al.*, 2006; 2016), la cual se correlaciona directamente con la AO. Su influencia puede extenderse a los IAS que rodean la región mesoamericana, como se aprecia en la Figura 1. Este comportamiento se debe al fortalecimiento o debilitamiento de los vientos alisios que se encuentran cerca de flanco ecuatorial y modulan el clima de esta región (Alfaro, *et al.*, 2018).

La correlación positiva entre el transporte de humedad desde la MEXCAR y la NATL y el AOI en la estación seca (Tabla 6) se debe a las características regionales que hacen que durante el invierno boreal el balance del flujo de humedad sobre los IAS sea principalmente zonal, con la humedad proveniente del Atlántico Norte tropical que se evapora localmente sobre ellos y logra un equilibrio en el transporte hacia el Pacífico sobre México y América Central (Mestas-Núñez, *et al.*, 2007) que puede verse afectado por la fase AO(+) (AO(-)), la cual provoca un aumento (disminución) en el transporte de humedad hacia la región.

Además, según Zárate-Hernández (2003), este comportamiento guarda relación tanto con el número de entradas de los frentes fríos como con las profundidades latitudinales que alcanzan estos sistemas sobre la región MAM. Así, la fase AO(-) promueve anomalías negativas de la presión en la superficie sobre el Atlántico y el mar Caribe que debilitan el flujo de los alisios en la troposfera baja de esas áreas, generando anomalías de viento del oeste que permiten la penetración de un mayor número de empujes fríos durante el invierno boreal.

Por otro lado, durante el verano boreal se reduce el gradiente de temperatura entre la zona polar y la ecuatorial, lo que hace que se estrechen y se debiliten los vientos del oeste en los niveles altos, y provoca que el vórtice polar estratosférico esté prácticamente ausente (Coumou, *et al.*, 2018). Por ello se considera que la estratosfera no influye en el clima boreal de verano (Kidston, *et al.*, 2015) y es la posición anómala de la SST tropical la que determina dónde tiene lugar la convección profunda más fuerte asociada con los cambios en la circulación de Walker (Coumou, *et al.*, 2018).

Todos estos elementos explican por qué no se encontró una correlación con el AOI durante la estación lluviosa. Sin embargo, sabiendo que la configuración de la AO es la misma en el invierno que en el verano boreal, pero debilitada y con una climatología dinámica opuesta (Coumou, *et al.*, 2018), hace que nos permite explicar cómo el patrón espacial encontrado (Figura 4) responde muy ajustadamente al aumento (disminución) de los vientos alisios en la fase AO(+) (AO(-)), lo que promueve un fortalecimiento

(debilitamiento) en el transporte de la humedad desde la MEXCAR hacia el Pacífico. Por último, en la fase AO(-) se da un incremento del transporte de humedad desde la MEXCAR y la NATL hacia las regiones extratropicales a través de las trayectorias de las tormentas que se ven intensificadas con la reducción de los vientos alisios.

**Oscilación Antártica.** La AAO es el principal modo de variabilidad de la circulación extratropical del hemisferio sur y se caracteriza por una estructura profunda, zonalmente simétrica o anular, con variaciones en la altura geopotencial de signo opuesto entre la región del casquete polar y el anillo zonal circundante centrado cerca de los 45° de latitud (Thompson & Wallace, 2000).

Aunque la AO y la AAO son estructuras notablemente similares, tanto en la altura geopotencial zonal media y los campos de viento zonales como en las circulaciones meridionales medias, y están presentes durante todo el año en la troposfera, difieren en sus periodos de amplificación (atenuación) de la altura en dirección a la estratosfera, de diciembre a febrero (DEF) para la AO y en noviembre (N) para la AAO (de junio a agosto, JJA, para la AO y en febrero y marzo, FM, para la AAO), que conducen a una fuerte interacción entre el flujo medio y las ondas planetarias. Durante estos periodos de activación (inactivación) dichas configuraciones anulares modulan la fuerza de la circulación lagrangiana media en la estratosfera inferior, la altura de la tropopausa sobre latitudes medias y altas, la columna total de ozono y la fuerza de los vientos alisios de sus respectivos hemisferios (Thompson & Wallace, 2000).

El comportamiento climatológico estacional de los vientos a 925 hPa sobre los IAS puede consultarse en Durán-Quesada, *et al.* (2017b), quienes evidencian claramente las variaciones del CLLJ, el CJ, los vientos alisios del sur y el posicionamiento de la ITCZ en el océano Pacífico tropical oriental. El periodo de máxima intensificación del CLLJ es en DEF, mientras que el del CJ se da en SON. Durante DEF/MAM la ITCZ se posiciona por encima de los 5°N, en tanto que en JJASON se ubica por encima de los 8°N y, además, los vientos alisios del sur se observan curvados hacia el este después de cruzar el ecuador (configuración que promueve el transporte de humedad desde el Pacífico hacia regiones continentales del hemisferio norte cercanas al flanco ecuatorial). Asimismo, Marsh, *et al.* (2018) presentan la climatología estacional de los vientos a 925 hPa sobre América del Sur y anotan cómo los vientos alisios en DEF tienen una componente meridional más marcada, bordean la costa del Pacífico e impactan directamente el golfo de Arica, en tanto que en JJA este componente meridional se debilita, lo que hace que los vientos sean prácticamente de dirección sureste.

El impacto regional que tiene la AAO en el hemisferio sur se ha documentado ampliamente (Gillett, *et al.*, 2006), pero no así las posibles teleconexiones que puedan existir entre esta oscilación y las regiones del hemisferio norte. Algunos trabajos pioneros, como el de



Nan & Li (2003) y Wu, *et al.* (2009), han evidenciado la existencia de correlaciones significativas entre el AAOI y las precipitaciones en China: los primeros encontraron una correlación positiva entre el AAOI de la primavera boreal y las precipitaciones del verano boreal en el valle del río Yangtze, en tanto que los segundos revelaron una correlación negativa entre el AAOI del otoño boreal y la intensidad de su monzón de invierno. Sin embargo, las correlaciones entre el transporte de humedad hacia la región MAM y el AAOI no se habían determinado anteriormente.

La correlación negativa encontrada entre el transporte de humedad desde la NPAC y la SPAC y el AAOI en la estación seca (Tabla 6), se debe a que en la fase AAO(+) (AAO(-)) aumenta (disminuye) el anticiclón subtropical del Pacífico Sur que intensifica (debilita) vientos alisios del sur encargados de transportar la humedad desde el Pacífico Sur hacia la ITCZ. Sabiendo que en esta época del año los vientos alisios tienen un gran componente meridional que bordea la costa del Pacífico, su aumento (disminución) provoca que ingrese mayor (menor) humedad a través del golfo de Arica y se transporte hacia el norte sobre la cordillera de los Andes, con un impacto directo sobre los países costeros (Figura 5), que se refleja en una disminución (aumento) del transporte de humedad hacia la región MAM debido al posicionamiento anómalo de la ITCZ y el anticiclón subtropical del Pacífico Norte, los cuales se ven desplazados hacia el sur (norte).

Por otra parte, en la estación lluviosa la correlación positiva entre el transporte de humedad desde la NPAC y la SPAC y el AAOI (Tabla 6) se debe, asimismo, a la intensificación (debilitamiento) de los vientos alisios del sur en la fase AAO(+) (AAO(-)), dado que para este periodo ellos son los encargados de transportar la humedad desde el Pacífico hacia la región MAM, favorecidos por las condiciones climatológicas del CLLJ, el CJ y su configuración de curvatura hacia el este después de cruzar el ecuador, lo cual fortalece el transporte de humedad hacia el noreste.

Dichos resultados son independientes de la señal del ONI, dado que durante la estación seca la correlación negativa entre el AAOI y el transporte de humedad desde las fuentes NPAC y SPAC se mantuvo a pesar del posible forzamiento que pueda tener ENOS como modo dominante de la variabilidad climática regional (Tabla 7), en tanto que en la estación lluviosa la correlación positiva resultó ser más débil, pues solo fue significativa para los índices del reanálisis (Tabla 6) y registró una pérdida de la señal en la correlación parcial para la fuente NPAC (Tabla 7).

Esta investigación ha evidenciado cómo la AAO también tiene un papel importante en las variaciones interanuales y ha permitido vislumbrar la influencia de esta oscilación en la precipitación que llega a la región MAM principalmente a través de la fuente SPAC. Inclusive si se considera el posible forzamiento de ENOS como modo dominante de la variabilidad climática regional y el planteamiento de **Fogt & Bromwich** (2006) en el sentido de que esta teleconexión no es más que un acople entre la variabilidad decadal de

ENOS y la latitud alta del Pacífico Sur que gobierna la AAO. Este novedoso resultado es un aliciente para futuros trabajos que puedan mejorar el entendimiento del impacto de la AAO sobre la región MAM.

## Conclusiones

En este estudio se utilizó el modelo lagrangiano FLEXPART alimentado con datos del reanálisis ERA-Interim para analizar la influencia semestral que tiene la variabilidad climática en el transporte de humedad desde las principales fuentes oceánicas que afectan la región continental MAM. Se encontró que la fuente que más humedad aporta a la región es la MEXCAR en ambas estaciones, seguida de la fuente NATL y, con aportes relativamente pequeños en comparación con las anteriores, las fuentes NPAC y SPAC.

Se pudo determinar que las cuatro fuentes incrementan la magnitud de su aporte de humedad durante la estación lluviosa. Sin embargo, a pesar de que en el periodo lluvioso las fuentes MEXCAR, NPAC y SPAC también aumentaron su porcentaje relativo con respecto al total de la estación que representa la precipitación proveniente de cada una de ellas, el porcentaje proveniente de la fuente NATL disminuyó en esa época del año.

Además, se estudiaron los patrones de teleconexión semestral con impacto en Mesoamérica debido a las oscilaciones atmosféricas de escala global e interanual, y se evidenció que ENOS es el modo dominante que afecta el suministro de humedad para la precipitación en la región a través de la modulación de los fenómenos regionales; dicho resultado es coherente con lo obtenido por **Magaña, et al.** (2003) para México y **Durán-Quesada, et al.** (2017b) para América Central.

Se encontró que ENOS influye más durante el periodo lluvioso que durante el seco, dado que en este se obtuvo una correlación positiva con el transporte de humedad a partir únicamente de dos fuentes (NPAC y SPAC). En el periodo lluvioso, por el contrario, se registró una correlación con las cuatro fuentes: negativa con MEXCAR, NPAC y SPAC y positiva con NATL, resultados estos que son muy acordes con la dinámica atmosférica regional.

En el caso de la AO se vislumbró una correlación positiva con las fuentes MEXCAR y NATL para la época seca, la cual está directamente relacionada con el movimiento latitudinal de la NASH, el cual influye en la intensidad de los vientos alisios. Esta correlación ya había sido estudiada a través de la NAO por **Mestas-Núñez, et al.** (2007), aunque con un resultado estadísticamente débil.

Por último, el resultado más relevante, que no se había reportado antes para la región MAM, es la correlación negativa de la AAO durante la estación seca con el transporte de humedad desde las fuentes NPAC y SPAC, la cual prevalece a pesar del posible forzamiento de ENOS como modo dominante de la variabilidad climática regional. En el periodo lluvioso la correlación es positiva y más débil, dado que fue significativa solo para los índices del reanálisis y con

una pérdida de señal en la correlación parcial para la fuente NPAC. Al igual que con la AO, estas correlaciones están directamente relacionadas con el movimiento latitudinal del anticiclón subtropical del Pacífico Sur, el cual influye en la intensidad de los vientos alisios. Esta teleconexión tiene utilidad potencial para futuros estudios como predictor del comportamiento de la distribución de la precipitación, principalmente durante su periodo inicial y su primer máximo de precipitación, dada la alta correlación encontrada para este periodo.

### Contribución de los autores

Rodrigo Castillo procesó la información y realizó los análisis. Raquel Nieto y Luis Gimeno diseñaron y dirigieron la investigación y Anita Drumond realizó las simulaciones.

### Conflicto de intereses

Los autores manifiestan no tener conflicto de intereses con relación de este trabajo.

### Agradecimientos

Los autores desean expresar su reconocimiento por el apoyo de los proyectos VI-B6147, VI-B7605, VI-B9454 y VI-B9609, de la Universidad de Costa Rica, los cuales permitieron al autor principal la elaboración del manuscrito. Agradecen, asimismo, a la Xunta de Galicia por financiar parcialmente esta investigación a través del proyecto CHEGA, y al Gobierno español que lo hizo a través del proyecto TRAMO, ambos cofinanciados por FEDER.

### Referencias

- Alfaro, E. J., Chourio, X., Muñoz, Á. G., Mason, S. J. (2018). Improved seasonal prediction skill of rainfall for the Primera season in Central America. *International Journal of Climatology*. **38**: e255-e268. Doi: 10.1002/joc.5366
- Amador, J. A. (2008). The Intra-Americas Sea low-level jet. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **1146** (1): 153-188. Doi: 10.1196/annals.1446.012
- Amador, J. A., Alfaro, E. J., Lizano, O. G., Magaña, V. O. (2006). Atmospheric forcing of the eastern tropical pacific: A review. *Progress in Oceanography*. **69** (2): 101-142. Doi: 10.1016/j.pocean.2006.03.007
- Amador, J. A., Chacón, R. E., Laporte, S. (2003). Climate and climate variability in the Arenal River basin of Costa Rica. In *Climate and Water* (pp. 317-349). Springer, Dordrecht.
- Amador, J. A., Durán-Quesada, A., Rivera, E., Mora, G., Sáenz, F., Calderón, B., Mora, N. (2016). The easternmost tropical Pacific. Part ii: Seasonal and intraseasonal modes of atmospheric variability. *Rev. Biol. Trop.* **64** (Supplement 1): S23-S57.
- Barker, T., Bashmakov, I., Bernstein, L., Bogner, J., Bosch, P., Dave, R., Davidson, O., Fisher, B., Grubb, M., Gupta, S., *et al.* (2007). Summary for policymakers. In *Climate Change 2007: Mitigation of Climate Change: Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Bengtsson, L., Hagemann, S., Hodges, K. I. (2004). Can climate trends be calculated from reanalysis data? *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. **109**: (D11). Doi: 10.1029/2004JD004536
- Bowen, B. M. (1996). Rainfall and climate variation over a sloping New Mexico plateau during the North American monsoon. *Journal of Climate*. **9** (12): 3432-3442. Doi: 10.1175/1520-0442(1996)009<3432:RACVOA>2.0.CO;2
- Brenner, I. S. (1974). A surge of maritime tropical air-gulf of California to the southwestern United States. *Monthly Weather Review*. **102** (5): 375-389. Doi: 10.1175/1520-0493(1974)102<0375:ASOMTA>2.0.CO;2
- Castillo, R., Amador, J., Durán-Quesada, A. (2017). Costa Rica rainfall in future climate change scenarios. In *AGU Fall Meeting Abstracts*.
- Castillo, R., Montero, R., Amador, J., Durán, A. M. (2018). Cambios futuros de precipitación y temperatura sobre América Central y el Caribe utilizando proyecciones climáticas de reducción de escala estadística. *Revista de Climatología*. **18**: 1-12.
- Castillo, R., Nieto, R., Drumond, A. (2011). Análisis lagrangiano del comportamiento de los sumideros de humedad debidos a la fuente del Atlántico Norte para las estaciones de invierno y verano durante el periodo 1980-2000. *Avances en ciencias de la tierra*. **2**: 39-51.
- Castillo, R., Nieto, R., Drumond, A., Gimeno, L. (2014b). Estimating the temporal domain when the discount of the net evaporation term affects the resulting net precipitation pattern in the moisture budget using a 3-d Lagrangian approach. *PloS One*. **9** (6): e99046. Doi: 10.1371/journal.pone.0099046
- Castillo, R., Nieto, R., Drumond, A., Gimeno, L. (2014a). The role of the ENSO cycle in the modulation of moisture transport from major oceanic moisture sources. *Water Resources Research*. **50** (2): 1046-1058. Doi: 10.1002/2013WR013900
- Coen, E. (1973). El floklore costarricense relativo al clima. *Revista de la Universidad de Costa Rica*. **35**: 135-145.
- Coumou, D., Di Capua, G., Vavrus, S., Wang, L., Wang, S. (2018). The influence of Arctic amplification on mid-latitude summer circulation. *Nature Communications*. **9** (1): 1-12. Doi: 10.1038/s41467-018-05256-8
- Dec, D. P., Uppala, S. M., Simmons, A., Berrisford, P., Poli, P., Kobayashi, S., Andrae, U., Balmaseda, M., Balsamo, G., Bauer, d. P., *et al.* (2011). The era-interim reanalysis: Configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. **137** (656): 553-597. Doi: 10.1002/qj.828
- Durán-Quesada, A. M., Castillo, R., Hundsdoerfer, M., Gimeno, L. (2017a). CLLJ and WHWP heat content as a constraint to North American monsoon activation moisture supply. First International Electronic Conference on the Hydrological Cycle, 4856. Doi: 10.3390/CHyCle-2017-04856
- Durán-Quesada, A. M., Gimeno, L., Amador, J. (2017b). Role of moisture transport for Central American precipitation. *Earth System Dynamics*. **8** (1): 147-161. Doi: 10.5194/esd-8-147-2017
- Durán-Quesada, A. M., Gimeno, L., Amador, J., Nieto, R. (2010). Moisture sources for Central America: Identification of moisture sources using a Lagrangian analysis technique. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. **115** (D5). Doi: 10.1029/2009JD012455

- Efron, B.** (2003). Second thoughts on the bootstrap. *Statistical Science*. **18** (2): 135–140. Doi: 10.1214/ss/1063994968
- Fogt, R. L. & Bromwich, D. H.** (2006). Decadal variability of the ENSO teleconnection to the high-latitude south pacific governed by coupling with the Southern Annular Mode. *Journal of Climate*. **19** (6): 979-997. Doi: 10.1175/JCLI3671.1
- Gillett, N. P., Kell, T D., Jones, P. D.** (2006). Regional climate impacts of the Southern Annular Mode. *Geophysical Research Letters*. **33** (23): Doi: 10.1029/2006GL027721
- Gimeno, L., Drumond, A., Nieto, R., Trigo, R. M., Stohl, A.** (2010). On the origin of continental precipitation. *Geophysical Research Letters*. **37** (13): Doi: 10.1029/2010GL043712
- Gimeno, L., Nieto, R., Drumond, A., Castillo, R., Trigo, R.** (2013). Influence of the intensification of the major oceanic moisture sources on continental precipitation. *Geophysical Research Letters*. **40** (7): 1443-1450, Doi: 10.1002/grl.50338
- Giorgi, F. & Francisco, R.** (2000). Uncertainties in regional climate change prediction: A regional analysis of ensemble simulations with the HadCM2 coupled AOGCM. *Climate Dynamics*. **16** (2-3): 169-182. Doi: 10.1175/JHM-D-11-088.1
- Gochis, D. J., Brito-Castillo, L., Shuttleworth, W. J.** (2007). Correlations between sea-surface temperatures and warm season streamflow in Northwest Mexico. *International Journal of Climatology*. **27** (7): 883-901. Doi: 10.1002/joc.1436
- Gong, D. & Wang, S.** (1999). Definition of Antarctic oscillation index. *Geophysical Research Letters*. **26** (4): 459-462. Doi: 10.1029/1999GL900003
- Gutzler, D. S. & Preston, J. W.** (1997). Evidence for a relationship between spring snow cover in North America and summer rainfall in New Mexico. *Geophysical Research Letters*. **24** (17): 2207-2210. Doi: 10.1029/97GL02099
- Hales, J. E.** (1972). Surges of maritime tropical air northward over the Gulf of California. *Monthly Weather Review*. **100** (4): 298-306. Doi: 10.1175/1520-0493(1972)100<0298:SOMTAN>2.3.CO;2
- Hanna, S.** (1984). Applications in air pollution modeling. In *Atmospheric turbulence and air pollution modelling*. Springer. p. 275-310.
- Hidalgo, H. G., Amador, J. A., Alfaro, E. J., Quesada, B.** (2013). Hydrological climate change projections for Central America. *Journal of Hydrology*. **495**: 94-112. Doi: 10.1016/j.jhydrol.2013.05.004
- Ho, M., Kiem, A., Verdon-Kidd, D.** (2012). The Southern Annular Mode: A comparison of indices. *Hydrology and Earth System Sciences*. **16** (3): 967-982. Doi: 10.5194/hess-16-967-2012
- Huang, B., Thorne, P. W., Banzon, V. F., Boyer, T., Chepurin, G., Lawrimore, J. H., Menne, M. J., Smith, T. M., Vose, R. S., Zhang, H.-M.** (2017). Extended reconstructed sea surface temperature, version 5 (ERSSTv5): Upgrades, validations, and intercomparisons. *Journal of Climate*. **30** (20): 8179-8205. Doi: 10.1175/JCLI-D-16-0836.1
- Hurrell, J. W.** (1995). Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science*. **269** (5224): 676-679. Doi: 10.1126/science.269.5224.676
- Hurrell, J. W. & Van Loon, H.** (1997). Decadal variations in climate associated with the North Atlantic Oscillation. In *Climatic change at high elevation sites*. Springer, Dordrecht. p. 69-94. Doi: 10.1007/978-94-015-8905-5\_4
- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., et al.** (1996). The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bulletin of the American Meteorological Society*. **77** (3): 437-472. Doi: 10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYR P>2.0.CO;2
- Karnauskas, K. B., Seager, R., Giannini, A., Busalacchi, A. J.** (2013). A simple mechanism for the climatological midsummer drought along the pacific coast of Central America. *Atmósfera*. **26** (2): 261-281. Doi: 10.1016/S0187-6236(13)71075-0
- Kidston, J., Scaife, A. A., Hardiman, S. C., Mitchell, D. M., Butchart, N., Baldwin, M. P., Gray, L. J.** (2015). Stratospheric influence on tropospheric jet streams, storm tracks and surface weather. *Nature Geoscience*. **8** (6): 433. Doi: 10.1038/ngeo2424
- Kodera, K., Koide, H., Yoshimura, H.** (1999). Northern Hemisphere winter circulation associated with the North Atlantic Oscillation and stratospheric polar-night jet. *Geophysical Research Letters*. **26** (4): 443-446. Doi: 10.1029/1999GL900016
- Li, J. & Wang, J. X.** (2003). A modified zonal index and its physical sense. *Geophysical Research Letters*. **30** (12): 1632. Doi: 10.1029/2003GL017441
- Lorenz, C. & Kunstmann, H.** (2012). The hydrological cycle in three state-of-the-art reanalyses: Intercomparison and performance analysis. *Journal of Hydrometeorology*. **13** (5): 1397-1420. Doi: 10.1175/JHM-D-11-088.1
- Magaña, V., Amador, J. A., Medina, S.** (1999). The mid-summer drought over Mexico And Central America. *Journal of Climate*. **12** (6): 1577-1588. Doi: 10.1175/1520-0442(1999)012<1577:TMDOMA>2.0.CO;2
- Magaña, V. O., Vázquez, J. L., Pérez, J. L., Pérez, J. B.** (2003). Impact of El Niño on precipitation in Mexico. *Geofísica Internacional*. **42** (3): 313-330.
- Maldonado, T., Rutgersson, A., Alfaro, E., Amador, J., Claremar, B.** (2016). Interannual variability of the midsummer drought in Central America and the connection with sea surface temperatures. *Advances in Geosciences*. **42**: 35-50. Doi: 10.5194/adgeo-42-35-2016
- Marsh, E. J., Bruno, M. C., Fritz, S. C., Baker, P., Capriles, J. M., Hastorf, C. A.** (2018). IntCal, SHCal, or a Mixed Curve? Choosing a 14 C Calibration Curve for Archaeological and Paleoenvironmental Records from Tropical South America. *Radiocarbon*. **60** (3): 925-940. Doi: 10.1017/RDC.2018.16
- Marshall, G. J.** (2003). Trends in the southern annular mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate*. **16** (24): 4134-4143. Doi: 10.1175/1520-0442(2003)016<4134:TIT SAM>2.0.CO;2
- Maurer, E. P., Roby, N., Stewart-Frey, I. T., Bacon, C. M.** (2017). Projected twenty-first-century changes in the Central American mid-summer drought using statistically downscaled climate projections. *Regional Environmental Change*. **17** (8): 2421-2432. Doi: 10.1007/s10113-017-1177-6
- Mestas-Nuñez, A. M., Enfield, D. B., Zhang, C.** (2007). Water vapor fluxes over the Intra-Americas Sea: Seasonal and inter-annual variability and associations with rainfall. *Journal of Climate*. **20** (9): 1910-1922. Doi: 10.1175/JCLI4096.1
- Mosiño, A. P. & García, E.** (1966). Evaluación de la sequía intraestival en la república mexicana. *Proc. Conf. Reg. Latinoamericana Unión Geogr. Int.* **3**: 500-516.

- Nan, S. & Li, J.** (2003). The relationship between the summer precipitation in the Yangtze River valley and the boreal spring Southern Hemisphere Annular Mode. *Geophysical Research Letters*. **30** (24): 2266. Doi: 10.1029/2003GL018381
- Nieto, R., Castillo, R., Drumond, A., Gimeno, L.** (2014a). A catalog of moisture sources for continental climatic regions. *Water Resources Research*. **50** (6): 5322-5328. Doi: 10.1002/2013WR013901
- Nieto, R., Castillo, R., Drumond, A.** (2014b). The modulation of oceanic moisture transport by the hemispheric annular modes. *Frontiers in Earth Science*. **2**: 11. Doi: 10.3389/feart.2014.00011
- Numaguti, A.** (1999). Origin and recycling processes of precipitating water over the Eurasian continent: Experiments using an atmospheric general circulation model. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. **104** (D2): 1957-1972. Doi: 10.1029/1998JD200026
- Poveda, G. & Mesa, O.** (1999). La corriente de chorro superficial del oeste ("del Chocó") y otras dos corrientes de chorro en Colombia: climatología y variabilidad durante las fases del ENSO. *Revista Académica Colombiana de Ciencia*. **23** (89): 517-528.
- Rodwell, M. J., Rowell, D. P., Folland, C. K.** (1999). Oceanic forcing of the wintertime North Atlantic Oscillation and European climate. *Nature*. **398** (6725): 320. Doi: 10.1038/18648
- Sáenz, F. & Durán-Quesada, A. M.** (2015). A climatology of low level wind regimes over Central America using a weather type classification approach. *Frontiers in Earth Science*. **3**: 15. Doi: 10.3389/feart.2015.00015
- Schultz, D. M., Bracken, W. E., Bosart, L. F.** (1998). Planetary- and synoptic-scale signatures associated with Central American cold surges. *Monthly Weather Review*. **126** (1): 5-27. Doi: 10.1175/1520-0493(1998)126<0005:PASSSA>2.0.CO;2
- Smith, T. M., Reynolds, R.W., Peterson, T. C., Lawrimore, J.** (2008). Improvements to NOAA's historical merged land-ocean surface temperature analysis (1880-2006). *Journal of Climate*. **21** (10): 2283-2296. Doi: 10.1175/2007JCLI2100.1
- Stahle, D. W. & Cleaveland, M. K.** (1993). Southern oscillation extremes reconstructed from tree rings of the Sierra Madre Occidental and Southern Great Plains. *Journal of Climate*. **6** (1): 129-140. Doi: 10.1175/1520-0442(1993)006<0129:SOERFT>2.0.CO;2
- Stohl, A., Forster, C., Frank, A., Seibert, P., Wotawa, G.** (2005). The Lagrangian particle dispersion model FLEXPART version 6.2. *Atmospheric Chemistry and Physics*. **5** (9): 2461-2474. Doi: 10.5194/acp-5-2461-2005
- Stohl, A., Hittenberger, M., Wotawa, G.** (1998). Validation of the Lagrangian particle dispersion model FLEXPART against large-scale tracer experiment data. *Atmospheric Environment*. **32** (24): 4245-4264. Doi: 10.1016/S1352-2310(98)00184-8
- Stohl, A. & James, P.** (2004). A Lagrangian analysis of the atmospheric branch of the global water cycle. Part i: Method description, validation, and demonstration for the August 2002 flooding in Central Europe. *Journal of Hydrometeorology*. **5** (4): 656-678. Doi: 10.1175/1525-7541(2004)005<0656:ALAOTA>2.0.CO;2
- Stohl, A. & James, P.** (2005). A Lagrangian analysis of the atmospheric branch of the global water cycle. Part ii: Moisture transports between earth's ocean basins and river catchments. *Journal of Hydrometeorology*. **6** (6): 961-984. Doi: 10.1175/JHM470.1
- Stohl, A. & Thomson, D. J.** (1999). A density correction for Lagrangian particle dispersion models. *Boundary-Layer Meteorology*. **90** (1): 155-167. Doi: 10.1175/JHM470.1
- Taylor, M. A. & Alfaro, E. J.** (2005). Climate of Central America and the Caribbean. In *Encyclopedia of World Climatology*. Springer. p. 183-189.
- Thompson, D. W. & Wallace, J. M.** (2000). Annular modes in the extratropical circulation. Part I: Month-to-month variability. *Journal of climate*. **13** (5): 1000-1016. Doi: 10.1175/1520-0442(2000)013<1000:AMITEC>2.0.CO;2
- Thompson, D. W. & Wallace, J. M.** (2001). Regional climate impacts of the Northern Hemisphere Annular Mode. *Science*. **293** (5527): 85-89. Doi: 10.1126/science.1058958
- Trenberth, K. E., Fasullo, J. T., Mackaro, J.** (2011). Atmospheric moisture transports from ocean to land and global energy flows in reanalyses. *Journal of Climate*. **24** (18): 4907-4924. Doi: 10.1175/2011JCLI14171.1
- Trenberth, K. E. & Guillemot, C. J.** (1998). Evaluation of the atmospheric moisture and hydrological cycle in the NCEP/NCAR reanalyses. *Climate Dynamics*. **14** (3): 213-231. Doi: 10.1007/s003820050219
- Uppala, S. M., Källberg, P., Simmons, A., Andrae, U., Bechtold, V. D. C., Fiorino, M., Gibson, J., Haseler, J., Hernández, A., Kelly, G., et al.** (2005). The Era-40 reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. **131** (612): 2961-3012. Doi: 10.1256/qj.04.176
- Van Loon, H. & Rogers, J. C.** (1978). The seesaw in winter temperatures between Greenland and Northern Europe. Part I: General description. *Monthly Weather Review*. **106** (3): 296-310. Doi: 10.1175/1520-0493(1978)106<0296:TSIWTB>2.0.CO;2
- Visbeck, M.** (2009). A station-based Southern Annular Mode Index from 1884 to 2005. *Journal of Climate*. **22** (4): 940-950. Doi: 10.1175/2008JCLI2260.1
- Vogelezang, D. & Holtlag, A.** (1996). Evaluation and model impacts of alternative boundary layer height formulations. *Boundary-Layer Meteorology*. **81** (3-4): 245-269. Doi: 10.1007/BF02430331
- Wallace, J. M. & Gutzler, D. S.** (1981). Teleconnections in the geopotential height field during the Northern Hemisphere winter. *Monthly Weather Review*. **109** (4): 784-812. Doi: 10.1175/1520-0493(1981)109<0784:TITGHF>2.0.CO;2
- Wang, C. & Enfield, D. B.** (2001). The tropical western hemisphere warm pool. *Geophysical Research Letters*. **28** (8): 1635-1638. Doi: 10.1029/2000GL011763
- Wang, C. & Enfield, D. B.** (2003). A further study of the Tropical Western Hemisphere Warm Pool. *Journal of Climate*. **16** (10): 1476-1493. Doi: 10.1029/2000GL011763
- Wu, Z., Li, J., Wang, B., Liu, X.** (2009). Can the Southern Hemisphere Annular Mode affect China winter monsoon? *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. **114**(D11). Doi: 10.1029/2008JD011501
- Xie, S. P., Noguchi, H., Matsumura, S.** (1999). A hemispheric-scale quasi-decadal oscillation and its signature in Northern Japan. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II*, **77** (2): 573-582. Doi: 10.2151/jmsj1965.77.2\_573
- Zárate-Hernández, E.** (2013). Climatología de masas invernales de aire frío que alcanzan Centroamérica y el Caribe y su relación con algunos índices árticos. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **12** (1): 35-55.

# Characteristic-Dependent Linear Rank Inequalities in 21 Variables

## Desigualdades Rango Lineales Dependientes de la Característica en 21 variables

✉ Victor Peña-Macias\*, ✉ Humberto Sarria-Zapata

Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

### Abstract

In Linear Algebra over finite fields, a characteristic-dependent linear rank inequality is a linear inequality that holds by ranks of spans of vector subspaces of a finite dimensional vector space over a finite field of determined characteristic, and does not in general hold over fields with other characteristic. This paper shows a preliminary result in the production of these inequalities. We produce three new inequalities in 21 variables using as guide a particular binary matrix, with entries in a finite field, whose rank is 8, with characteristic 2; 9 with characteristic 3; or 10 with characteristic neither 2 nor 3. The first inequality is true over fields whose characteristic is 2; the second inequality is true over fields whose characteristic is 2 or 3; the third inequality is true over fields whose characteristic is neither 2 nor 3.

**Key words:** Entropy; Linear rank inequality; Binary matrix; Direct sum in vector spaces.

### Resumen

En Álgebra Lineal sobre cuerpos finitos, una desigualdad rango lineal dependiente de la característica es una desigualdad lineal que es válida para dimensiones de sumas de subespacios vectoriales de un espacio vectorial de dimensión finita sobre un cuerpo finito de determinada característica, y no es válida en general sobre cualquier cuerpo de otra característica. Este documento presenta un resultado preliminar referente a la producción de estas desigualdades. Nosotros producimos tres desigualdades nuevas en 21 variables usando como guía una matriz binaria particular, con entradas en un cuerpo finito, cuyo rango es 8, 9 o 10 dependiendo de que la característica sea 2, 3 o distinta de 2 y 3. La primera desigualdad es válida sobre cuerpos de característica 2; la segunda es válida sobre cuerpos de característica 2 o 3; la tercera es válida sobre cuerpos de característica distinta de 2 y 3.

**Palabras clave:** Entropía; Desigualdad rango lineal; Matriz binaria; Suma directa de espacios vectoriales.

## Introduction

In Linear Algebra over finite fields, a linear rank inequality is a linear inequality that is always satisfied by ranks (dimensions) of subspaces of a vector space over any field. Information inequalities are a sub-class of linear rank inequalities (A. Shen, *et al.*, 2000). The Ingleton inequality is an example of a linear rank inequality which is not information inequality (Ingleton, 1969), other inequalities have been presented in (Kinsler, 2011) among others. A characteristic-dependent linear rank inequality is like a linear rank inequality but this is always satisfied by vector spaces over fields of certain characteristic and does not in general hold over fields with other characteristic. In Information Theory, especially in linear network coding, all these inequalities are useful to calculate the linear rates of communication networks (Dougherty, *et al.*, 2013). It is remarkable that the linear rate of a network depends on the characteristic of the scalar field associated to the vector space of the network codes (Dougherty, *et al.*, 2005; Dougherty, *et al.*, 2013). Therefore, when we study linear rates over specific fields, characteristic-dependent lin-

ear rank inequalities are more useful than usual linear rank inequalities.

Characteristic-dependent linear rank inequalities have been presented in (Blasiak, *et al.*, 2011; Dougherty, *et al.*, 2013; Freiling, 2014). The technique used by Dougherty *et al.* to produce these inequalities used as a guide the network flow of some matroidal networks to obtain restrictions over linear solubility; these restrictions imply the inequalities. This technique has produced many inequalities (Freiling, 2014), and this is different from the technique used by Blasiak *et al.* that directly produces two inequalities from the dependency relations of the Fano and non-Fano matroids; it has only produced two inequalities. So we ask ourselves, can more inequalities be produced from other suitable representable matroids and following the ideas of Blasiak *et al.*?

In this paper, we answer affirmatively. Following a particular case, we show a method to produce characteristic-

### \*Corresponding autor:

Victor Peña-Macias, [vbpenam@unal.edu.co](mailto:vbpenam@unal.edu.co)

Received: June 5, 2019

Accepted: September 24, 2019

Editor: Jorge Cossio

dependent linear rank inequalities using as guide a suitable binary matrix; we use the dependency relationships of its columns which are naturally associated with matroid representations. The rank of the desired matrix is 8 if the entries are in a field whose characteristic is 2; the rank is 9 if the characteristic is 3; and the rank is 10 if the characteristic is neither 2 nor 3. We “convert” this property in three inequalities: the first inequality is true over fields whose characteristic is 2; the second inequality is true over fields whose characteristic is 2 or 3; the third inequality is true over fields whose characteristic is neither 2 nor 3. The inequalities do not in general hold over fields with other characteristic. We hope that the techniques presented in this paper can be applied to other types of matrices whose rank behaves in a similar way to the described matrix.

The paper is organized as follows. We introduce some mathematical tools of information theory. After, we show the theorem that produces the described inequalities; before presenting the proof, we give some propositions and lemmas that will be helpful. Finally, we show the proof and some conclusions.

### Entropy and inequalities in Linear Algebra

In the following, we introduce the necessary concepts to understand this paper. Let  $A, B, A_1, \dots, A_n$  be vector subspaces of a finite dimensional vector space  $V$  over a finite field  $\mathbb{F}$ . Let  $\sum_{i \in I} A_i$  be the span of  $A_i, i \in I$ . There is a correspondence between inequalities satisfied by dimensions of spans of vector spaces and inequalities satisfied by entropies of certain class of random variables induced by vector spaces (A. Shen, et al., 2000, Theorem 2). We explain that: let  $f$  be chosen uniformly at random from the set of linear functions from  $V$  to  $\mathbb{F}$ . For  $A_1, \dots, A_n$  define the random variables  $X_1 = f|_{A_1}, \dots, X_n = f|_{A_n}$ . For  $I \subseteq [n] := \{1, \dots, n\}$ , we have

$$H(X_i : i \in I) = (\log |\mathbb{F}|) \dim \left( \sum_{i \in I} A_i \right).$$

The random variables  $X_1, \dots, X_n$  are called *linear random variables over  $\mathbb{F}$* . For simplicity, we identify the entropy of linear random variables with the dimension of the associated subspaces, i.e.  $H(A_i : i \in I)$ , the entropy of  $A_i, i \in I$ , is  $\dim \left( \sum_{i \in I} A_i \right)$ . With this notation, the *mutual information* of  $A$  and  $B$  is given by  $I(A; B) = \dim(A \cap B)$ . The *codimension of  $A$  in  $V$*  is given by  $\text{codim}_V(A) = \dim(V) - \dim(A)$ . We have  $H(A|B) = \text{codim}_A(A \cap B)$ . In a similar way conditional mutual information is expressed.

We give the following definition in order to fix ideas about inequalities.

**Definition 1.** Let  $P$  be a proper subset of primes, and let  $I_1, \dots, I_k$  be subsets of  $[n]$ . Let  $\alpha_i \in \mathbb{R}$ , for  $1 \leq i \leq k$ . A

linear inequality of the form

$$\sum_{i=1}^k \alpha_i H(X_j : j \in I_i) \geq 0$$

- is called a *characteristic-dependent linear rank inequality* if it holds for all jointly distributed linear random variables  $X_1, \dots, X_n$  finite fields with characteristic in  $P$ , and does not in general hold over fields with other characteristic.

- is called a *linear rank inequality* if it holds for all jointly distributed linear random variables over all finite field.

- is called an *information inequality* if the inequality holds for all jointly distributed random variables.

By definition of linear random variables, we note any information inequality is an inequality which is also satisfied by dimensions of spans of vector spaces. The following inequality is the first linear rank inequality which is not information inequality.

**Example 2. (Ingleton, 1969)** For any  $A_1, A_2, A_3, A_4$  subspaces of a finite dimensional vector space,

$$I(A_1; A_2) \leq I(A_1; A_2 | A_3) + I(A_1; A_2 | A_4) + I(A_3; A_4).$$

We can think a characteristic-dependent linear rank inequality like a linear rank inequality that is true over some fields.

We say that  $A + B$  is a direct sum, denoted by  $A \oplus B$ , if  $A \cap B = O$ . In case that  $V = A \oplus B$ , the members of this sum are called (mutually) complementary subspaces in  $V$ . Alternatively,  $A_1, \dots, A_n$  are mutually complementary subspaces in  $V$  if every vector of  $V$  has a unique representation as a sum of elements of  $A_1, \dots, A_n$ . In this case,  $\pi_I$  denotes the  $I$ -projection function  $V \rightarrow \bigoplus_{i \in I} A_i$  given by

$$x = \sum_{i=1}^n x_i \mapsto \sum_{i \in I} x_i.$$

The inequalities of the following lemmas, that we will use later, are valid for linear random variables that hold some additional conditions.

We remark that we use the following notation of intervals:  $[j, k] := \{i \in \mathbb{N} : j \leq i \leq k\}$ ,  $[k] = [1, k]$ . The sum  $A_j + \dots + A_k$  is denoted by  $A_{[j,k]}$ , and  $A_\emptyset := A_0 := O$ .

**Lemma 3.** For any subspaces  $A_1, \dots, A_n, A'_1, \dots, A'_n$  of a finite dimensional vector space  $V$  such that  $A'_i \leq A_i$ , we have

$$H(A_{[n]} | A'_{[n]}) \leq \sum_{i \in [n]} H(A_i | A'_i),$$

with equality if and only if  $A_{i+1} \cap A_{[i]} = A'_{i+1} \cap A'_{[i]}$  for all  $i$ .

*Proof.* By induction over  $n$ . In case  $n = 2$ , we have

$$\begin{aligned} H(A_{[2]} | A'_{[2]}) &= H(A_{[2]}) - H(A'_{[2]}) \\ &= H(A_1) + H(A_2 | A_1) - H(A'_1) - H(A'_2 | A'_1) \\ &= H(A_1 | A'_1) + H(A_2) - H(A'_2) - I(A_1; A_2) + I(A'_1; A'_2) \end{aligned}$$

$$= H(A_1 | A'_1) + H(A_2 | A'_2) + (I(A'_1; A'_2) - I(A_1; A_2)) \\ \leq H(A_1 | A'_1) + H(A_2 | A'_2) \quad [\text{because } A'_i \leq A_i].$$

The equality holds if and only if  $I(A_1; A_2) = I(A'_1; A'_2)$ . In other words,  $A_1 \cap A_2 = A'_1 \cap A'_2$  because  $A'_i \leq A_i$ . Now, we suppose the case  $n - 1$  is true. We have

$$H(A_{[n]} | A'_{[n]}) = H(A_{[n-1] \cup n} | A'_{[n-1] \cup n}) \\ \leq H(A_{[n-1]} | A'_{[n-1]}) + H(A_n | A'_n) \quad [\text{from case } n = 2] \\ \leq \sum_{i \in [n]} H(A_i | A'_i) \quad [\text{from case } n - 1].$$

The equality holds if and only if  $I(A_{i+1}; A_{[i]}) = I(A'_{i+1}; A'_{[i]})$ . Since  $A'_i \leq A_i$  for all  $i$ , we have  $A_{i+1} \cap A_{[i]} = A'_{i+1} \cap A'_{[i]}$ .  $\square$

**Lemma 4.** For any subspaces  $A, B, C$  of a finite dimensional vector space  $V$  such that  $B \leq A$ , we have

$$H(A \cap C | B \cap C) \leq H(A | B),$$

with equality if and only  $A + C = B + C$ .

*Proof.* We have

$$H(A \cap C | B \cap C) = H(A \cap C) - H(B \cap C) \\ = I(A; C) - I(B; C) \\ = H(A) - H(B) - H(A, C) + H(B, C) \\ \leq H(A | B) \quad [\text{because } B \leq A].$$

The equality holds if and only if  $H(A, C) = H(B, C)$ . Since  $B \leq A$ , it follows that  $A + C = B + C$ .  $\square$

### Producing inequalities

Let  $B$  be the following  $10 \times 10$  binary matrix

$$\begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & b_4 & b_5 & b_6 & b_7 & b_8 & b_9 & b_{10} \\ 0 & 1 & 1 & & & & & & & \\ 1 & 0 & 1 & O_{3 \times 3} & & & O_{3 \times 4} & & & \\ 1 & 1 & 0 & & & & & & & \\ & & & 0 & 1 & 1 & & & & \\ O_{3 \times 3} & & & 1 & 0 & 1 & & O_{3 \times 4} & & \\ & & & 1 & 1 & 0 & & & & \\ & & & & & & 0 & 1 & 1 & 1 \\ O_{4 \times 3} & & O_{4 \times 3} & & & & 1 & 0 & 1 & 1 \\ & & & & & & 1 & 1 & 0 & 1 \\ & & & & & & 1 & 1 & 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

We calculate the rank of the matrix  $B$  over different fields to find:

$$\text{rank}(B) = \begin{cases} 8, & \text{char}(\mathbb{F}) = 2 \\ 9, & \text{char}(\mathbb{F}) = 3 \\ 10, & \text{otherwise.} \end{cases}$$

For a column  $b_i$  of  $B$ , the set  $\{j : b_i^j = 1\} \subseteq [10]$  is denoted by  $\bar{b}_i$ ; if there is no confusion, by abuse of notation, we identify  $b_i$  and  $\bar{b}_i$ . The notation is the same for row and column vectors. We define:

$$\Delta_B(C) := H(C | A_{[10]}) + \sum_{i=1}^{10} I(A_{[n]-i}; C), \\ \Delta_B(A_{[10]}) := I(A_1; A_2) + 2I(A_{[3]}; A_{[4,10]}) \\ + I(A_{[2]}; A_{[3,10]}) + 2I(A_{[6]}; A_{[7,10]}) + I(A_{[4]}; A_5) \\ + I(A_{[5]}; A_{[6,10]}) + \sum_{i=8}^{10} I(A_{[i-1]}; A_i), \\ \nabla_B(A_{[10]}) := \\ \sum_{(j,k) \in S} \sum_{i=j}^k [I(A_{[j-1]}; A_{[j,i-1]}) + I(A_{[i]}; A_{[i+1,k]})],$$

where  $S$  is the set of the three points  $(1, 3), (4, 6), (7, 10)$ .

The theorem of this paper shows three characteristic-dependent linear rank inequalities. The proof is guided by the matrix  $B$ ; we choose this matrix because it is the smallest binary matrix, which we find, whose rank is different over at least three different finite fields. We hope that the arguments presented in the demonstration can be used to produce other inequalities taking matrices that have similar properties to this matrix.

**Theorem 5.** Let  $A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, A_6, A_7, A_8, A_9, A_{10}, B_1, B_2, B_3, B_4, B_5, B_6, B_7, B_8, B_9, B_{10}, C$  be vector subspaces of a finite dimensional vector space  $V$  over a finite field  $\mathbb{F}$ . The following inequalities are characteristic-dependent linear rank inequalities:

- If the characteristic of  $\mathbb{F}$  is 2, then

$$H(B_{[10]}) \leq 8I(A_{[10]}; C) + \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_j : j \in b_i) \\ + \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_i, C : j \notin b_i) + 10\Delta_B(C) \\ + \Delta_B(A_{[10]}) + \nabla_B(A_{[10]}).$$

- If the characteristic of  $\mathbb{F}$  is 2 or 3, then

$$H(B_{[10]}) \leq 9I(A_{[10]}; C) + \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_j : j \in b_i) \\ + \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_i, C : j \notin b_i) + 10\Delta_B(C) \\ + \Delta_B(A_{[10]}) + \nabla_B(A_{[10]}).$$

- If the characteristic of  $\mathbb{F}$  is neither 2 nor 3, then

$$\begin{aligned} H(C) &\leq \frac{1}{10}I(B_{[10]}) + \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_j : j \in b_i) \\ &+ \sum_{i=1}^{10} H(C | A_i, B_i : j \notin b_i) + \Delta_B(C) \\ &+ \Delta_B(A_{[10]}) + \nabla_B(A_{[10]}). \end{aligned}$$

We remark that these inequalities do not in general hold over other fields whose characteristic is different to the described characteristic. A counterexample would be in  $V = \text{GF}(p)^{10}$ . Take the vector subspaces:  $A_i = \langle e_i \rangle$ , the span of each vector of the canonical basis in  $V$ ;  $B_i = \langle b_i \rangle$ , the span of each column of the matrix  $B$ ; and  $C = \langle (1 \cdots 1) \rangle$ , the span of the vector with 1 in all entries. Then, if  $p \neq 2$ , the first inequality does not hold; if  $p \neq 2, 3$ , the second inequality does not hold; if  $p = 2$  or 3, the third inequality does not hold.

The proof is given at the end of the section. Before, we introduce some propositions and lemmas that will help its development.

Let  $V = A_1 \oplus \cdots \oplus A_n$ , and take a vector subspace  $C$  of  $V$  such that  $A_1 + \cdots + A_{i-1} + C + A_{i+1} + \cdots + A_n$  is a direct sum for all  $i$ . We say that  $(A_1, \dots, A_n, C)$  is a tuple of complementary vector subspaces in  $V$ .

**Proposition 6.** A subspace  $C$  as above described holds  $H(\pi_I(C)) = H(C) \leq H(A_1)$ , for all  $\emptyset \neq I \subseteq [n]$ .

*Proof.* Let  $x \in C$  such that  $\pi_I(x) = O$ . So,  $\sum_{i \in I} x_i = O$ . Hence,  $x \in \bigoplus_{i \notin I} A_i$ . By property of the tuple of complementary vector subspaces,  $x = O$ . In other words,  $\pi_I(C)$  and  $C$  are isomorphic or have the same dimension.  $\square$

As a consequence a non-zero element of  $C$  can be written uniquely as a sum of non-zero elements of  $A_1, \dots, A_n$ .

Consider any  $n \times m$  binary matrix  $B'$ , with columns denoted by  $b_i$ . Let  $\pi_{b_i}$  be the  $I_i$ -projection of

$$V = A_1 \oplus \cdots \oplus A_n,$$

where

$$I_i := \bar{b}_i = \{j \in [n] : b_i^j = 1\}.$$

Take

$$b_{I_i} := \sum_j b_{I_i}^j e_j \in V,$$

where  $(e_j)_j$  is the canonical basis in  $V$ ; and  $b_{I_i}^j$  is 1 if  $e_j \in A_k$  for some  $k$  such that  $b_k = 1$ , and 0 in otherwise. If  $x = \sum_j x_j e_j$ , then we have

$$\pi_{b_i}(x) = b_{I_i} \cdot x := \sum_j b_{I_i}^j x_j e_j.$$

We have the following proposition.

**Proposition 7.** Let  $V = A_1 \oplus \cdots \oplus A_n$ ,  $A_i \neq O$ , and let  $B'$  be a  $n \times m$  binary matrix. For all  $i$  and  $I$ , we have  $b_i = \sum_{j \in I} \alpha_j b_j$  if and only if  $\pi_{b_i} = \sum_{j \in I} \alpha_j \pi_{b_j}$ .

*Proof.* We note  $b_i = \sum_{j \in I} \alpha_j b_j$  if and only if  $b_{I_i} = \sum_{j \in I} \alpha_j b_{I_j}$ .

Now, let  $b_i = \sum_{j \in I} \alpha_j b_j$ . For  $x \in V$ ,

$$\begin{aligned} \sum_{j \in I} \alpha_j \pi_{b_j}(x) &= \sum_{j \in I} \alpha_j (b_{I_j} \cdot x) \\ &= \sum_{j \in I} (\alpha_j b_{I_j} \cdot x) \\ &= \left( \sum_{j \in I} \alpha_j b_{I_j} \right) \cdot x \\ &= b_{I_i} \cdot x \\ &= \pi_{b_i}(x). \end{aligned}$$

The other implication is obtained from

$$\pi_{b_i}(1 \cdots 1) = \sum_{j \in I} \alpha_j \pi_{b_j}(1 \cdots 1).$$

$\square$

**Example 8.** Take  $B' = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 \\ 0 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 0 \end{pmatrix}$ . In  $V = \text{GF}(2)^5$ ,

define  $A_1 = \langle e_1, e_4 \rangle$ ,  $A_2 = \langle e_2, e_5 \rangle$ ,  $A_3 = \langle e_3 \rangle$ . We have

$$b_{I_1} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}, b_{I_2} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}, b_{I_3} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

One can check that  $b_1 = b_2 + b_3$  and  $b_{I_1} = b_{I_2} + b_{I_3}$ .

As a consequence of Proposition 6, if each  $A_i$  and  $C$  are one-dimensional vector spaces, then  $C$  is isomorphic to the span of  $(1 \cdots 1)$ , and each  $\pi_{b_i}(C)$  is isomorphic to  $\langle b_{I_i} \rangle$ . From this and the last proposition, we have the following proposition that is a stronger version of this fact:

**Corollary 9.** Let  $(A_1, \dots, A_n, C)$  be a tuple of complementary vector subspaces in  $V$  over  $\mathbb{F}$  with  $C \neq O$ , and let  $B'$  be a  $n \times m$  binary matrix with columns denoted by  $b_i$ . We have  $\{b_i\}_{i \in I}$  is an independent set if and only if  $\sum_{j \in I} \pi_{b_j}(C)$  is a direct sum.

If we take  $B' := B$ , the  $10 \times 10$  binary matrix defined above, in the last corollary, we obtain:



**Corollary 10.** *If  $(A_1, \dots, A_{10}, C)$  is a tuple of complementary vector subspaces of  $V$ , then*

$$H(\pi_{b_i}(C) : i \in [10]) = \begin{cases} 8H(C), & \text{char}(\mathbb{F}) = 2 \\ 9H(C), & \text{char}(\mathbb{F}) = 3 \\ 10H(C), & \text{otherwise.} \end{cases}$$

In the rest of the paper, we only work with the matrix  $B$ . The Corollary 10 is used immediately to find three inequalities which are true over vector spaces that hold some conditions. We note that the desired conditions are described by the dependency relationships of the columns of  $B$ .

**Proposition 11.** *Let  $A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, A_6, A_7, A_8, A_9, A_{10}, B_1, B_2, B_3, B_4, B_5, B_6, B_7, B_8, B_9, B_{10}, C$  vector subspaces of a finite dimensional vector space  $V$  over a finite field  $\mathbb{F}$  such that  $(A_1, \dots, A_{10}, C)$  is a tuple of complementary vector subspaces. Consider the following conditions:*

- (i)  $B_i \leq \bigoplus_{j \in b_i} A_j$ .
- (ii)  $B_i \leq \left( \bigoplus_{j \notin b_i} A_j \right) \oplus C$ .
- (iii)  $C \leq \left( \bigoplus_{j \notin b_i} A_j \right) + B_i$ .

We have the following implications:

1. If conditions (i) and (ii) hold, and the characteristic of  $\mathbb{F}$  is 2, then

$$H(B_{[10]}) \leq 8H(C).$$

2. If conditions (i) and (ii) hold, and the characteristic of  $\mathbb{F}$  is 3, then

$$H(B_{[10]}) \leq 9H(C).$$

3. If conditions (i) and (iii) hold, and the characteristic of  $\mathbb{F}$  is neither 2 nor 3, then

$$10H(C) \leq H(B_{[10]}).$$

*Proof.* To proof 1 and 2, we can use

$$\pi_{b_i}(C) = \left( \bigoplus_{j \in b_i} A_j \right) \cap \left( \left( \bigoplus_{j \notin b_i} A_j \right) \oplus C \right).$$

Therefore, using conditions (i) and (ii), we have  $B_i \leq \pi_{b_i}(C)$ . Then we apply the last corollary. To proof 3, using conditions (i) and (iii), we can derive  $\pi_{b_i}(C) \leq B_i$ . Then we apply the last corollary.  $\square$

Define  $\bar{A}_1 := A_1$ , and for  $i > 1$ , take a vector subspace of  $A_i$  which is complementary to  $\sum_{j < i} A_j$  in  $\sum_{j \leq i} A_j$ , denote this subspace by  $\bar{A}_i$ . We have

$$V' := \bar{A}_1 \oplus \dots \oplus \bar{A}_{10} \leq V.$$

Let  $C^{(0)} = V' \cap C$ . Recursively, for  $i$ , denote by  $C^{(i)}$ , a subspace of  $C^{(i-1)}$  which is a complementary subspace to

$$\bar{A}_1 \oplus \dots \oplus \bar{A}_{i-1} \oplus \bar{A}_{i+1} \oplus \dots \oplus \bar{A}_{10}$$

in

$$\bar{A}_1 \oplus \dots \oplus \bar{A}_{i-1} \oplus C^{(i-1)} \oplus \bar{A}_{i+1} \oplus \dots \oplus \bar{A}_{10}.$$

Let  $\bar{C}$  denote the subspace  $C^{(10)}$ . The tuple  $(\bar{A}_1, \dots, \bar{A}_{10}, \bar{C})$  is not unique but from now on we fix one of these tuples.

**Lemma 12.**  *$(\bar{A}_1, \dots, \bar{A}_{10}, \bar{C})$  is a tuple of complementary vector subspaces in  $V'$  that holds the following inequalities:*

$$H(C | \bar{C}) \leq \Delta_B(C),$$

$$\sum_{i=1}^{10} H(A_j : j \notin b_i | \bar{A}_j : j \notin b_i) \leq \Delta_B(A_{[10]}),$$

$$\sum_{i=1}^{10} H(A_j : j \in b_i | \bar{A}_j : j \in b_i) \leq \nabla_B(A_{[10]}).$$

*Proof.* The given tuple is a tuple of complementary vector subspaces in  $V'$  by definition. Furthermore, using Lemma 3, we have the following inequalities:

$$H(C | C^{(0)}) \leq H(C | A_{[10]}),$$

$$H(C^{(0)} | \bar{C}) \leq \sum_{i=1}^{10} I(A_{[n-i]}; C),$$

$$H(A_{[j,k]} | \bar{A}_{[j,k]}) = I(A_{[1,j-1]}; A_{[j,k]}),$$

for all  $j, k$ ,

$$H(A_{[j,k]-i} | \bar{A}_{[j,k]-i}) \leq I(A_{[j-1]}; A_{[j,i-1]})$$

$$+ I(A_{[i]}; A_{[i+1,k]}),$$

for  $(j, k) \in S, i \in [j, k]$ ,

$$H(A_{i \cup [4,10]} | \bar{A}_{i \cup [4,10]}) \leq I(A_{i-1}; A_2) + I(A_{[3]}; A_{[4,10]})$$

for  $i = 1, 2$ ,

$$H(A_{[4] \cup [7,10]} | \bar{A}_{[4] \cup [7,10]}) \leq I(A_{[6]}; A_{[7,10]}),$$

$$H(A_{5 \cup [3] \cup [7,10]} | \bar{A}_{5 \cup [3] \cup [7,10]}) \leq I(A_{[4]}; A_5)$$

$$+ I(A_{[6]}; A_{[7,10]}),$$

$$H(A_{[3] \cup [6,10]} | \bar{A}_{[3] \cup [6,10]}) \leq I(A_{[5]}; A_{[6,10]}),$$

$$H(A_{i \cup [6]} | \bar{A}_{i \cup [6]}) \leq I(A_{[i-1]}; A_i),$$

for  $i = 8, 9, 10$ .

One can use all these inequalities along with the definitions of  $\Delta_B(C)$ ,  $\Delta_B(A_{[10]})$ ,  $\nabla_B(A_{[10]})$  (these definitions were previously given) to obtain the described inequalities.  $\square$

**Lemma 13.** For each  $i$ , let

$$\bar{B}_i := B_i \cap \left( \bigoplus_{j \in b_i} \bar{A}_j \right) \cap \left( \left( \bigoplus_{j \notin b_i} \bar{A}_j \right) \oplus \bar{C} \right).$$

We have the subspaces  $\bar{A}_1, \dots, \bar{A}_{10}, \bar{B}_1, \dots, \bar{B}_{10}, \bar{C}$  satisfy conditions (i), (ii) of Proposition 11, and the following inequality holds

$$\begin{aligned} H(B_i : i \in [10] \mid \bar{B}_i : i \in [10]) &\leq \sum_{i=1}^{10} H(B_i \mid A_j : j \in b_i) \\ &+ \sum_{i=1}^{10} H(B_i \mid A_i, C : j \notin b_i) + 10\Delta_B(C) \\ &+ \Delta_B(A_{[10]}) + \nabla_B(A_{[10]}). \end{aligned}$$

*Proof.* The subspaces satisfy conditions (i) and (ii) of Proposition 11 by definition. Also, we have

$$\begin{aligned} H(B_i \mid \bar{B}_i) &\leq H(B_i \mid \bar{A}_j : j \in b_i) \\ &+ H(B_i \mid \bar{A}_j, \bar{C} : j \notin b_i) \\ &\quad \text{[definition of } \bar{B}_i] \\ &= H(B_i \mid A_j : j \in b_i) + H(B_i \mid A_j, C : j \notin b_i) \\ &+ H\left(B_i \cap \left[ \bigoplus_{j \in b_i} A_j \right] \mid B_i \cap \left[ \bigoplus_{j \in b_i} \bar{A}_j \right]\right) \\ &+ H\left(B_i \cap \left[ C \oplus \left[ \bigoplus_{j \notin b_i} A_j \right] \right] \mid B_i \cap \left[ \bar{C} \oplus \left[ \bigoplus_{j \notin b_i} \bar{A}_j \right] \right]\right) \\ &\quad \text{[because } \bar{A}_j \leq A_j, \bar{C} \leq C] \\ &\leq H(B_i \mid A_j : j \in b_i) + H(A_j : j \in b_i \mid \bar{A}_j : j \in b_i) \\ &\quad + H(B_i \mid A_j, C : j \notin b_i) \\ &\quad + H(A_j, C : j \notin b_i \mid \bar{A}_j, \bar{C} : j \notin b_i) \\ &\quad \text{[from Lemma 4]} \\ &\leq H(B_i \mid A_j : j \in b_i) + H(B_i \mid A_j, C : j \notin b_i) \\ &+ H(A_j : j \in b_i \mid \bar{A}_j : j \in b_i) + H(A_j \mid \bar{A}_j : j \notin b_i) \\ &\quad + H(C \mid \bar{C}) \quad \text{[from Lemma 3].} \end{aligned}$$

Then, we apply the inequalities from Lemma 12. □

**Lemma 14.** For each  $i$ , let

$$\begin{aligned} \hat{B}_i &:= B_i \cap \left( \bigoplus_{j \in b_i} \bar{A}_j \right), \\ \hat{C} &:= \bar{C} \bigcap_{i=1}^{10} \left( \left( \bigoplus_{j \notin b_i} \bar{A}_j \right) + \hat{B}_i \right). \end{aligned}$$

We have the subspaces  $\bar{A}_1, \dots, \bar{A}_{10}, \hat{B}_1, \dots, \hat{B}_{10}, \hat{C}$  satisfy conditions (i), (iii) of Proposition 11, and the following inequality holds

$$\begin{aligned} H(C \mid \hat{C}) &\leq \sum_{i=1}^{10} H(C \mid A_j, B_i : j \notin b_i) \\ &+ \sum_{i=1}^{10} H(B_i \mid A_j : j \in b_i) + \Delta_B(C) \\ &\quad + \Delta_B(A_{[10]}) + \nabla_B(A_{[10]}). \end{aligned}$$

*Proof.* The subspaces satisfy conditions (i) and (iii) of Proposition 11 by definition. Also, we have

$$\sum_{i=1}^{10} H(B_i \mid \hat{B}_i) \leq \sum_{i=1}^{10} H(B_i \mid A_j : j \in b_i) + \nabla_B(A_{[10]}).$$

Hence,

$$\begin{aligned} H(C \mid \hat{C}) &= H(C \mid \bar{C}) + H(\bar{C} \mid \hat{C}) \\ &\leq H(C \mid \bar{C}) + H(C \mid \hat{C}) \\ &\quad \text{[because } \hat{C} \leq \bar{C} \leq C] \\ &\leq H(C \mid \bar{C}) + \sum_{i=1}^{10} H(C \mid \bar{A}_j, \hat{B}_i : j \notin b_i) \\ &\quad \text{[definition of } \bar{B}_i] \\ &\leq H(C \mid \bar{C}) + \sum_{i=1}^{10} H(C \mid A_i, B_i : j \notin b_i) \\ &+ \sum_{i=1}^{10} H\left(C \cap \left[ B_i + \left[ \bigoplus_{j \notin b_i} A_j \right] \right] \mid C \cap \left[ \hat{B}_i + \left[ \bigoplus_{j \notin b_i} \bar{A}_j \right] \right]\right) \\ &\quad \text{[because } \bar{A}_j \leq A_j, \hat{B}_i \leq B_i] \\ &\leq H(C \mid \bar{C}) + \sum_{i=1}^{10} H(C \mid A_i, B_i : j \notin b_i) \\ &+ \sum_{i=1}^{10} H(A_j, B_i : j \notin b_i \mid \bar{A}_j, \hat{B}_i : j \notin b_i) \\ &\quad \text{[from Lemma 4]} \\ &\leq H(C \mid \bar{C}) + \sum_{i=1}^{10} H(C \mid A_i, B_i : j \notin b_i) \\ &+ \sum_{i=1}^{10} H(A_j : j \notin b_i \mid \bar{A}_j : j \notin b_i) + \sum_{i=1}^{10} H(B_i \mid \hat{B}_i) \\ &\quad \text{[from Lemma 3].} \end{aligned}$$

Then, we apply the inequalities from Lemma 12 and the inequality presented at the beginning of the proof. □

## Proof of Theorem 5

To prove the inequality 1, from Lemma 13, the vector subspaces  $\bar{A}_1, \dots, \bar{A}_{10}, \bar{B}_1, \dots, \bar{B}_{10}, \bar{C}$  satisfy Proposition 11 with condition 1 if the characteristic of the field  $\mathbb{F}$  is 2. We have

$$H(\bar{B}_{[10]}) \leq 8H(\bar{C}).$$

One can note  $H(\bar{C}) \leq I(A_{[10]}; C)$ , and the inequality given in Lemma 13 can be write as

$$\begin{aligned} & H(B_{[10]}) - \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_j : j \in b_i) \\ & - \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_i, C : j \notin b_i) - 10\Delta_B(C) \\ & - \Delta_B(A_{[10]}) - \nabla_B(A_{[10]}) \leq H(\bar{B}_{[10]}). \end{aligned}$$

Using all these inequalities we obtain the desired inequality.

The inequality 2 is obtained in a similar way; and from the inequality 1, it is easy to note that the inequality 2 also holds over fields whose characteristic is 2.

To prove the inequality 3, from Lemma 14, the vector subspaces  $\hat{A}_1, \dots, \hat{A}_{10}, \hat{B}_1, \dots, \hat{B}_{10}, \hat{C}$  satisfy Proposition 11 with condition 3 if the characteristic of the field  $\mathbb{F}$  is neither 2 nor 3, we have

$$10H(\hat{C}) \leq H(\hat{B}_{[10]}).$$

One can note  $H(\hat{B}_{[10]}) \leq H(B_{[10]})$ , and the inequality given in Lemma 14 can be write as

$$\begin{aligned} & H(C) - \sum_{i=1}^{10} H(C | A_j, B_i : j \notin b_i) \\ & - \sum_{i=1}^{10} H(B_i | A_j : j \in b_i) - \Delta_B(C) \\ & - \Delta_B(A_{[10]}) - \nabla_B(A_{[10]}) \leq H(\hat{C}). \end{aligned}$$

Using all these inequalities we obtain the desired inequality.  $\square$

## Conclusions

In this paper, we produce three characteristic-dependent linear rank inequalities in 21 variables using as guide a suitable binary matrix whose rank is different over at least three

different fields (specifically, the rank depends on the characteristic of the field). The first inequality is true over fields whose characteristic is 2; the second inequality is true over fields whose characteristic is 2 or 3; and the third inequality is true over field whose characteristic is neither 2 nor 3. We hope that the technique presented here can be used to produce other inequalities, choosing other suitable matrices. In future work, the independence or dependence of these inequalities and their possible applications to Network Coding must be studied.

## Contribution of the authors

The first author created the central idea of the manuscript and both authors contributed to its development and writing.

## Acknowledgments

The first author thanks the support provided by COLCIENCIAS and the second author thanks the support provided by Universidad Nacional de Colombia.

## Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

## References

- Blasiak A., Kleinberg R., Lubetzky E.** (2011). Lexicographic products and the power of non-Linear Network Coding. Foundations of Computer Science (FOCS) 2011 IEEE 52nd Annual Symposium on. 609-618.
- Dougherty R., Freiling C., Zeger K.** (2005). Insufficiency of linear coding in network information flow. IEEE Transactions on Information Theory. **51** (8): 2745-2759.
- Dougherty R., Freiling C., Zeger K.** (2013). Achievable rate regions for Network Coding. IEEE Transactions on Information Theory. **61** (5): 2488-2509.
- Freiling E.F.** (2014). Characteristic dependent linear rank inequalities and applications to Network Coding. Ph.D. thesis. San Diego, The United States: University of California.
- Ingleton W.** (1969). Representation of matroids. Combinatorial mathematics and its applications. Oxford. 149-167.
- Kinser R.** (2011). New inequalities for subspace arrangements. Journal Combinatorial Theory Serie A. **118** (1): 152-161.
- Shen A., Hammer D., Romashchenko A.E., Vereshchagin N.K.** (2000). Inequalities for Shannon entropy and Kolmogorov complexity. Journal of Computer and Systems Sciences. **60**: 442-464.

## Agradecimientos - Acknowledgements

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales  
Volumen 43, números 166, 167, 168 y 169.

El comité editorial de la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales expresa sincero agradecimiento a los revisores que han participado durante el año 2019, en la valoración crítica de los artículos presentados a la revista, por su valiosa contribución, esfuerzo y tiempo dedicado.

---

Ahmed Ould Khaoua	Francisco de Assis Ribeiro dos Santos	Luis Fernando Echeverri López
Aída Luz Villa Holguín	Freddy Alberto Ramírez Monroy Ramírez	Luis Norberto Granda
Alba Lucía Cómbita Rojas	Fernando Alzate Guarín	Luz Marina Duque
Alex da Silva de Freitas	Francisco Javier Aceituno Bocanegra	Marcela González Córdoba
Alirio Palma	Gabriel Roldán	María Isabel Castro Rebolledo
Álvaro Luis Morales Aramburo	Gerardo Antonio Aymard Corredor	Mario Alberto Quijano
Amanda Varela Ramírez	Germán Antonio Pérez Alcázar	Manuel Fredy Molina Caballero
Ana María Groot Mahecha	Gladys Parra Alfonso	Margarita María Toro Villegas
Anderson Muñoz Quintero	Gustavo Castellanos Galindo	María Elena Gómez
Ángela Zapata Anzola	Helena Groot de Restrepo	María Victoria Alzate Cano
Angie Patiño Montoya	Hernán Aristizabal	Marta Lucia Molina
Armando Sarmiento Santos	Hugo Mantilla	Miguel Gonzalo Andrade-C.
Arnold Rafael Romero Bohórquez	Jacobo Robledo Buriticá	Monika Barth Ortrud
Arturo Acero	Jaime Leonardo Lozano Bravo	Mónica Betancourt Vásquez
Carlos Alberto Agudelo Henao	Jaime Alberto Pérez	Nathali López Cardona
Carlos Arturo Ávila	Jesús Eduardo Ortega	Oscar José Mesa Sánchez
Carlos Augusto Molina	Jesús Manuel Vásquez Ramos	Oswaldo Lezama
Carlos José Parales	Jesús Orlando Rangel	Paola Andrea Arias
Claudia Moreno Ramírez	Jhon Jairo Fernández Hincapié	Paulo César Tigueros
Claudenir Simões Caires	Joan Cuxart Rodamilans	Pedro Prieto
Cornelio Andrés Bota Sierra	Jorge Andrés Calderón	Reiner Palomino Lemus
Dagoberto Cáceres	Jorge Iván Zuluaga Callejas	Ricardo Muñoz
Daniel Hernández Deckers	Jorge L Petro	Ricardo de Oliveira Orsi
Edison Osorio	José Daniel Pabón Caicedo	Roberto Emilio Franco Peñaloza
Eduardo Brieva Bustillo	José Gregorio Portilla Barbosa	Robert Paul Salazar
Eduino Carbonó DelaHoz	José Vicente Rodríguez	Santiago Duque Escobar
Eliana Marcela Barrios Vásquez	Juan Camilo Chacón Duque	Sonia Moreno Guáqueta
Emilio Realpe	Juan Carlos Galvis Arrieta	Yenny Hernández
Erika Patricia Daza-Pérez	Juan Guillermo Cubillos Hinojosa	Viktor V. Lemesko
Ernesto Guhl Nanneti	Juliette Cristina Gualdrón	Walter Torres Hernández
Ernesto Mancera Pineda	Julio Carrisoza Umaña	William Ariza Cortés
Enrique Javier Peña Salamanca	Leonardo Rache Rodríguez	Wilmar Bolívar
Fanor Casierra	Leonardo Rendón	Zuleyma Mosquera Murillo
Felipe Alfonso Cardona	Lourdes Rico Arce	

## Índice de autores - Index of Authors

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales  
Volumen 43, números 166, 167, 168 y 169.

- Adrián Enrique Rodríguez-De La Barrera, 78  
Adriana Paola Bonilla-Sánchez, 494  
Alba G. Ávila-Bernal, 193  
Alberto Gómez Gutiérrez, 349  
Alberto Páez-Redondo, 65  
Alejandro Navarro-Morales, 502  
Alejandro Segovia-Paccini, 521  
Alfredo Torres-Benítez, 737  
Alonso Correa-Toro, 10  
Ana Lucía Estrada-Posada, 661  
Ana Milena Lagos, 646  
Andrés Gómez-Giraldo, 297  
Andrés Posada-Bedoya, 297  
Andrés Quintero-Mercado, 65  
Andrés Villaquirán-Hurtado, 165  
Anita Drumond, 746  
Arcesio Salamanca C., 10  
Arianis Tatiana Ramírez-Pineda, 351  
Bernardo Gómez Moreno, 6  
Bibiana Cadena-Duarte, 628  
Carlos A. Mercado, 375  
Carlos E. Mejía, 563  
Carolina González-Severiche, 628  
Carolina López-Urán, 351  
Carolina Romero-Hernández, 705  
Cesar E. Tamaris-Turizo, 212  
Clara Calderón, 17  
Claudia Ortiz López, 614  
Daniela Ahumada-C., 521  
David Alfonso Bejarano-Bonilla, 38  
Dayana Andrea Vásquez-Barajas, 241  
Diego Huseth Ruiz-Valderrama, 502  
Diego Mauricio Cabrera Amaya, 508  
Edgar Eduardo Daza, 319  
Edison Y. Ortiz, 133  
Edith Yohana Agudelo-Acevedo, 661  
Elizabeth Castañeda, 9  
Emil José Hernández Ruz, 518  
Enmanuel Portilla-Dorado, 165  
Estefanía Arroyave-Flórez, 628  
Estefanía Navarro-Monterroza, 120  
Estrella Natali Borja-Goyeneche, 366  
Fabio Dangon-Bernier, 65  
Fabio Passos, 539  
Federico Mosquera-Guerra, 199  
Fernando Alzate-Guarín, 699  
Fernando Echeverri L., 291  
Fernando Trujillo-González, 199  
Francisco Antonio Villa-Navarro, 44  
Francisco Javier Roldán-Palacio, 699  
Freddy Moreno, 255  
Fredy L. Dubeibe, 24  
Gabriel R. Navas-S., 521  
Gerardo Gordillo, 17  
Gilberto J. Fochesatto, 133  
Gina Milena Prieto-Novoa, 366  
Giorgio Matteucci, 177  
Giovanny Ramirez, 673  
Gladys Reinoso, 98  
Gloria Inés Sánchez-Vásquez, 351  
Guillermo A. González, 24  
Guillermo Salamanca-Grosso, 689  
Heriberto David, 250  
Hilda Rocío Mosquera-Mosquera, 494  
Horacio Torres-Sánchez, 382  
Hugo Alfonso Rojas, 539  
Humberto Mendoza-Cifuentes, 250  
Humberto Sarria-Zapata, 764  
Isabel Carmona-Gallego, 699  
Isadora França, 518  
Ivonne Alexandra Aguilera-Giraldo, 108  
J. Gregorio Portilla, 255  
J. Orlando Rangel-Ch., 673  
Jaime Eduardo Bernal Villegas, 607  
Jairo Castaño-Zapata, 227, 241  
Jairo Quiroga Puello, 531  
Javier Ricardo Castro-Ladino, 193  
Jeasson F. González, 31  
Jesús Manuel Vásquez-Ramos, 108  
Jhon Ch. Donato-Rondón, 728  
Jhon Jairo Olaya-Florez, 366  
Jhon Steven Murillo-Serna, 699  
Johanna Esperanza Romero-Murcia, 653  
John Jairo Parra B., 291  
Jorge A. Otalora, 375  
Jorge Luis Fuentes Lorenzo, 550  
José A. Cuéllar-Cardozo, 489  
José Jobanny Martínez, 539  
José Wilfredo López Cruz, 508  
José-Warles Díaz-Guamán, 489  
Juan D. Villada, 273  
Juan Eugenio Ochoa, 601  
Juan F. Blanco-Libreros, 84  
Juliana Loaiza, 273  
Kelly Huertas-Farías, 98  
Kelly Melisa Castañeda-Vanegas, 351  
Laura Alejandra Vélez Vanegas, 52  
Liliam A. Palomeque-Forero, 285  
Lucinéia Barbosa, 518  
Luis A. Morales-Rincon, 133  
Luis Alfonso Causil-Vargas, 78  
Luis Ernesto Rodríguez-Qüenza, 10  
Luis Germán Naranjo, 480  
Luis Gimeno, 746  
Luisa Fernanda Cardona-Piedrahíta, 227  
M. Victoria Leon, 646  
M.A. Pathan, 311  
Manuel F. Molina C., 285  
Manuel Hernando Bernal-Bautista, 38  
Manuel N. Chaur, 273  
Margarita María Roa-Cubillos, 44  
María Catalina Lopera, 234  
María Cecilia Agudelo-Fernández, 351  
María Fernanda Lozano-Bernal, 489  
María Helena Brijaldo, 539  
Marta Losada, 638  
Martha Isabel González, 351  
Mauricio Posada-H, 250  
Melizza Tobias-Loaiza, 212  
Miguel Moreno-Palacios, 737  
Milena Hernández-Rodríguez, 10  
Mónica Patricia Osorio-Tangarife, 689  
Nancy Molano-Tobar, 165  
Néstor Javier Roncancio-Duque, 52  
Nicolás Zárate-Arias, 737  
Nicole Franco, 199  
Omar J. Suarez, 375  
Orlando Causil-Vargas, 78  
Paola A. Arias, Sara C. Vieira, 120  
Pedro R. Dueñas-Ramírez, 646  
Rafael Arango-Isaza, 241  
Raquel Nieto, 746  
Ricardo Álvarez-León, 84  
Ricardo Román-Botero, 297  
Robinson Moreno, 17  
Rodrigo Castillo, 746  
Rodrigo Jimenez, 133  
Román Castañeda, 177  
Sandra M. Martínez-Sicachá, 24  
Sigmer Y. Quiroga, 646  
Silvia Patricia López-Zapata, 241  
Sonia Moreno, 163, 284  
Victor Peña-Macias, 764  
William A. Posada-Restrepo, 628  
Yessica Tatiana-Parra, 98  
Zuleyma Mosquera-Murillo, 219

# Índice de artículos - Index of Articles

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales  
 Volumen 43, números 166, 167, 168 y 169.

<b>Editorial</b>	<b>400 años del <i>Harmonices Mvndi</i> de Johannes Kepler</b>	
	400 years of <i>Harmonices Mvndi</i> by Johannes Kepler .....	6
	<b>Mendeléyev y otros artífices de la tabla periódica</b>	
	Mendeléyev and other architects of the Periodic Table .....	163
<b>Ciencias Biomédicas</b> Biomedical Sciences	<b>Alexander von Humboldt en la <i>Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales</i></b>	
	Alexander von Humboldt in the journal of <i>Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales</i> .....	349
	<b>Leonardo Da Vinci (1519-2019)</b>	
Leonardo Da Vinci (1519-2019) .....	601	
<b>Ciencias Biomédicas</b> Biomedical Sciences	<b>Potencia del salto en jugadores de fútbol sala después de la utilización del rodillo de espuma y la facilitación neuromuscular propioceptiva en la musculatura isquiosural</b>	
	Jump power in futsal players after foam roller use and proprioceptive neuromuscular facilitation in the ischiosural muscles .....	165
	<b>Filogenia y oncogénesis del virus del papiloma humano: una aproximación translacional al descubrimiento de biomarcadores para la detección de lesiones precancerosas de cérvix</b>	
	Phylogeny and oncogenicity of the human papillomavirus: A translational approach for the discovery of biomarkers for the detection of precancerous lesions of the cervix .....	351
	<b>Evidencia de mutaciones genéticas asociadas con el albinismo en amerindios</b>	
Evidence of genetic mutations associated with albinism in Amerindians .....	607	
<b>Ciencias del Comportamiento</b> Behavioral Sciences	<b>Diseño, síntesis, caracterización y evaluación <i>in vitro</i> de la actividad de los péptidos antimicrobianos contra bacterias patógenas resistentes a antibióticos</b>	
	Design, synthesis, characterization and <i>in vitro</i> evaluation of antimicrobial peptides against pathogenic bacteria resistant to antibiotics .....	614
	<b>Etnografía del productor araucano de la sabana inundable, Colombia</b>	
Ethnography of the Araucanian producer of the flooded savannah, Colombia .....	10	
	<b>El sistema de canales y camellones prehispánico del golfo de Urabá, noroccidente de Colombia. Un reporte arqueológico y geográfico preliminar</b>	
	The prehispanic ridged field system in the Gulf of Urabá, northwestern Colombia. An archaeological and geographical preliminary report .....	628

**Ciencias  
Físicas**  
Physical Sciences

<b>Fabrication of solar cells based on Cu<sub>2</sub>ZnSnS<sub>4</sub> films grown with optimized chemical composition homogeneity</b> Fabricación de celdas solares basadas en películas de Cu <sub>2</sub> ZnSnS <sub>4</sub> crecidas con homogeneidad de composición química optimizada .....	17
<b>Orbital dynamics in realistic galaxy models: NGC 3726, NGC 3877 and NGC 4010</b> Dinámica orbital en modelos realistas de galáxias: NGC 3726, NGC 3877 y NGC 4010 .....	24
<b>Determinación de la velocidad de traslación del vórtice anular mediante expansión multipolar</b> Determination of translational velocity of the ring vortex using multipolar expansion .....	31
<b>Geometric model for interference and diffraction with waves and particles</b> Modelo geométrico para interferencia y difracción con ondas y partículas .....	177
<b>Aplicación de metamateriales para estimar índices de refracción</b> Application of metamaterials to estimate refractive indexes .....	193
<b>Efecto del contenido de Ni en las propiedades ópticas y eléctricas de recubrimientos ZrTiSiNiN depositados por co-sputtering</b> Effect of Ni content on the optical and electrical properties of ZrTiSiNiN thin films deposited by co-sputtering .....	366
<b>Efectos de la temperatura en la resonancia ferromagnética: estudio comparativo para diferentes materiales</b> Effects of temperature on the ferromagnetic resonance of particles: Comparative study for different materials .....	375
<b>Humboldt y el rayo del Catatumbo: ¿mito o realidad?</b> Humboldt and the Catatumbo's Lightning .....	382
<b>A review of accelerator-based searches for Neutral Long-Lived Particles</b> Una revisión de las búsquedas de partículas neutras de larga vida de experimentos basados en aceleradores .....	638

**Ciencias  
Naturales**  
Natural Sciences

<b>Patrón de actividad diaria y de temperaturas ambientales y microambientales en una población de la lagartija endémica colombiana <i>Anolis huilae</i> (Squamata, Dactyloidae)</b> Daily activity pattern and environmental and microenvironmental temperatures in a population of the Colombian endemic lizard <i>Anolis huilae</i> (Squamata, Dactyloidae) .....	38
<b>Aspectos reproductivos y pesqueros de <i>Prochilodus magdalenae</i> Steindachner, 1879 (Characiformes: Prochilodontidae) en la ciénaga de Marriaga, río Atrato, Colombia</b> Reproductive aspects and fishery of <i>Prochilodus magdalenae</i> Steindachner, 1879 (Characiformes: Prochilodontidae) in the Marriaga swamp, Atrato River system, Colombia .....	44
<b>Valores objeto de conservación del subsistema de áreas protegidas de los Andes occidentales, Colombia</b> Values of conservation objects in the West Andean protected areas subsystem .....	52
<b>Aislamientos endofíticos de <i>Colletotrichum</i> spp. a partir de hojas y ramas de mango (<i>Mangifera indica</i> L.) cultivar Azúcar en el municipio de Ciénaga, Magdalena, Colombia</b> Endophytic isolation of <i>Colletotrichum</i> spp. from the leaves and branches of mango ( <i>Mangifera indica</i> L.) cultivar Azúcar in the municipality of Ciénaga, Magdalena, Colombia .....	65

<b>Determinación de la diversidad genética de la paloma doméstica <i>Columba livia</i> (Columbidae) a partir de genes polimórficos asociados con el color del plumaje en San Antero, Córdoba, Colombia</b>	
Determination of the genetic diversity of the domestic pigeon <i>Columba livia</i> (Columbidae) employing polymorphic genes associated with the color of the plumage in San Antero, Córdoba, Colombia .....	78
<b>Mangroves of Colombia revisited in an era of open data, global changes, and socio-political transition: Homage to Heliodoro Sánchez-Páez</b>	
Regreso a los manglares de Colombia en una era de datos abiertos, cambios globales y transiciones sociopolíticas: homenaje a Heliodoro Sánchez-Páez .....	84
<b>Aspectos ecológicos de la comunidad fitoperifítica en el río Anchique, cuenca andina colombiana</b>	
Ecological aspects of the phytoperiphytic community in the Anchique River, Colombian Andean basin .....	98
<b>Distribución espacial y temporal de Elmidae (Insecta: Coleoptera) y su relación con los parámetros fisicoquímicos en el río Ocoa, Meta, Colombia</b>	
Spatial and temporal distribution of Elmidae (Insecta: Coleoptera) and its relationship with physicochemical parameters in the Ocoa river, Meta, Colombia .....	108
<b>Delfines de río: especies indicadoras del estado de salud de los ecosistemas acuáticos de la Amazonia y la Orinoquia</b>	
River dolphins: Species that indicate the state of health of the aquatic ecosystems of the Amazon and Orinoco regions .....	199
<b>Odonatos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: una lista preliminar</b>	
Odonata of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: A preliminary list .....	212
<b>Riqueza y distribución de tricópteros inmaduros del departamento del Chocó, Colombia</b>	
Richness and distribution of immature caddisflies in the department of Chocó, Colombia .....	219
<b>Comparación de métodos de inoculación de <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> (Sacc.) Snyder &amp; Hansen, causante del marchitamiento vascular del tomate</b>	
Comparison of inoculation methods of <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> Sacc. (Snyder & Hansen), the causal agent of the vascular wilt of tomato .....	227
<b>Flujo de CO<sub>2</sub> del suelo bajo diferentes coberturas de la Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá</b>	
Soil CO <sub>2</sub> flux under different land-cover types in the <i>Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental</i> of Bogotá .....	234
<b>Caracterización del agente causante de la deformación de los frutos de la uva (<i>Vitis vinifera</i> L.) var. Red Globe en La Unión, Valle del Cauca, Colombia</b>	
Characterization of the causal agent of the deformation of the fruits of the grape ( <i>Vitis vinifera</i> L.) var. Red Globe, in La Unión, Valle del Cauca, Colombia .....	241
<b>Una nueva especie de <i>Miconia</i> (Melastomataceae) con anteras connadas de Colombia</b>	
A new species of <i>Miconia</i> (Melastomataceae) with connate anthers from Colombia .....	250



<b>Un manuscrito de finales del siglo XVII: primera manifestación de un estudio astronómico y cronológico autóctono en territorio neogranadino</b>	
A manuscript of the late seventeenth century: first manifestation of an astronomical and chronological autochthonous study in the Nueva Granada .....	255
<b>Alexander von Humboldt</b>	
<b>Geografía de las plantas. Cuadro físico de las regiones equinoxiales. VIII (29): 65-103, 1953</b>	
Geography of plants. <i>Tableau physique</i> of equinoxial regions. VIII (29): 65-103, 1953 .....	388
<b>Armando Dugand</b>	
<b>El primer arribo de Humboldt a la Nueva Granada. IX (35): 210-213, 1954</b>	
Humboldt's first arrival to New Granada. IX (35): 210-213, 1954 .....	427
<b>Alexander von Humboldt</b>	
<b>Elogio de Humboldt a la obra de Codazzi X (41): xxxiv, 1959</b>	
Humboldt's praise of Codazzi's work. X (41): xxxiv, 1959 .....	431
<b>Abel Naranjo Villegas</b>	
<b>Humboldt y las ciencias naturales. X (41): xxxvi-xxxix, 1959</b>	
Humboldt and the natural sciences. X (41): xxxvi-xxxix, 1959 .....	433
<b>Siegfried Striegel</b>	
<b>Evocación del barón Alexander von Humboldt. X (41): xli-xliv, 1959</b>	
Evocation of Baron Alexander von Humboldt. X (41): xli-xliv, 1959 .....	439
<b>Ernesto Guhl</b>	
<b>Humboldt y nosotros. X (41): xlv-xlviii, 1959</b>	
Humboldt and us. X (41): xlv-xlviii, 1959 .....	443
<b>Guillermo Hernández de Alba</b>	
<b>Humboldt y Mutis. X (41): l-lvii, 1959</b>	
Humboldt and Mutis. X (41): l-lvii, 1959 .....	447
<b>Jorge Arias de Greiff</b>	
<b>El diario inédito de Humboldt. XIII (51): 393-398, 1969</b>	
Humboldt's unpublished diary. XIII (51): 393-398, 1969 .....	456
<b>Jorge Arias de Greiff</b>	
<b>El mapa de Humboldt del río Magdalena. XIII (51): 399-402, 1969</b>	
Humboldt's map of the Magdalena river. XIII (51): 399-402, 1969 .....	470
<b>Imaginarios de naturaleza y el futuro de la biodiversidad</b>	
Nature imaginaries and the future of biodiversity .....	480
<b>Estudio, curaduría y nuevos registros de odonatos presentes en la colección del Museo de La Salle</b>	
Study, curation and new records of odonates present in the collection of the Museum of La Salle .....	489
<b>Viabilidad y germinación <i>in vitro</i> de taxones de las tribus Cymbidieae y Epidendreae (subfamilia Epidendroideae, Orchidaceae)</b>	
Viability and <i>in vitro</i> germination of taxa from Cymbidieae and Epidendreae tribes (subfamily Epidendroideae, Orchidaceae) .....	494

<b>Descripción, ampliación y nuevo registro de distribución para <i>Dendropsophus manonegra</i> (Rivera &amp; Orrico, 2013) y <i>Dendropsophus sarayacuensis</i> (Shreve, 1935) (Amphibia: Anura: Hylidae) en el piedemonte andino-amazónico del departamento de Caquetá, Colombia</b>	
Description, extension, and new distribution register for <i>Dendropsophus manonegra</i> (Rivera & Orrico, 2013) and <i>Dendropsophus sarayacuensis</i> (Shreve, 1935) (Amphibia: Anura: Hylidae) in the Andean-Amazon piedmont region in the department of Caquetá – Colombia .....	502
<b>Riqueza florística y estructura de la vegetación acuática y terrestre en el humedal El Salitre, Bogotá, Colombia</b>	
Floristic richness and structure of aquatic and terrestrial vegetation in El Salitre wetland, Bogotá, Colombia .....	508
<b>First records of <i>Theobroma speciosum</i> fruits dispersion</b>	
Primer registro de la dispersión de frutos de <i>Theobroma speciosum</i> .....	518
<b>Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea) of Montes de María sub-region: Preliminary list of species from El Carmen de Bolívar (Bolívar, Colombia)</b>	
Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) de la sub-región de Montes de María: lista preliminar de especies de El Carmen de Bolívar (Bolívar, Colombia) .....	521
<b>Polychaetes from the Caribbean coast of Colombia: An updated checklist and some taxonomic annotations</b>	
Poliquetos de la costa Caribe en Colombia: una lista de chequeo actualizada y algunas anotaciones taxonómicas .....	646
<b>Potencial de propagación y conservación de semillas del árbol del té de Bogotá, <i>Symplocos theiformis</i> (L. f.)</b>	
Propagation and seed conservation potential of <i>Symplocos theiformis</i> (L. f.) from Bogotá .....	653
<b>Dinámica espacial y temporal de la interacción de <i>Ascomorphella volvocicola</i> y <i>Volvox</i> en el embalse Riogrande II, Antioquia, primer reporte para Colombia</b>	
Spatial and temporal dynamics of the interaction of <i>Ascomorphella volvocicola</i> and <i>Volvox</i> in Riogrande II reservoir in Antioquia, first report for Colombia .....	661
<b>Sucesión vegetal en áreas de minería a cielo abierto en el bosque pluvial tropical del departamento del Chocó, Colombia</b>	
Open sky mining and plant succession in a tropical pluvial forest in Chocó, Colombia .....	673
<b>Análisis polínico del propóleo rojo de la zona insular de San Andrés, Colombia</b>	
Palynological analysis of red propolis from San Andrés insular zone, Colombia .....	689
<b>Nuevo registro de <i>Oryctanthus grammatus</i> (Loranthaceae), una planta parásita conocida únicamente en su colección tipo</b>	
New record of <i>Oryctanthus grammatus</i> (Loranthaceae), a parasitic plant known only from the type collection .....	699
<b>Sinopsis de las especies del género <i>Abarema</i> Pittier (Leguminosae:Caesalpinioideae) que crecen en Colombia</b>	
Synopsis of the species of the genus <i>Abarema</i> (Leguminosae: Caesalpinioideae) growing in Colombia .....	705

<b>Ciencias Naturales</b> Natural Sciences	<b>Diversidad de diatomeas en un sistema fluvial andino: los nutrientes y la conductividad como factores de explicación</b> Diversity of diatoms in an Andean fluvial system: nutrients and conductivity as explanation factors .....	728
	<b>Diversidad, especificidad de forófito y preferencias microambientales de líquenes cortícolas de un bosque subandino en la región Centro de Colombia</b> Diversity, phorophyte specificity and microenvironmental preferences of corticolous lichens in a sub-Andean forest in the <i>Centro</i> region of Colombia .....	737
<b>Ciencias Químicas</b> Chemical Sciences	<b>Electronic and electrochemical properties of a grid-like structure of Zn(II)</b> Propiedades electrónicas y electroquímicas de una estructura del tipo de Zn(II) .....	273
	<b>2019 Año Internacional de la Tabla Periódica de los Elementos Químicos</b> 2019, <i>International Year of the Periodic Table (IYPT)</i> .....	284
	<b>La tabla periódica como fundamento para el aprendizaje de la Química y la construcción de conocimiento</b> The periodic table as a foundation for learning chemistry and building knowledge .....	285
	<b>Los lantánidos: ni tierras ni raras</b> The lanthanides: neither earths nor rare .....	291
	<b>Los 5-aminopirazoles como bloque de construcción de compuestos heterocíclicos fusionados</b> 5-Aminopyrazoles as a building block for fused heterocyclic compounds .....	531
<b>Ciencias de la Tierra</b> Earth Sciences	<b>Producción de alcohol cinámico a partir de la hidrogenación selectiva de cinamaldehído usando catalizadores de oro soportados en óxidos metálicos</b> Cinnamyl alcohol production from selective hydrogenation of cinamaldehyde using golden catalysts supported on metallic oxides .....	539
	<b>El Niño-Oscilación del Sur, fase Modoki, y sus efectos en la variabilidad espacio-temporal de la precipitación en Colombia</b> El Niño/Southern Oscillation Modoki and its effects on the spatiotemporal variability of precipitation in Colombia .....	120
	<b>Caracterización de la turbulencia atmosférica en una gran zona verde de una megaciudad andina tropical</b> Characterization of the atmospheric turbulence in a tropical Andes megacity large urban park .....	133
	<b>Preliminary characterization of the dominant baroclinic modes of a tropical Andean reservoir during a dry period</b> Caracterización preliminar de los modos baroclínicos dominantes de un embalse tropical andino durante un período seco .....	297
	<b>Las plantas como fuente de compuestos fotoprotectores frente al daño en el ADN producido por la radiación ultravioleta</b> Plants as a source of photoprotective compounds against ultraviolet radiation-induced DNA damage .....	550

**Ciencias  
de la Tierra**  
Earth Sciences

**Matemáticas**  
Mathematics

<b>Influencia de los principales modos anulares hemisféricos y El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) en las fuentes de humedad globales de Mesoamérica</b>	
Influence of the main Annular Hemispheric Modes and ENSO on Mesoamerica's global moisture sources .....	746
<b>Integral transforms and extended Voigt functions</b>	
Transformadas integrales y funciones extendidas de Voigt .....	311
<b>Una convolución muy útil y unas derivadas ilustres</b>	
A very useful convolution and some illustrious derivatives .....	563
<b>Characteristic-Dependent Linear Rank Inequalities in 21 Variables</b>	
Desigualdades Rango Lineales Dependientes de la Característica en 21 variables .....	764
<b>In Memoriam</b>	
José Luis Villaveces Cardoso .....	319
<b>Vida de la Academia</b>	
Palabras Enrique Forero .....	321
Palabras Clemente Forero Pineda .....	322
<b>Vida de la Academia</b> .....	578
<b>Carta al editor</b>	
Letter to the Editor .....	325
<b>Corrección de autor</b>	
Author's correction .....	331
<b>Comentario bibliográfico</b> .....	572

## Enfoque y alcance

---

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales es una publicación periódica trimestral, multidisciplinaria, que tiene como objetivo dar a conocer artículos inéditos de investigación de alta calidad.

La Revista publica artículos científicos en las áreas de ciencias biomédicas, ciencias del comportamiento (filosofía, psicología, antropología, sociología), ciencias físicas, ciencias naturales (biología, microbiología, botánica, zoología, ecología) ciencias químicas, ciencias de la tierra (geología, medio ambiente) y matemáticas.

Está reseñada en varios índices nacionales e internacionales tales como Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (*International Center for Scientific Research*), *Current Mathematical Publications*, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, Online Computer Library Center – OCLC, *Zentralblatt für Mathematik*, *Zoological Record*. Nacionalmente se encuentra reseñada en la base de datos Publindex de Colciencias.

El primer número se publicó en diciembre de 1936, año de creación oficial de la Academia, bajo la dirección del doctor Jorge Álvarez Lleras y hasta el momento se han editado 41 volúmenes.

## Proceso de evaluación por pares

---

Se recibirán solo los manuscritos que cumplan con todos los requisitos que se mencionan en las indicaciones a los autores. Los manuscritos serán evaluados en primera instancia por el editor y los editores asociados de la disciplina correspondiente.

Cada manuscrito será enviado a dos especialistas en el tema, quienes evaluarán y enviarán sus recomendaciones. Este proceso de revisión tendrá una duración aproximada de 90 días.

Los pares académicos pueden adoptar alguna de las siguientes tres opciones: a) aceptación sin modificaciones; b) aceptación con correcciones; c) no aceptación. En caso de desacuerdo de los pares, el original será enviado a un tercer evaluador.

En cualquiera de los casos, el autor será informado y deberá realizar las modificaciones correspondientes en el manuscrito y enviarlo dentro de las cuatro semanas siguientes. Además, deberá enviar un documento en el que responderá, una a una, todas las observaciones señaladas por los evaluadores.

Cuando el autor demore más de 30 días en responder a las sugerencias de los evaluadores, se entenderá que los

autores han retirado el manuscrito en su forma actual y, si se remitiera de nuevo, el Comité Editorial de la Revista lo considerará como un nuevo trabajo.

Los trabajos que sean aceptados se considerarán como propiedad de la **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales** y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

## Ética de la publicación

---

La **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (RACCEFYN)**, acoge la normatividad internacional definida por el *Committee on Publication Ethics* (COPE). Algunas normas se pueden consultar en:

COPE guidelines on good publication practice:

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct:

<https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

Ver documento pdf (anexo)

## Política de acceso abierto

---

La página web de la Revista ([www.raccefyn.co](http://www.raccefyn.co)) permite el acceso libre y abierto a los artículos con el fin de contribuir a la visibilidad, el acceso y la difusión de la producción científica.

## Directrices para autores

---

### Tipología de los artículos publicados en la Revista

**Artículos originales o artículos de investigación científica y tecnológica:** documento que presenta, de manera detallada, los resultados originales de proyectos de investigación. La estructura generalmente utilizada contiene los siguientes apartes importantes: introducción, metodología, resultados, discusión, conclusiones y referencias.

**Artículos cortos:** documentos breves que presenta resultados originales preliminares o parciales de una investigación científica o tecnológica y, que, por lo general, requieren de una pronta difusión.

**Artículos de posesión o artículos de revisión de tema:** documentos resultantes de una investigación donde se analizan crítica y sistemáticamente, a la par que se integran los resultados de investigaciones publicadas o no publicadas, centradas en un campo de la ciencia o la tecnología, con el fin de dar cuenta de sus avances y sus tendencias de

desarrollo. Presentar un artículo de revisión constituye un requisito para que un Académico pueda posesionarse como miembro correspondiente o de número.

**Cartas al editor:** posiciones críticas, analíticas o interpretativas sobre los documentos publicados en la revista que, a juicio del Comité Editorial, constituyen un aporte importante a la discusión del tema por parte de la comunidad científica de referencia.

**Comentarios bibliográficos:** son escritos críticos breves sobre libros recientes publicados en las disciplinas de interés de la Revista.

### Corrección de los autores

### Fe de erratas

### Indicaciones a los autores

---

Los autores deben tener en cuenta las siguientes indicaciones:

1. Los trabajos presentados deberán ser originales y de alto nivel, escritos en inglés o español, y que traten sobre aspectos relacionadas con las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Todos los trabajos aceptados quedarán como propiedad permanente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de manera que la misma podrá publicarlos en formato físico y electrónico, incluyendo la internet. (Ver transferencia derechos de autor).
2. El autor de la correspondencia aceptará mediante comunicación escrita firmada que el manuscrito es un trabajo original, que no ha sido publicado por ningún medio, ni está siendo evaluado para aparecer en otra publicación impresa o electrónica y que, además, ha sido aceptado por todos los autores para su publicación en la Revista. Igualmente, que los derechos de autor no han sido cedidos a nadie con anterioridad. (Ver formatos declaración originalidad, conflicto de intereses y sesión de derechos de autor en la página web de la Revista: <http://www.racefyn.co>).
3. La participación de los autores en el trabajo deberá ser suficiente como para aceptar públicamente la responsabilidad por los aportes de cada cual. El orden de los autores en la publicación deberá ser una decisión compartida de los coautores, quienes deberán ser capaces de explicar el orden en el que aparecen sus nombres. Finalmente, el manuscrito debe contener un párrafo en el que se detallará la contribución de cada uno de los autores.
4. De acuerdo con el ICMJE, todos los colaboradores que no cumplan con los criterios de autoría o hayan realizado contribuciones menores deberán aparecer en la sección de *Agradecimientos*, pero no serán citados como autores. Las ayudas económicas y materiales deberán aparecer en los *Agradecimientos*.

5. La terminología debe regirse por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. La terminología física, química o bioquímica, deberá seguir las normas del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de la Química Pura y Aplicada (IUPAC). Deberán usarse las abreviaturas internacionales convencionales y las unidades del Sistema Internacional (SI). Los nombres científicos deberán ser escritos en la forma recomendada por el *Internacional Code of Botanical Nomenclature* y por el *International Committee on Systematics of Prokaryotes* o ICSP.

### Envío y presentación del manuscrito

---

Los artículos deberán ser enviados a través de <http://www.racefyn.co>

El manuscrito incluirá además de la página correspondiente al título, el resumen, las referencias, las tablas y sus títulos, las leyendas de las figuras, todos los cuales deberán estar escritos en procesador de palabras Word a doble espacio, usando la fuente Arial de tamaño 12, sin justificar el texto. No debe olvidarse el usar la numeración en todo el manuscrito. Extensión máxima de 30 páginas, entre 5.000 a 8.000 palabras.

Los manuscritos deben incluir la siguiente información:

1. Una hoja de presentación, página en Word con los nombres y apellidos (si desea poner el segundo apellido, debe ir separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grado académico), filiaciones y correos electrónicos. Agregar aquí un párrafo en el que los autores declaren su aporte personal al manuscrito bajo consideración.
2. Título completo del manuscrito en español e inglés (máximo 30 palabras, 165 caracteres)
3. Título corto (máximo 10 palabras, 50 caracteres)
4. Resumen en español e inglés que no supere 250 palabras.
5. Palabras clave en español y en inglés que no superen en número a seis, separadas por punto y coma.
6. Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico, dirección electrónica y código ORCID. *Open Research and Contributor ID* (Identificación del Investigador y del colaborador abierto)
7. Direcciones electrónicas de todos los coautores y códigos ORCID *Open Research and Contributor ID*.
8. Texto, referencias y tablas en un mismo archivo en conjunto con las leyendas de las figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales y con una resolución mayor a 300 dpi (*dots per inch*).
9. El número máximo de tablas y figuras es de 7. Para enviar información adicional se puede emplear la sección de *Información suplementaria* debidamente referenciada en el texto: tabla 1S, 2S, etc.; figura 1S, 2S, etc.

## Estructura del manuscrito

**Introducción:** se debe mostrar el marco teórico en el cual se inscribe el tema de la investigación, propósito del artículo y justificación del estudio indicando, además, la delimitación de la pregunta problema.

**Materiales y métodos:** se describirán los sujetos de observación o experimentación, aparatos o dispositivos y metodologías empleadas en el estudio. La descripción de la metodología debe tener referencias de los métodos usados.

**Análisis estadístico:** señalar los métodos estadísticos utilizados y la manera de analizar los datos.

**Resultados:** deben presentarse en secuencia lógica, con las tablas y las figuras acompañadas de una explicación y análisis de las mismas.

**Discusión:** debe hacerse énfasis en los aspectos nuevos e importantes del estudio, contrastando los resultados con la información pertinente disponible en literatura actualizada y relacionar las conclusiones con los objetivos propuestos. Se deben incluir las implicaciones y limitaciones de los hallazgos y comparar las observaciones relevantes con las de otros estudios.

Los resultados y la discusión pueden presentarse también en forma combinada, en cuyo caso la sección se denominará *Resultados y Discusión*.

**Conclusiones:** deberán responder al objetivo de la investigación reportada e incluir el planteamiento de objetivos futuros a seguir en la línea de investigación.

**Referencias:** todas las referencias bibliográficas se insertarán en el texto y deberán llevar siempre entre paréntesis el apellido del primer autor y el año de publicación. Si el apellido del autor o autores forma parte de la estructura formal de la frase, sólo se pondrá entre paréntesis la fecha; por ejemplo: Pérez y Ribas (1996). Si no forma parte de la estructura formal del texto, por ejemplo: ... como indica Barbudo (2003). Si son solo dos autores se pondrán los dos apellidos, si son más de dos sólo se pondrá el apellido del primero añadiendo “*et al.*”

La Revista ACCEFYN utiliza las normas del Manual APA, estas emplean un sistema de citación de autor-fecha.

**Lista de referencias.** Se organizan alfabéticamente y se citan de la siguiente manera:

### Artículo de revista

**Apellido, A. A., Apellido, B. B., Apellido, C. C.** (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen:** pp-pp.  
Ejemplo

**Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L.** (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7:** 33-40.

### Libro

**Apellido, A. A.** (Año). Título. Ciudad, País: Editorial  
Ejemplo

**Salisbury, F. B., Ross, C. M.** (1994). *Fisiología Vegetal*. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

### Capítulo de libro

**Apellido, A. A., Apellido, B. B.** (Año). Título del capítulo o la entrada. En A. A. Apellido. (Ed.), Título del libro (pp. xx-xx). Ciudad, País: Editorial.

Ejemplo

**Guba, E.G.** (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. *La enseñanza: Su teoría y su práctica* (148-165). Madrid, España: Akal.

### Revista en línea

**Apellido, A. A.** (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen** (número): pp-pp. Disponible en: <http://www...>  
Ejemplo

**Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G.** (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Disponible en: <http://www.jstor.org/pss/2388013>.

**Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P.** (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

### Citas páginas web

Anotar la fecha de la consulta

Ejemplo

**Guiry, M.D., Guiry, G.M.** (2015). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en <http://www.algaebase.org>., accedida entre enero y junio de 2015.

**Tablas y figuras:** las tablas y cuadros se denominarán tablas y llevarán numeración arábica de acuerdo con el orden de aparición. El título correspondiente se coloca en la parte superior de la tabla y las notas en la inferior. Los símbolos para unidades deben aparecer en el encabezamiento de las columnas. Si es necesario exponer alguna información, utilizar las letras minúsculas del alfabeto según orden de aparición en la respectiva tabla: a, b, c, d, e, etc.

Las fotografías, gráficos, dibujos y esquemas se denominan todos como Figuras, las cuales se enumeran según el orden de aparición y sus leyendas se describen en hoja separada. Si se trata de micro-fotografías debe indicarse el aumento utilizado. Las personas, o sus nombres, no deben ser identificables en las fotografías pero se requiere permiso escrito para su publicación.

Cuando las tablas y figuras hayan sido tomadas de revistas o libros, sean impresos o electrónicos, se debe especificar la fuente y adjuntar autorización de la respectiva publicación para su reproducción.

**Agradecimientos:** podrán ser expresados a personas o entidades que hayan ayudado en la realización del trabajo. Se mencionarán las personas y el tipo de ayuda aportada, así como las entidades, instituciones o fundaciones que hayan financiado o suministrado materiales. En caso de proyectos de investigación financiados será suficiente con mencionar el código de registro y la entidad, institución o fundación que lo apoyó económicamente.

### Consideraciones

---

Los trabajos aceptados son propiedad de la Revista ACCEFYN y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

### Corrección de estilo y publicación del manuscrito

---

Una vez aceptados los artículos, éstos se enviarán a corrección orto-tipográfica. Se usará la herramienta de control de cambios de Word, en la cual quedará el registro de cada una de las sugerencias llevadas a cabo y los comentarios o dudas para que el autor o los autores aprueben y contesten apropiadamente.

La versión corregida deberá ser enviada nuevamente para su aprobación definitiva en un plazo mínimo de 48 horas. El manuscrito deberá ir con una carta al editor, informando cuales correcciones fueron procesadas. El editor le informará al autor la fecha aproximada y el número del volumen en el que el trabajo será publicado.

### Rectificaciones y correcciones de errores

---

Las rectificaciones sobre la información suministrada por parte de los autores, se harán en el número inmediatamente posterior al anuncio de las mismas y serán responsabilidad de los mismos autores. La Revista se encargará de publicar una nota aclaratoria a manera de erratas. En el caso que sean necesarias mejoras y corrección de errores orto-tipográficos, de manejo visual de la información o de imprecisiones involuntarias, el o los autores podrán comunicarse al correo de la Revista para que puedan efectuarse en las versiones electrónicas de la Revista.

### Falsificación de artículos

---

Si en el proceso editorial se encuentra falsificación, omisión de datos, duplicidad del artículo o plagio, se devolverá el original al autor con la debida notificación a su institución patrocinadora, centro de investigación o universidad.

### Conflicto de intereses

---

Si los autores o coautores, editores o revisores (evaluadores) tienen algún conflicto de intereses que pueda de alguna manera influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y publicación, tal conflicto debe ser declarado.

Los conflictos de interés más evidentes son los llamados conflictos financieros, resultado de relaciones entre empleador-empleado, financiaciones y patentes, así como también honorarios, consultorías, investigación pagada por compañías que dependen de los resultados investigativos, entre otros.

También existen los conflictos personales resultado de amistades o animadversiones, competencias académicas y pasiones en el campo intelectual o moral (por ej. parientes en una compañía que se beneficiaría de los resultados que se van a publicar, el uso de los resultados publicados para promoción inmediata basada en el artículo publicado, creencias religiosas que estén en conflicto directo con la investigación que se va a publicar, entre otros).

### Transferencia de derechos de autor

---

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También pueden publicarse el título del trabajo, resumen, tablas y figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, también dando el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN.

b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.

c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.

d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.

e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.



## Aviso de derechos de autor

Los autores certifican que son los creadores originales del trabajo y declaran que:

- a) Los datos y las referencias a materiales ya publicados están debidamente identificados con su respectivo crédito e incluidos en las notas bibliográficas y en las citas que se destacan como tal y, en los casos que así lo requieran, se cuenta con las debidas autorizaciones de quienes poseen los derechos patrimoniales.
- b) Todos los materiales que se presentan están totalmente libres de derecho de autor y, por lo tanto, el autor de la correspondencia se hace responsable de cualquier litigio o reclamación relacionada con derechos de propiedad intelectual, exonerando de responsabilidad a la **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.
- c) El trabajo es inédito y no será enviado a otras revistas mientras se espera la decisión de los editores de tal revista. El primer autor declara que no existe un posible conflicto de intereses en este manuscrito.
- d) En caso de ser publicado, los autores del artículo transfieren todos los derechos de autor a la Revista ACCEFYN, sin cuyo permiso expreso no podrá reproducirse ninguno de los materiales publicados en la misma.
- e) A través de este documento, y si el trabajo es aceptado para su publicación, la Revista ACCEFYN asume los derechos para editar y publicar los artículos en índices nacionales, e internacionales o bases de datos con fines académicos y científicos no comerciales en medios impresos, electrónicos, Internet en texto completo o cualquier otro medio conocido o por conocer con respeto de los derechos de autoría.

## Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los

coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

- a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También se pueden publicar el título del trabajo, el resumen, las tablas y las figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, dando también el crédito a la revista de ACCEFYN.
- b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.
- c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y de los coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.
- d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.
- e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.

## Declaración de privacidad

Los nombres y las direcciones de correo electrónico incluidos en esta revista se usarán exclusivamente para los fines establecidos en ella y no se proporcionarán a terceros ni serán usados con otros fines.

## Lista de comprobación para la preparación de envíos

Como parte del proceso de envíos, los autores están obligados a comprobar que su envío cumpla todos los elementos que se muestran a continuación. Se devolverán a los autores aquellos envíos que no cumplan estas directrices.

### 1. Carta de sometimiento del artículo, donde informa que todos los autores han leído, aprueban y declaran que:

- Están de acuerdo con el manuscrito remitido, en su contenido, organización y presentación.
- El trabajo es original, el cual no ha sido publicado previamente y, de igual forma, no se someterá a otra revista hasta conocer la respuesta del Comité Editorial.

- En caso de ser aceptado el manuscrito, se autoriza su publicación bajo las normas establecidas por la revista.
- El documento no cuenta con texto o figuras que tengan reserva de derechos y si los tuviere se cuenta con la autorización escrita para su reproducción.
- El documento no contiene citas o transcripciones de obras que carezcan de referencias bibliográficas debidamente citadas.
- Se incluye un párrafo donde los autores declaran cuál fue el aporte de cada uno de ellos al documento.
- Esta carta firmada debe ser adjuntada en el paso 4 del presente proceso de envío en formato PDF.

## 2. Presentación

- Una página en Word con los nombres y apellidos (nombre completo, apellido y segundo apellido separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grados académicos), filiaciones y correos electrónicos.
- Título completo del manuscrito en español e inglés.
- Título corto.
- Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico y dirección electrónica.
- Direcciones electrónicas de todos los coautores.
- Texto, referencias y tablas en un mismo archivo junto con las leyendas de las figuras.
- Figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales.

## 3. Estructura del artículo

Se incluyen

- El resumen en español e inglés (Abstract).
- Las palabras clave (máximo 6) en español e inglés (Key words).
- Introducción.
- Materiales y métodos.
- Resultados y Discusión para comunicaciones cortas.
- Discusión.
- Agradecimientos a colaboradores y a las instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.
- Referencias.
- Declaración de conflicto de interés.

## 4 Información adicional: figuras

- Se incluyen como archivo independiente, cada figura en página aparte.
- Se incluyen las leyendas correspondientes al final del original.

Estas figuras deberán ser cargadas en el paso 4 del presente proceso de envío en formato JPEG o PNG.

## 5. Información adicional: tablas

- Se incluyen al final del original, elaborados en el modelo más sencillo de tablas del programa Word.
- Se ordenan secuencialmente.
- Se incluye el título correspondiente.

## 6. Referencias

- Se han seguido las normas de la revista de ACCEFYN en las instrucciones a los autores.

## 7. Abreviaturas:

- Se introducen entre paréntesis la primera vez que se usan.

## 8. Nomenclatura:

- Los nombres de género y especie están en letra cursiva.
- Los nombres de microorganismos, plantas y animales se escriben completos la primera vez que se citan, en el título y en el resumen.

## 9. Ética

- Todos los autores conocen y aprueban la presentación del manuscrito, su contenido, la autoría y el orden de la autoría.
- El manuscrito ha sido postulado solo a la Revista ACCEFYN y no se encuentra postulado ni ha sido publicado en otra revista.
- Si el artículo incluye la investigación en humanos o con animales se han seguido las directrices de la Declaración de Helsinki y el uso de primates no humanos en la investigación.
- Se incluye los agradecimientos a las instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.

## 10. Revisores

Se suministran indicaciones sobre tres o cuatro posibles revisores con sus nombres completos, formación académica y direcciones de correos electrónicos



## Focus and Scope

---

The Journal of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences (ACCEFYN) is a multidisciplinary quarterly journal that publishes high quality original research articles.

The journal publishes scientific articles in the disciplines of Biomedical Sciences, Behavioral Sciences (philosophy, psychology, anthropology, and sociology), Natural Sciences (Biology, Botany, Microbiology, Zoology, Ecology), Physical Sciences, Chemical Sciences, Earth Sciences (Geology, Environmental Sciences) and Mathematics. It is included in several national and international directories and indexing services like Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (International Center for Scientific Research), Current Mathematical Publications, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, Online Computer Library Center – OCLC, Zentralblatt für Mathematik, Zoological Record, RLG. Within the Colombian citation system, the journal is register in Publindex (The Journal index Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación, Colciencias).

The journal's website ([www.raccefyn.co](http://www.raccefyn.co)) allows free and open access to full-text articles with the purpose of contributing to the visibility, access and dissemination of Colombian scientific production.

The first issue was published in December 1936, year of the official creation of the National Academy, led by Jorge Álvarez Lleras. The journal has been edited 41 volumes since then.

## Peer Review Process

---

Manuscripts that meet the author guidelines are welcomed. Manuscripts will be assessed by the editor in chief and associate editors' expert in the topic of the manuscript.

If the editors see fit, the manuscript will be sent to, at least, two peers knowledgeable in the topic of the manuscript. It is estimated the peer reviewing process will take around 90 days.

The reviewers can decide to a) accept the article without any modification, b) accept it if some recommendations are addressed, or c) reject the manuscript. If peers exhibit contradicting assessments, an extra reviewer will be approached to settle disparities and reach a final decision.

The corresponding author will be notified of the results of the peer review process. The author should return an amended version, along with a documenting reporting the response to the reviewers, four weeks after receiving the results of the reviewers.

If the author does not send these documents past the suggested time, the journal will assume the manuscript has been withdrawn. If the author send these documents past the suggested time, the journal takes the manuscript as a new submission and the reviewing process starts anew.

Accepted manuscripts are considered property of the journal. Thus, the journal is free to reproduce an entire manuscript or parts of it.

The journal is not responsible of the contents of the published manuscripts and related legal implications.

## Publication Ethics and Publication Malpractice Statement

---

The journal abides by the *Committee on Publication Ethics* (COPE) standards. These guidelines can be consulted in the following links:

COPE guidelines on good publication practice:

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct:

<https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

See document pdf (annex)

## Open access policy

---

The journal enables open access to published articles via its website ([www.raccefyn.co](http://www.raccefyn.co)) to contribute to the dissemination, accessibility, and visibility of scientific work.

## Author Guidelines

---

**Research articles.** A manuscript documenting the results of at least one experiment/study by following the following structure: introductions, methodology, results, discussion, conclusions, and references. Extra material can be reported as an appendix.

**Brief articles.** Manuscripts reporting the results of novel experiments/study in a succinct manner and that require prompt diffusion.

**Inaugural articles or Review articles.** Manuscripts reporting literature reviews on a topic. It is one requirement for the Academics to be admitted to the Academy

**Letters to the editor.** Manuscripts proposing critical comments, novel analysis or re-interpretations of published work.

**Book reviews.** Short manuscripts reporting a review of a book recently published within an area of interest to the journal.

## Authors correction

## Errata

## Information for Authors

---

Authors should bear in mind the following

1. Submitted manuscripts must be original and of outstanding quality. They can be written in Spanish or English in an area related to the **Exact, Physical or Natural Sciences**. All works accepted will remain permanent property of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences so that such work can be published in hard copy or in electronic format, including web posting. (See transference of authors' rights).
  2. The corresponding author will be required to state that the work is original, has not been published elsewhere, is not under review elsewhere and that co-authors agree as to the version submitted. Equally important, the corresponding author will be asked to state whether copyrights have been passed on to other parties. (See form for declaration of originality, conflicts of interest, and authors' rights).
  3. It is assumed all listed authors have contributed substantially to the manuscript. Their order in the manuscript should be reached by agreement. Finally, each author's contribution should be explicitly stated. Collaborators whose contribution was not substantial (see above) should be mentioned in the 'acknowledgments' section (see <http://www.icmje.org/> for a reference). Financial supports and grants should also be mentioned in this section.
  4. The terminology used in the manuscript should follow that used in specific areas (we therefore recommend authors to consult specialised references in this regards as to their own fields of research). Scientific names should follow recommendations such as those stated, for example, by the International Code of Botanical Nomenclature and the International Committee on Systematics of Prokaryotes.
2. Complete manuscript title in Spanish and English.
  3. Short Title
  4. Abstract in Spanish and English using 250 or less words
  5. Key words in Spanish and English not containing more than 6 words.
  6. Name of the author responsible for all correspondence, including his complete address, telephone number and email address.
  7. Electronic addresses of all the co-authors.
  8. Text, bibliographical references, and tables in the same file together with the legends for all the figures.
  9. Figures must be in jpg or tiff format.

## Submission and Presentation of manuscript

---

The manuscripts should be submitted using the website of the Academy: <http://www.acefyn.co>

The manuscript, including the title page, the abstract, tables with titles, graphics with descriptive legends, must be prepared in Microsoft WORD processor in double space. Use Arial font size 12 without justification. Do not forget to number the entire manuscript. Maximum extension 30 pages, 5,000 to 8,000 words.

The manuscripts must contain the following information:

1. A page in Microsoft Word with the names and surnames (complete name, first and second family name separated by a hyphen) of all the authors (without positions, and without academic degrees), academic affiliations and email addresses.

## Manuscript Structure

---

**Introduction:** there must be a clear description of the theoretical framework of the theme of the investigation, purpose of the article and justification of the study, indicating the limitation of the problem question.

**Materials and methods:** a description of the object of observation or experimentation, instruments or devices and the methodology employed in the study.

**Statistical analysis:** indicate the statistical methods used and the data analysis employed.

**Results:** these must be presented in a logical sequence, with the accompanying tables and figures with their respective explanations and analysis.

**Discussion:** emphasis must be given to those aspects of the study which are new and important, contrasting the results with the relevant information available in the recent literature and relate the conclusions with the proposed objectives. Mention must be made of the implications and limitations of the results found and a comparison of the relevant observations with that of other studies. The results and the discussion may also be presented in a combined form.

**Conclusions:** an up to date survey of the investigation. Mention can be made here of future objectives of the same line of investigation.

**References:** these citations must be verifiable. When a citation is made, indicate in the text the author, the year and page in the following way: last name of the first author and year of publication Pérez (1996). If there are only two authors use both last names Perez and Ribas (1996). If there are more than two authors use only the first last name followed by *et al.*

**Reference list:** alphabetically and following the examples

### Journal article

**Last name, A. A., Last name, B. B., Last name, C. C.** (Year). Title. Journal name, **volume:** pp-pp.

### Example

**Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L.** (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7**: 33-40.

### Book

**Last name, A. A.** (year). Title, City, Country: Publisher

### Example

**Salisbury, F. B., Ross, C. M.** (1994). *Fisiología Vegetal*. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

### Book chapter

**Last name, A. A., Last name, B. B.** (Year). Chapter title. In A. A. Last name. (Ed.), *Book title* (pp. xx-xx). City, Country: Publisher.

### Example

**Guba, E.G.** (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. *La enseñanza: Su teoría y su práctica* (148-165). Madrid, España: Akal.

### Journal on line

**Last name, A. A.** (Year). Article title. *Journal*, **volume** (issue): pp-pp. Available in <http://www...or DOI>

### Examples

**Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G.** (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Available in: <http://www.jstor.org/pss/2388013>

**Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P.** (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

### References web pages

Date of the access

### Example

**Guiry, M.D., Guiry, G.M.** (2015). *AlgaeBase*. Worldwide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available in <http://www.algaebase.org>., accessed in June 2015.

**Tables and graphics:** The tables and frames are called tables and carry an Arabic numeration in accordance with the order in which they appear. The corresponding title is placed on the upper part of the table and notes are placed in the lower part. Symbols for unit measures must appear in the column headings. If it is necessary to display some information, use lower case letters from the alphabet according to the appearance of the table: a, b, c, d, e, etc.

Photographs, graphics, pictures, or sketches are named figures, are enumerated in order of appearance, and their legends must be written in a separate page. With respect

to microfiches, indicate the size of the augmentation used. People or their names should not be identifiable in photographs, unless written permission for their publication has been obtained.

When tables and figures have been taken from magazines or books, published in hard copy or electronically, specify the source and include the authorization for its reproduction from the respective publication.

**Acknowledgments:** These can be expressed to persons or entities who have aided in the realization of the work. Mention is made of persons and their type of aid provided, as well as to entities or institutions which have provided financial and material assistance. In case of investigative projects with financial support it suffices to mention the registry code and the entity, institution or foundation which provided the economic support.

### Considerations

They will be published in the following issue to the announcement of the correction. They are responsibility of the authors. Errata are responsibility of the Journal.

Fabrication of evidence, data omission, duplicity of data or plagiarism will be penalized. The authors and their institutions, research center or university and sponsors will be notified.

Once the article has been accepted, it will undergo a style and format revision which will bring it to its definitive version. The authors will receive the galley proofs in PDF format for the correction of errors before its printing. The corrected version must be returned for final approval within a period of 48 hours. The manuscript must be accompanied with a letter to the editor informing him of the corrections that were carried out. The editor will inform the author of the date and volume number in which the publication will appear.

If the authors or co-authors, the editors or reviewers (evaluators) have some conflict of interest which may in any way influence the transparency and objectivity of the peer review process and publication, it must be so declared.

The most obvious conflicts of interest are those referred to as financial conflicts, which result between, employer-employee, investments, and patents, as well as honoraria, consulting, paid investigation by companies which depend on the investigative results, etc.

There also exist personal conflicts arising from friendships, animosity, academic competencies and passions in the moral or intellectual field (for example relatives in a company which will benefit from the results to be published, the use of the results for immediate promotion based on the published article, religious beliefs which are in direct conflict with the investigation that will be published, etc.).

## Copyright Notice

---

### Declaration of originality and transfer author's rights

The authors declare:

The published data and reference materials have been duly identified with their respective credits and have been included in the bibliographic notes and citations that have been so identified and that should it be required, I have all releases and permissions from any copyrighted material.

All material presented is free from any copyright and that I accept full legal responsibility for any legal claims relating to copyrighted intellectual property, fully exonerating from responsibility the **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

This work is unpublished and will not be sent to any other journal while waiting for the editorial decision of this journal. I declare that there is no conflict of interest in this manuscript.

In case of publication of this article, all author's rights are transferred to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, and so cannot be reproduced in any form without the express permission of it.

By means of this document, if the article is accepted for publication by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, the Revista assumes the right to edit and publish the articles in national and international indices or data bases for academic and scientific use in paper, electronic, CD-ROM, internet form either of the complete text or any other known form known or to be known and non-commercial, respecting the rights of the authors.

### Transfer of author rights

---

In case the article is approved for publication, the main author in representation of himself and his co-authors or the main author and his co-authors must cede the author rights

of the corresponding article to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, except in the following cases:

The authors and co-authors will retain the right to revise, adapt, prepare derived works, oral presentations, and distribution to some colleagues of reprints of their own published work, if the corresponding credit is given to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**. It is also permissible to publish the title of the work, summary, tables, and figures of the work in the corresponding web sites of the authors or their employers, also giving credit to the Revista.

If the work has been realized under contract, the author's employer has the right to revise, adapt, prepare derivative works, reproduce, or distribute in hard copy the published work, in a secure manner and for the exclusive use of his employees.

If the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** were approached for permission by a third party for using, printing, or publishing specifically articles already published, the Revista must obtain the express permission of the author and co-authors of the work or of the employer except for use in classrooms, libraries, or reprinted in a collective work. The **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** reserves the possible use in its front cover of figures submitted with the manuscripts.

No other right, other than the author's right, can be claimed by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

### Privacy Statement

---

The names and e-mail addresses appearing in the journal will be used solely for the purposes explicitly therein expressed and by no means will they be supplied to third parties.

## Submission Preparation Checklist

As part of the submission process, authors are required to check off their submission's compliance with all of the following items, and submissions may be returned to authors that do not adhere to these guidelines.

### 1. Letter of submission, where it is stated that all authors have read and approved that:

- The submitted manuscript conforms in content, organization and presentation with established norms.
- The original article has not been previously published in any form nor has it been submitted to another journal nor will it be until an answer is received from the Editorial Committee.

- In the case the manuscript is accepted, it is then authorized to be published under the journal's norms.
- The document may not be published without authorization of all copyrighted texts and figures.
- The document is fully cited in a list of references.

### 2. Appearance

- The first page written in Word with names and surnames (complete name, first and second surnames separated by a hyphen) of all authors (without job titles or academic titles), affiliations and e-mail address.
- Complete title of the manuscript in Spanish and English.

- Short title.
- Name of person responsible for correspondence with their complete address, telephone number and electronic address.
- E-mail of all coauthors.
- Text, references and tables in the same file together with legends of the figures.
- Figures in jpg or tiff format.

### 3. Structure of the article

The following sections are to be included:

1. An abstract should be included in both Spanish and English.
2. Key words (no more than 6) should be included in both Spanish and English.
3. Introduction.
4. Materials and methods.
5. Results and Discussion for short communications.
6. Discussion.
7. Acknowledgments to collaborators and institutions and organizations which financed the research.
8. Declaration of conflict of interest.

### 4. Additional information: Figures

- Each figure is included in a separate page in jpg or tiff format
- Corresponding legends are included in a separate page
- Figures should be charged in JPG o PNG format

### 5. Additional information: Tables

- Tables are included on a separate page and are presented in a simple manner as a Word table
- Tables are ordered sequentially

### 6. References

Citations must follow the journal ACCEFYN's norms found in the authors' instructions

### 7. Abbreviations

The first use is introduced in parentheses

### 8. Nomenclature

- The generic and specific names are written in italics
- Names of micro-organisms, plants and animals are written out completely the first time that they are cited in the title and in the abstract.

### 9. Ethics and malpractice considerations

- All authors must know and approve of the form, content, authors, and the order of the authors
- An article that has been submitted to the journal ACCEFYN has not be submitted or published in any other journal.
- If the article includes research on human or animals have all authors read and followed the guiding principles of the Declaration of Helsinki and the use of non-human primates in the research?

### 10. Reviewers

List 3 or 4 possible reviewers with their complete names, academic background and e-mails.



Handwritten text in a cursive script, likely a quote or a passage from a manuscript. The text is written in brown ink on aged, yellowish paper. The script is dense and somewhat difficult to decipher due to its cursive nature and the fading of the ink.

“L'acqua che tocchi de' fiumi è l'ultima di quella che andò  
e la prima di quella che viene. Così il tempo presente”

“El agua que tocas en la superficie de un río, es la última de aquella que pasó  
y la primera de aquella que viene. Así mismo, el instante presente”

