



ISSN 0370-3908

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

Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 39 • Número 151 • Págs. 131-288 • Abril - Junio de 2015 • Bogotá - Colombia



grandiflora



Euphorbia



ISSN 0370-3908

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

Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 39 · Número 151 · Págs. 131-288 · Abril - Junio de 2015 · Bogotá - Colombia

Comité editorial

Editora en jefe Elizabeth Castañeda
Instituto Nacional de Salud,
Bogotá, Colombia

Editores asociados

Ciencias físicas

Bernardo Gómez
Departamento de Física,
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Rubén Antonio Vargas Zapata
Universidad del Valle,
Cali, Colombia

Pedro Fernández de Córdoba
Universidad Politécnica de Valencia, España

Diógenes Campos Romero
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Román Eduardo Castañeda Sepúlveda
Universidad Nacional, Medellín, Colombia

Carlos Alberto Duque Echeverri
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

María Elena Gómez
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Gabriel Téllez
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Luis Álvaro Morales Aramburo
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Germán A. Pérez Alcázar
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Enrique Vera López
Universidad Politécnica, Tunja, Colombia

Jairo Roa-Rojas
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Rafael Baquero
Cinvestav, México

Ángela Stella Camacho Beltrán
Departamento de Física,
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Matemáticas

Victor Albis
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Jorge Ivan Cossio Betancur
Universidad Nacional de Colombia,
Medellín, Colombia

Luis Español González
Universidad de la Rioja, España

Jaime Ignacio Lesmes Camacho
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Luis Carlos Arboleda
Universidad del Valle, Cali, Colombia

José R. Quintero
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Ciencias químicas

Sonia Moreno Guaqueta
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Fanor Mondragón
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Moisés Wasserman Lerner
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Myriam Sánchez de Gómez
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Héctor Fabio Zuluaga Corrales
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Fernando Martínez
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia

Betty Lucy López Osorio
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Ciencias naturales

José Luis Fernández Alonso
Real Jardín Botánico, Consejo Superior de
Investigaciones Científicas, Madrid, España

Jaime Cantera
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Gabriel Roldán
Universidad Católica de Oriente,
Rionegro, Antioquia, Colombia

Juan Armando Sánchez Muñoz
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Patricia Chacón de Ulloa
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Sandra Baena Garzón
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia

Néstor Hernando Campos Campos
Universidad Nacional de Colombia,
Sede Caribe, Colombia

Gerhard Fischer
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Jorge Enrique Llorente
Universidad Nacional Autónoma
de México, México

Santiago Melo Gaviria
Universidad de Viena, Austria

Martha Patricia Ramírez Pinilla
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia

Carlos Daniel Cadena Ordoñez
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Santiago Madriñán
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Ciencias de la tierra

José Ignacio Martínez
Universidad EAFIT, Medellín, Colombia

Germán Poveda Jaramillo
Universidad Nacional de Colombia,
Medellín, Colombia

Armando Espinosa
Universidad del Quindío,
Armenia, Colombia

Carlos Alberto Vargas
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Fabio Cediél Melo
Universidad EAFIT, Medellín, Colombia

Jaime Ignacio Vélez Upegui
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Carlos Alberto Jaramillo Muñoz
Smithsonian Tropical Research Institute,
Panamá

Michel Hermelin Arbaux
Universidad EAFIT, Medellín, Colombia

Ciencias biomédicas

Luis Fernando García
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Felipe Guhl
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Leonardo Puerta Llerena
Universidad de Cartagena, Cartagena, Colombia

Gustavo Adolfo Vallejo
Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

Luis Caraballo
Universidad de Cartagena, Colombia

Eduardo Alberto Egea Bermejo
Universidad del Norte,
Barranquilla, Colombia

Ciencias humanas

Rubén Ardila
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Guillermo Páramo
Universidad Central, Bogotá, Colombia

Comité científico internacional

Ángela María Guzmán
University of Central Florida,
Orlando, Estados Unidos

Antoine M. Cleef
University of Amsterdam, Holanda

Carlos Jiménez
Universidad de La Coruña, España

Gioconda San Blas
Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas
y Naturales, Caracas, Venezuela

José Rubens Pirani
Universidade de São Paulo, Brasil

Wolfgang Gieren
Universidad de Concepción, Chile

Asistencia y coordinación editorial Carolina Acosta

Corrección de estilo y ortografía
Marta Renza

Diagramación
Johanna Morales

Impresión y acabados
Gente Nueva

Reseñada en los siguientes índices nacionales e internacionales:

Actualidad Iberoamericana

Agris

CIRS

Current Mathematical Publications

Dialnet

EBSCO

Historia Mathematica

Index Kewensis

Latindex

Mathematical Reviews

MathSciNet (on line data base)

OCLC (Online Computer Library Center)

PERIODICA

Publindex, Colciencias

RLG

SciELO

Zentralblatt für Mathematik

Zoological Record

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



Portada

Izquierda

Título: *Espeletia* (ms. original ¿de José María Carbonell?). Inscripción ms., a lápiz, en la parte inf. de [José Jerónimo Triana]: “*grandiflora*”. Nombre científico: *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. (Asteraceae). Signatura: AJB, Div III, A 1047c, Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid

Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada: (1783-1816) / promovida y dirigida por José Celestino Mutis; publicada bajo los auspicios de los Gobiernos de España y de Colombia [merced a la colaboración de los Institutos de Cultura Hispánica de Madrid y Bogotá y el Real Jardín Botánico de Madrid -- Madrid: Ediciones Cultura Hispánica.

Lámina 31, Tomo 48: Asteraceae -Heliantheae/ / determinaron las láminas y Redactaron los textos Santiago Díaz Piedrahita y Federico García Yanes - 2009 – 125 p., 81 h. de lám. col. y b. n.-

Derecha

Título: *Espeletia* (ms. original ¿de José María Carbonell?). “*Espeletia*”. -- Inscripción ms., a lápiz, en la parte sup. izqu.: Nombre científico: *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. (Asteraceae). Signatura: AJB, Div III, A 1047, Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid

Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada: (1783-1816) / promovida y dirigida por José Celestino Mutis; publicada bajo los auspicios de los Gobiernos de España y de Colombia [merced a la colaboración de los Institutos de Cultura Hispánica de Madrid y Bogotá y el Real Jardín Botánico de Madrid -- Madrid: Ediciones Cultura Hispánica.

Lámina 29, Tomo 48: Asteraceae -Heliantheae/ / determinaron las láminas y Redactaron los textos Santiago Díaz Piedrahita y Federico García Yanes - 2009 – 125 p., 81 h. de lám. col. y b. n.-

Página web de la revista: www.raccefyn.co • **Correo electrónico:** revista@accefyn.org.co

Sede de la Academia: Cra. 28a No.39a - 63 Bogotá, Colombia • **Teléfonos:** (571) 244 3186 - 268 3290 - 268 2846



ISSN 0370-3908

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

Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 39 · Número 151 · Págs. 131-288 · Abril - Junio de 2015 · Bogotá - Colombia

Contenido - Contents

Editorial	Descifrando la flora de Bogotá y entendiendo la expedición de Mutis. El aporte de Santiago Díaz Piedrahita Understanding Bogota's flora and Mutis' expedition. Santiago Díaz Piedrahita's contribution <i>José Luis Fernández Alonso</i> 136
Matemáticas	Existencia y multiplicidad de soluciones para problemas elípticos semilineales y cuasilineales Existence and multiplicity of solutions to semilinear and quasilinear elliptic problems <i>Jorge Cossio</i> 138
Ciencias físicas	Chaos in the Diamond-Shaped Billiard with Rounded Crown Caos en el billar de forma de diamante y corona redondeada <i>Robert Paul Salazar, Gabriel Téllez, Diego Felipe Jaramillo, Diego Luis González</i> 152
Ciencias químicas	Producción de carbón activado mediante métodos físicos a partir de carbón de El Cerrejón y su aplicación en el tratamiento de aguas residuales provenientes de tintorerías Activated carbon production by physical methods using El Cerrejón coal and its application to waste water treatment from textile industries <i>José Rincón, Sonia Rincón, Pedro Guevara, Daniel Ballén, Juan Camilo Morales, Néstor Monroy</i> 171
Ciencias naturales	La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional Biodiversity of Colombia: significance and regional distribution <i>J. Orlando Rangel-Ch.</i> 176
	Sobre el calentamiento y la acidificación del océano mundial y su posible expresión en el medio marino costero colombiano On the warming and acidification of the global ocean and their possible expression in Colombian marine and coastal environment <i>Paula Judith Rojas-Higuera, José Daniel Pabón-Caicedo</i> 201

Ciencias naturales	<p>Diversidad, densidad poblacional y distribución espacial de <i>Columnnea</i> (Gesneriaceae) en la Reserva Natural Río Ñambí, Nariño, Colombia</p> <p>Diversity, population density and spatial distribution of <i>Columnnea</i> (Gesneriaceae) in the Río Ñambí natural reserve, Nariño, Colombia</p> <p><i>Oscar Humberto Marín-Gómez, Marisol Amaya-Márquez</i> 218</p>
Ciencias bioquímicas	<p>Cuantificación de los componentes que afectan el coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente en el embalse Riogrande II (Colombia)</p> <p>Quantification of components affecting the vertical attenuation coefficient for downward irradiance in Riogrande II reservoir (Colombia)</p> <p><i>John Jairo Ramírez R., Mónica Cristina Arcila L., Sandra Catalina Sepúlveda A.</i> 228</p>
Ciencias de la tierra	<p>Caracterización genómica de la integración simultánea del virus de la inmunodeficiencia humana 1 y el virus linfotrópico humano tipo1</p> <p>Genomic characterization of human immunodeficiency virus 1 and human T-lymphotropic virus 1 simultaneous integration</p> <p><i>Martha C. Domínguez, Lina Andrea Alzate, Felipe García-Vallejo</i> 239</p> <p>El impacto de la deforestación en la erosión de la cuenca del río Magdalena (1980-2010)</p> <p>The impact of deforestation on the erosion in the Magdalena River drainage basin (1980-2010)</p> <p><i>Juan D. Restrepo A.</i> 250</p> <p>Coda waves' tomography for surficial exploration</p> <p>Tomografía de ondas coda para exploración superficial</p> <p><i>Carlos Alberto Vargas-Jiménez, Alvaro O. Pedroza-Rojas, Alexander Caneva-Rincón</i> 268</p> <p>Enfoque y alcance</p> <p>Focus and Scope 280</p>

Descifrando la flora de Bogotá y entendiendo la expedición de Mutis. El aporte de Santiago Díaz Piedrahita

Se cumplió ya un año largo del fallecimiento del muy destacado científico, docente y académico colombiano, nuestro amigo Santiago Díaz Piedrahita. Y seguimos extrañando permanentemente su ausencia en los herbarios y en las Academias, echando en falta por igual sus aportes al conocimiento de las compuestas colombianas y sus documentados análisis de fondo alrededor de la historia de las ciencias en Colombia. Pero si hay un tema que Santiago trató con especial esmero y en el que dejó una profunda huella es el de Mutis, la flora de Bogotá y todo su contexto histórico. Es sobre esta faceta de su arrolladora producción científica e intelectual, sobre la que quiero hacer un breve análisis en esta nota editorial.

Santiago, como botánico pionero formado en la escuela de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, compaginó durante más de 30 años la docencia de la biología vegetal en la carrera de biología y el trabajo de investigación en flora, hasta el final de sus días. Fueron muy notables sus aportes al conocimiento de las compuestas o Asteráceas andinas y a la formación de estudiantes en taxonomía de plantas vasculares y en especial en el campo de la *sinanterología*, en el que sus charlas magistrales despertaron siempre el mayor interés.

Santiago Díaz participó activamente en varios programas de investigación sobre flora colombiana, entre los cuales cabe resaltar el de la publicación de la Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada ó *Flora de Mutis* del que fue coordinador durante varios años y uno de sus mayores impulsores. Como becario del Instituto de Cooperación Iberoamericana de España en el Real Jardín Botánico de Madrid, del Herbario del Instituto Smithsonian en Washington y del Laboratorio de Fanerogamia del Museo de Historia Natural de París, pudo dar rienda suelta al estudio de las preciosas *colecciones históricas* de Asteráceas que Mutis, Neé, Ruiz, Dombey, Bonpland, Triana, Karsten, Funk, Purdie, Hartweg, Schlim, Goudot, Isern, Lehmann, Smith y otros botánicos y naturalistas viajeros habían recolectado en territorios de Colombia y Ecuador.

El amplio conocimiento de los archivos documentales de la Expedición Botánica y de los herbarios y escritos de Mutis, Caldas, Sinforoso y otros colaboradores, contribuyeron a que Santiago fuese considerado uno de los mayores expertos en la **Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada** y su época, y en igual medida en lo referente a José Jerónimo Triana y su nexa con la historia reciente de la botánica en Colombia. Dan prueba de ello los más de cincuenta libros y capítulos y los al menos 80 artículos científicos publicados por Santiago sobre Asteráceas y sobre la historia de la botánica en Colombia. Destacan sin lugar a dudas los 8 tomos de su autoría o coautoría en la citada Flora de Mutis, dedicados en su mayoría a la gran familia de las Compuestas, tomos que se cuentan entre los más prolijamente documentados de esta monumental Flora. Aparte de esto, en al menos una decena de libros, Santiago abordó con maestría y un estilo ameno que le fue muy propio, diferentes aspectos y personajes protagónicos de la Expedición Botánica y de la Botánica en Colombia. Así los dedicados a: José Celestino Mutis (1984); a La Botánica en Colombia (1991, 1997); a José Jerónimo Triana y su flora (1989, 1996, 1999), a Fray Diego García (1995); a Francisco José de Caldas (1997); a Mutis, Mutis y la sinanterología (2000) y a la Escuela de naturalistas del siglo XIX (2005) entre otros.

Fue precisamente en 1985, cuando finalizaba un productivo año sabático en Madrid centrado en el trabajo de la Flora de Mutis, cuando Santiago dio a conocer un aporte fundamental para entender el trabajo de la Expedición Botánica. En este estudio, apoyándose fundamentalmente en el concienzudo trabajo adelantado en la familia de las compuestas, descifraba la metodología seguida en el trabajo taxonómico desarrollado por los integrantes de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (1783-1816). Dejó constancia clara de la relación existente entre los esqueletos de plantas (pliegos de herbario), las diagnósis, las descripciones, los dibujos anatómicos y las pinturas de las especies tratadas. Logró así rescatar en cierta medida el orden original perdido durante el precipitado inventario y traslado a España en tiempos de la independencia y en los 150 años siguientes en que también fue objeto de nuevas catalogaciones y traslados.

La contribución de Santiago a la publicación de la actual Flora de Mutis es sin duda la más notoria del conjunto de autores que han participado en este proyecto, al ser **autor de 8 de los 38 tomos** publicados hasta la fecha. Entre 1985 y 1989 fueron publicados 4 de estos tomos; tratando el primero de ellos (Tomo 3) las Gimnospermas de la Expedición y cinco familias de Monocotiledóneas acuáticas. Entre ellas estaba la Juncaginácea *Lilaea subulata*, que en las láminas de la Expedición recibió el nombre inédito de *Matisia aquatica*, en un primer intento fallido de los miembros de la Expedición de honrar la obra de

Francisco Javier Matís. En los tomos 45(1) y 45(2) fueron publicadas las Cucurbitáceas y las Campanuláceas y se dio inicio también a la publicación de la extensa familia de las Asteráceas con el tratamiento de la primera tribu, las Vernoniae. Dos excelentes láminas de estas familias fueron seleccionadas para dos de las **cuatro carátulas** de los números conmemorativos en la Revista de la Academia de este año. La ya aparecida en el número 150, corresponde al *Centropogon ignoti-pictoris*, y la prevista para el número 153, que es la llamativa Cucurbitacea *Gurania spinulosa*. En 1989, se dio a conocer en coautoría con Don José Cuatrecasas al segundo tomo de Compuestas (Tomo 47) con la tribu Astereae, en buena medida dedicado a los *chilcos* del género *Baccharis*, del que se ilustraron numerosas especies.

Entre 2001-2009 se publicaron los otros cuatro tomos restantes debidos a Santiago, que completaron el tratamiento de la familia Asteraceae. Se trata de cuatro de los tomos más completos de la Flora, por el detallado análisis que incluye de los diferentes elementos estudiados: las disecciones, las descripciones, los diarios, etc.. Fue el Tomo 50 el que se publicó primero (2001), con las tribus Mutisieae y Barnadesieae y los géneros íntimamente ligados al entorno de Mutis y al trabajo de la Expedición, como son: *Mutisia* dedicado por Linneo a Mutis y *Barnadesia* Mutis ex L.f. propuesto por Mutis para honrar a su maestro en botánica, M. Barnadés. En el tomo 49 (2003) se trataron otras cinco tribus de la familia, entre ellas las Senecioneae, en la que incluyó la rara especie de los humedales de la Sabana de Bogotá *Senecio carbonellii*. Especie descrita y dedicada por Santiago Díaz a José María Carbonell, autor de la mayoría de las caligrafías de las láminas de la Expedición. Los dos últimos tomos, el 46 y 48 fueron publicados en 2008 y 2009 respectivamente y tratan las dos tribus faltantes de Compuestas: Eupatorieae y Heliantheae. Incluyen una muestra muy completa de la amplia diversidad de estos dos grupos de plantas en los Andes del norte de Sudamérica. Las otras dos carátulas conmemorativas de los números de la Revista del 2015, corresponden a plantas de estas dos tribus. Dos láminas del *frailejón Espeletia grandiflora*, acompañan a este mismo número 151, como muestra de uno de los grupos más distintivos de Asteráceas del mundo, confinado a los páramos del norte de los Andes. La segunda planta es la *Critoniella vargasiana*, de magníficas hojas e integrante de un grupo de plantas altamente diversificado en el norte de Sudamérica, la tribu Eupatorieae.

Las contribuciones de Santiago Díaz a la moderna obra *Flora de Colombia* han sido también muy notables y se encontraban en pleno desarrollo en el momento de su fallecimiento. En colaboración con otros colegas ó discípulos publicó los tratamientos de los géneros *Steiractinia* -tribu Heliantheae- (1990); las tribus completas Mutisieae y Barnadesieae (1993); los géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia* de la tribu Senecioneae, conjuntamente con José Cuatrecasas (1999) y el género *Chromolaena* de la tribu Eupatorieae (2015), publicado recientemente con una de sus estudiantes. En solitario o más frecuentemente en colaboración con otros botánicos, Santiago describió unos 115 taxones nuevos de plantas, entre los que se incluyen 2 géneros y más de 100 especies y variedades. Su trabajo descriptivo se centró con carácter monográfico en la familia de las compuestas. En ella dio a conocer los raros géneros *Tostimontia* y *Yariguianthus* y numerosas especies nuevas de otros 37 géneros diferentes de esta familia. Las contribuciones más relevantes fueron en los géneros *Pentacalia* (31 especies nuevas) y *Espeletia* (18 especies).

Hasta el último momento el profesor Santiago Díaz mantuvo una admirable capacidad de trabajo, contribuyendo con valiosos artículos en revistas y otras publicaciones especializadas. Conservó el entusiasmo que le caracterizó siempre y la actitud generosa a la hora de compartir sus conocimientos sobre compuestas en el herbario, con una erudición rara de encontrar, tratándose de una familia extensa y difícil como ésta, que cuenta con unas 1500 especies en territorio colombiano. Con la dedicación que siempre mostró hacia los estudiantes que se interesaban por la taxonomía y con su muy frecuente interacción con herbarios, jardines botánicos y floras, estaba logrando asegurar la continuidad en la publicación de las valiosas monografías de las compuestas de la Flora de Colombia, a las que el profesor Díaz dedicó los mejores años de su vida.

En tiempos en los que curricularmente se valora más la botánica sistemática basada en los estudios moleculares; en tiempos en los que cada vez resulta más difícil convencer de la importancia del trabajo de campo minucioso y del detallado estudio morfológico de las muestras de herbario, Santiago contribuyó como el que más a inculcar y transmitir este renovado interés por los tratamientos taxonómicos y las floras. Esta preciosa información cualificada sobre nuestra biodiversidad vegetal, sigue teniendo hoy una alta demanda en los países del trópico americano, en las áreas aplicadas relacionadas con la botánica y con la conservación del medio ambiente.

José Luis Fernández Alonso

Vicedirector de Colecciones, Real Jardín Botánico – CSIC, Madrid, España

Editor asociado de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Existencia y multiplicidad de soluciones para problemas elípticos semilineales y cuasilineales

Jorge Cossio*

Escuela de Matemáticas, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín, Colombia

Resumen

En este artículo se presentan los resultados más importantes de mi trabajo de investigación en el estudio de la existencia, multiplicidad y propiedades cualitativas de las soluciones de problemas elípticos semilineales del tipo

$$\begin{cases} \Delta u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (1)$$

y de problemas elípticos cuasilineales de la forma

$$\begin{cases} \Delta_p u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (2)$$

donde Δ es el operador de Laplace, Δ_p es el p -laplaciano, $\Omega \subset \mathbb{R}^N$ ($N \geq 2$) es un dominio acotado en \mathbb{R}^N con frontera suave y $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función no lineal. Los teoremas que presentamos han sido obtenidos utilizando métodos variacionales, un principio de minimax demostrado en **Castro, Cossio & Neuberger** (1997), teoría de grado, teoría de Morse y teoría de bifurcación. Además se formulan una serie de *preguntas abiertas* relacionadas con los problemas (1) y (2), que esperamos sean de interés para los analistas no lineales.

Palabras claves: Ecuaciones elípticas semilineales, ecuaciones elípticas cuasilineales, métodos variacionales, reducción de Lyapunov-Schmidt, teoría de grado, teoría de Morse, teoría de bifurcación.

Existence and multiplicity of solutions to semilinear and quasilinear elliptic problems

Abstract

In this paper I present some results of my research studying existence, multiplicity, and qualitative properties of solutions to semilinear elliptic problems of the type

$$\begin{cases} \Delta u + f(u) = 0 & \text{in } \Omega, \\ u = 0 & \text{on } \partial\Omega, \end{cases} \quad (3)$$

and to quasilinear elliptic problems of the type

$$\begin{cases} \Delta_p u + f(u) = 0 & \text{in } \Omega, \\ u = 0 & \text{on } \partial\Omega, \end{cases} \quad (4)$$

where Δ is the Laplace operator, Δ_p is the p -Laplacian, $\Omega \subset \mathbb{R}^N$ ($N \geq 2$) is a bounded domain in \mathbb{R}^N with smooth boundary, and $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ is a nonlinear function. Our theorems were obtained by using variational methods, a minmax principle developed in **Castro, Cossio & Neuberger** (1997), Leray-Schauder degree, Morse theory, and bifurcation theory. Besides statement of principal results, we present some open problems which seem of interest for nonlinear analysts.

Key words: Semilinear elliptic equations, quasilinear elliptic equations, variational methods, Lyapunov-Schmidt reduction, Leray-Schauder degree, Morse theory, bifurcation theory.

*Correspondencia: Jorge Cossio: jcossio@unal.edu.co. Recibido enero 2015; aceptado abril 2015.

1. Introducción

En este trabajo se estudia inicialmente la existencia de soluciones para problemas elípticos semilineales del tipo

$$\begin{cases} \Delta u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \tag{5}$$

donde Δ es el operador de Laplace, $\Omega \subset \mathbb{R}^N$ ($N \geq 2$) es un dominio acotado en \mathbb{R}^N con frontera suave y $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función no lineal.

Los problemas elípticos semilineales modelan una gran variedad de problemas que aparecen en distintas áreas del conocimiento, tales como geometría, física, ingeniería, astrofísica y biología. A continuación se presentan algunos ejemplos donde aparecen ecuaciones elípticas semilineales:

- (i) Las soluciones estacionarias de ecuaciones del calor no lineales del tipo

$$u_t - \Delta u = f(u).$$

- (ii) Las soluciones estacionarias de la ecuación de Schrödinger no lineal

$$i u_t + \Delta u = k |u|^p u.$$

- (iii) La ecuación *Sine-Gordon*

$$-\Delta u + \sin u = 0,$$

que aparece en geometría cuando se estudian superficies de curvatura constante negativa.

- (iv) La ecuación

$$\Delta u + 4\pi (2u + u^2)^{\frac{3}{2}} = 0,$$

que aparece en astrofísica en el estudio de problemas estelares.

- (v) Las ecuaciones de campo escalar que se estudian en física clásica y cuántica tienen la forma

$$-\Delta u = f(u).$$

Cuando se estudia el problema (5) aparecen varias preguntas importantes:

- (i) ¿Existen soluciones?
- (ii) Si existe solución, ¿es ésta única o existen múltiples soluciones?
- (iii) Si existen soluciones, ¿qué propiedades cualitativas tienen dichas soluciones?

Consideremos el problema de valores propios para el laplaciano:

$$\begin{cases} \Delta u + \lambda u = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega. \end{cases} \tag{6}$$

El valor del parámetro $\lambda \in \mathbb{R}$ para el cual (6) tiene una solución $u \neq 0$ se llama un valor propio de (6) y la correspondiente función u se llama una función propia asociada con λ . Denotamos por $0 < \lambda_1 < \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_k \leq \dots$ la sucesión de valores propios de (6).

Es bien conocido que el conjunto de valores propios forma una sucesión creciente que tiende a infinito y que la existencia de soluciones del problema (5) depende de la posición de la derivada de la no linealidad f con respecto a los valores propios.

En el estudio del problema (5) se distinguen dos casos:

- (I) *Problemas asintóticamente lineales*, en los cuales

$$f'(\infty) := \lim_{|t| \rightarrow \infty} f'(t) \in \mathbb{R}.$$

En este caso consideramos dos subcasos:

- (Ia) *Resonancia*. Decimos que (5) es un problema resonante si

$$f'(\infty) = \lambda_k, \quad \text{para algún } k \in \mathbb{N}.$$

- (Ib) *No resonancia*. Decimos que (5) es un problema no resonante si

$$f'(\infty) \neq \lambda_k, \quad \text{para todo } k \in \mathbb{N}.$$

- (II) *Problemas superlineales*, en los cuales

$$f'(\infty) = \lim_{|t| \rightarrow \infty} f'(t) = \infty.$$

Los problemas elípticos semilineales pueden ser estudiados con una amplia variedad de métodos y técnicas que han sido desarrollados en muchos centros de investigación alrededor del mundo y que han dedicado un gran esfuerzo al entendimiento de este tipo de problemas no lineales.

En la Sección 2 de este trabajo presentamos algunos de los resultados más importantes que hemos obtenido estudiando el problema (5) tanto en el caso asintóticamente lineal como en el caso superlineal. Para este estudio hemos utilizado varios métodos. En primer lugar hemos usado los *métodos variacionales*, en los cuales la existencia de soluciones del problema (5) está relacionada con la existencia de puntos críticos de un funcional asociado con la ecuación elíptica semilineal. Uno de los métodos específicos para encontrar puntos críticos es el bien conocido *Teorema del Paso de la Montaña*, publicado por

Ambrosetti & Rabinowitz (1973). Otro resultado importante para encontrar puntos críticos es el *método de reducción de Lyapunov-Schmidt*, el cual tuvo sus orígenes en las investigaciones de los profesores **Lazer, Landesman y Meyers** (véase **Landesman, Lazer & Meyers** (1975)) y **Castro y Lazer** (véase **Castro & Lazer** (1976)), realizadas en los años setenta del siglo pasado, y que permite reducir el estudio de los puntos críticos del funcional asociado, el cual está generalmente definido en un espacio de dimensión infinita, al estudio de los puntos críticos de un funcional definido en un subespacio, generalmente de dimensión finita. Además de estos dos métodos, en la Sección 2 de este trabajo se utilizan un *principio de minimax*, desarrollado en **Castro, Cossio & Neuberger** (1997), que permite obtener *soluciones que cambian de signo* para problemas superlineales y la teoría de Morse, desarrollada inicialmente por Morse en **Morse** (1925) y **Morse** (1934) y posteriormente por diferentes investigadores, entre los que destacamos los trabajos de **R. Palais y S. Smale** en **Palais & Smale** (1964) y **K. C. Chang** en **Chang** (1993).

Otra herramienta importante que hemos usado en este estudio es la *teoría de bifurcación*. Bifurcación significa cambios en la estructura del conjunto de soluciones de una ecuación funcional cuando los parámetros que intervienen en la ecuación varían. Las ideas fundamentales de la teoría de bifurcación que hemos utilizado están basadas en los trabajos de **M. Crandall y P. Rabinowitz** (1971), en lo concerniente a la existencia de ramas locales de soluciones, y de **P. Rabinowitz** (1971), en lo relacionado con la existencia de ramas globales de soluciones; a partir de estos trabajos se han hecho contribuciones muy importantes en esta teoría que han permitido su desarrollo, destacamos los trabajos de **Ambrosetti & Malchiodi** (2007) y **Ambrosetti & Prodi** (1993).

Utilizando el teorema del paso de la montaña, el método de reducción de Lyapunov-Schmidt, el principio de minimax de **Castro, Cossio & Neuberger** (1997), la teoría de Morse, la teoría de grado y la teoría de bifurcación hemos conseguido varios resultados en el estudio de los problemas elípticos semilineales (véanse **Cossio & Vélez** (2003), **Cossio & Herrón** (2004), **Cossio, Herrón & Vélez** (2013), **Cossio, Herrón & Vélez** (2009), **Castro, Cossio & Vélez** (2013), **Castro & Cossio** (2006)). Estos teoremas serán presentados en la Sección 2 de este trabajo. Debo mencionar que acá sólo se presentan los resultados de mi trabajo de investigación obtenidos a partir del año 2003, para mis trabajos anteriores refiero al lector al artículo **Cossio** (2004).

La existencia de soluciones para problemas elípticos semilineales del tipo (5) y sus propiedades cualitati-

vas han sido estudiadas por muchos autores, entre ellos mencionamos los trabajos **Ambrosetti & Hesse** (1980), **Ambrosetti & Malchiodi** (2007), **Ambrosetti & Prodi** (1993), **Ambrosetti & Rabinowitz** (1973), **Bartsch, Chang & Wang** (2000), **Bartsch & Wang** (1996), **Bartsch & Weth** (2003), **Castro** (1981), **Castro & Cossio** (1994), **Castro & Cossio** (1993), **Castro, Cossio & Neuberger** (1997A), **Castro, Cossio & Neuberger** (1998), **Castro & Lazer** (1976), **Castro & Lazer** (1979), **Chang** (1981), **Chang** (1993), **Chang, Li & Liu** (1994), **Cossio** (1996), **Cossio** (2004), **Dancer** (1976), **Genoud** (2011), **Liu** (2007), **Lazer & Solimini** (1988), **Ma, Xu & Han** (2011), **Rabinowitz** (1971), **Rabinowitz** (1973), **Rabinowitz** (1985), **Rabinowitz** (1986), **Rabinowitz, Su & Wang** (2007), **Wang** (1991).

Hagamos

$$\Delta_p u := \operatorname{div} \left(|\nabla u|^{p-2} \nabla u \right), \quad p > 1.$$

El operador

$$u \longrightarrow \Delta_p u$$

se llama el p -laplaciano. Obviamente, $\Delta_2 = \Delta$ es el operador de Laplace. Observamos que para $p \neq 2$ el p -laplaciano es un operador $(p-1)$ -homogéneo no lineal. En la segunda parte de este trabajo se estudian los problemas elípticos cuasilineales del tipo

$$\begin{cases} \Delta_p u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (7)$$

donde Ω es un conjunto abierto acotado en \mathbb{R}^N , $N \geq 2$, y $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función no lineal.

Un aspecto interesante desde el punto de vista matemático es la gran diferencia que existe entre los problemas elípticos cuasilineales ($p \neq 2$) y los problemas elípticos semilineales ($p = 2$), que como se ha demostrado en estos últimos años requieren gran tiempo para su entendimiento. El estudio del p -laplaciano es un reto y su estudio conducirá al desarrollo de nuevas técnicas y métodos que permitirán el desarrollo del análisis no lineal.

Es bien conocido que ciertos modelos matemáticos no lineales conducen a ecuaciones diferenciales que contienen el p -laplaciano. Por ejemplo, cuando se estudia el comportamiento de un fluido compresible en un medio poroso homogéneo e isotrópico, se llega a una ecuación parabólica cuasilineal del tipo

$$u_t = \Delta_p u + f(u),$$

que en el caso estacionario se reduce a

$$\Delta_p u + f(u) = 0.$$

Consideremos el problema de valores propios para el p -laplaciano:

$$\begin{cases} \Delta_p u + \lambda |u|^{p-2} u = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega. \end{cases} \quad (8)$$

El valor del parámetro $\lambda \in \mathbb{R}$ para el cual (8) tiene una solución $u \neq 0$ se llama un valor propio de (8) y la correspondiente función u se llama una función propia asociada con λ . En dimensión uno la estructura de valores propios y de vectores propios está bien estudiada, en este caso el conjunto de valores propios forma una sucesión creciente

$$0 < \lambda_1 < \lambda_2 < \dots < \lambda_n < \dots$$

que tiende a infinito y cada λ_n es simple en el sentido que hay exactamente una función propia u_n asociada con λ_n normalizada por $u_n(0) = 1$. En dimensiones más altas la situación es diferente y más complicada. Se sabe que el primer valor propio λ_1 es simple y aislado y la correspondiente función propia φ_1 puede ser tomada positiva **Anane** (1987). Es también conocido que existe un mínimo valor propio λ_2 , próximo a λ_1 , llamado el segundo valor propio. Éste tiene una caracterización de tipo minimax y cualquier función propia asociada con él cambia de signo exactamente una vez en Ω (**Anane & Tsouli** (1996), **Drábek & Robinson** (1999)). Usando fórmulas de minimax es posible construir una sucesión λ_n de valores propios, llamados valores propios variacionales, que se aproxima a infinito. En el caso $p = 2$ estos son los únicos valores propios de (8). El problema de la existencia de otros valores propios de (8) distintos de los valores propios variacionales permanece abierto si $p \neq 2$, como también cuántos valores propios no variacionales hay y si el segundo valor propio λ_2 es aislado o no.

Recordamos que las soluciones radiales del problema (7), en el caso en que $\Omega = \{x \in \mathbb{R}^N : \|x\| < 1\}$ es la bola unitaria en \mathbb{R}^N , corresponden a soluciones del problema

$$\begin{cases} \left(r^{N-1} (|u'|^{p-2} u') \right)' + r^{N-1} f(u(r)) = 0, & r \in (0, 1) \\ u'(0) = 0 = u(1). \end{cases}$$

Sea $\{\lambda_k(p)\}_{k \in \mathbb{N}}$ la sucesión de valores propios radiales del problema de valores propios

$$\begin{cases} \left(r^{N-1} (|u'|^{p-2} u') \right)' + \lambda r^{N-1} |u'|^{p-2} u' = 0, & r \in (0, 1) \\ u'(0) = 0 = u(1). \end{cases} \quad (9)$$

Es conocido que la sucesión de valores propios radiales $\{\lambda_k(p)\}_{k \in \mathbb{N}}$ es creciente, tiende a infinito y cada valor propio es simple.

Hagamos

$$f'_p(0) := \lim_{u \rightarrow 0} \frac{f(u)}{|u|^{p-2} u}$$

y

$$f'_p(\infty) := \lim_{|u| \rightarrow \infty} \frac{f(u)}{|u|^{p-2} u}.$$

Llamaremos $f'_p(0)$ la p -derivada en 0 y $f'_p(\infty)$ la p -derivada en ∞ .

Decimos que la no linealidad es:

- (a) p -asintóticamente lineal en el origen si $f'_p(0) \in \mathbb{R}$
- (b) p -asintóticamente lineal en el infinito si $f'_p(\infty) \in \mathbb{R}$
- (c) p -superlineal en el origen si $f'_p(0) = \infty$ y
- (d) p -superlineal en el infinito si $f'_p(\infty) = \infty$.

En la Sección 3 de este trabajo, presentamos algunos resultados relacionados con la existencia de múltiples soluciones radiales para el problema (7) cuando la no linealidad tiene un cero positivo y el rango de la p -derivada de la no linealidad f incluye al menos los primeros j valores propios radiales del operador p -laplaciano o cuando la no linealidad es p -asintóticamente superlineal en el origen (véanse los Teoremas 3.1, 3.2, 3.3). Para demostrar estos resultados las técnicas que utilizamos son teoría de bifurcación y el "shooting method" (método del disparo).

Además, demostramos la existencia de múltiples soluciones para el problema (7), cuando la p -derivada en cero y la p -derivada en infinito son mayores que el primer valor propio del p -laplaciano. Este resultado extiende un trabajo de **J. Cossio, S. Herrón C. Vélez** obtenido para el caso semilineal (véase **Cossio, Herrón & Vélez** (2013)). La demostración utiliza el teorema de bifurcación global, bifurcación de infinito y una versión no lineal del principio del máximo. Además se obtienen algunas propiedades cualitativas de las soluciones.

Existen muchos resultados relacionados con la existencia de soluciones para el problema (7) tanto en el caso radial como en el no radial. Al lector interesado le sugerimos las referencias **Bognár & Drábek** (2005), **Capietto, Dambrosio & Zanolin** (2001), **Cossio & Herrón** (2008), **Cossio, Herrón & Vélez** (2011), **Del Pino & Manásevich** (1991), **Drábek & Robinson** (1999), **García-Melián & Sabina de Lis** (2002), **El Hachimi & De Thelin** (1996), **Iaia** (1995), **García-Huidrobo, Manásevich & Schmitt** (1999), **O'Regan & Wang** (2008).

Además de la presentación en este trabajo de los resultados más importantes obtenidos por el autor en colaboración con otros investigadores en el área, en la Sección 4

presentamos una serie de *preguntas abiertas* relacionadas con los problemas elípticos semilineales y cuasilineales, que esperamos sean de interés para los analistas no lineales y contribuyan a un mejor entendimiento de este tipo de problemas.

2. Problemas elípticos semilineales

En esta sección se presentan los resultados más importantes de mi trabajo de investigación en el estudio de la existencia, multiplicidad, y propiedades cualitativas de las soluciones de problemas elípticos semilineales de la forma

$$\begin{cases} \Delta u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (10)$$

donde $\Omega \subset \mathbb{R}^N$, $N > 2$, es un dominio acotado en \mathbb{R}^N con frontera suave y $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función no lineal tal que $f(0) = 0$.

Cuando se utilizan los métodos variacionales para estudiar el problema (10) (véase **Cossio** (2004) y las referencias citadas allí), las soluciones de (10) son los puntos críticos del funcional $J: H_0^1(\Omega) \rightarrow \mathbb{R}$ definido por

$$J(u) = \int_{\Omega} \left(\frac{1}{2} |\nabla u|^2 - F(u) \right) dx,$$

donde $F(\xi) = \int_0^{\xi} f(s) ds$.

En el caso en que la no linealidad sea asintóticamente lineal, el funcional $J \in C^2$ (véase **Rabinowitz** (1973)) y, además,

$$DJ(u)v = \langle \nabla J(u), v \rangle = \int_{\Omega} (\nabla u \cdot \nabla v - f(u)v) dx, \quad \forall u, v \in H_0^1(\Omega), \quad (11)$$

$$\langle D^2J(u)v, w \rangle = \int_{\Omega} (\nabla v \cdot \nabla w - f'(u)vw) dx, \quad \forall u, v, w \in H_0^1(\Omega). \quad (12)$$

Si $J \in C^2$ y u_0 es un punto crítico de J definimos el *índice de Morse de J en u_0* como sigue: si existe un entero no negativo m tal que existe un subespacio m -dimensional de H en el cual $D^2J(u_0)$ está definido negativamente y m es maximal con respecto a esta propiedad, decimos que m es el *índice de Morse de J en u_0* y se denota por $m(J, u_0)$ o por $m(u_0)$ cuando no hay lugar a confusión. Si tal m no existe decimos que *índice de Morse de J en u_0* es infinito. De manera similar se define el *índice de Morse aumentado $m_a(u_0)$ de J en u_0* , cambiando la expresión “definido negativamente” por “definido no positivamente”. Un

punto crítico u_0 de J se dice no degenerado si $D^2J(u_0)$ es invertible.

En **Cossio & Vélez** (2003), en colaboración con **C. Vélez**, estudiamos el problema (10) en el caso en que la no linealidad f es asintóticamente lineal y demostramos que el problema (10) tiene por lo menos tres soluciones no triviales. Utilizamos argumentos del tipo de paso de la montaña **Ambrosetti & Rabinowitz** (1973) para demostrar la existencia de dos soluciones de un signo y la teoría de grado de Leray-Schauder para probar la existencia de otra solución que cambia de signo.

Teorema 2.1. (**Cossio & Vélez** (2003)) *Si $f'(0) < \lambda_1$, $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ con k un entero par, $k \geq 2$, entonces (10) tiene por lo menos tres soluciones no triviales, una es positiva, otra es negativa y la tercera cambia de signo.*

En colaboración con **S. Herrón**, en **Cossio & Herrón** (2004), demostramos la existencia de por lo menos tres soluciones para el problema (10) sin la restricción sobre la paridad de k que se tiene en el Teorema 2.1, pero incluyendo una condición de no degeneramiento de los puntos críticos del funcional J . En **Cossio & Herrón** (2004) se obtiene, además, información cualitativa sobre el índice de Morse de las soluciones. Para la prueba de este resultado usamos el teorema del paso de la montaña, el teorema de punto de silla de P. Rabinowitz (véase **Rabinowitz** (1986)) y argumentos del índice de Morse desarrollados por **A. Lazer** y **S. Solimini** (véase **Lazer & Solimini** (1988)).

Teorema 2.2. (**Cossio & Herrón** (2004)) *Si $f'(0) < \lambda_1$, $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ con $k \geq 2$, y todos los puntos críticos del funcional J son no degenerados entonces (10) tiene por lo menos tres soluciones no triviales: $u_1 > 0$ en Ω , $u_2 < 0$ en Ω y u_3 . Las soluciones de un signo tienen índice de Morse menor o igual a 1 y u_3 tiene índice de Morse mayor o igual a 2.*

Observamos que **K. C. Chang** (1981) demostró también la existencia de al menos tres soluciones no triviales del problema (10), cuando la no linealidad satisface $f'(0) > \lambda_2$ ó $f'(0) = \lambda_2$ con $f(s)/s \geq f'(0)$ en una vecindad U de $s = 0$. En su prueba **Chang** utilizó la teoría de Morse.

J. Cossio, **S. Herrón** y **C. Vélez** (véase **Cossio, Herrón & Vélez** (2009)), utilizando la teoría de grado de Leray-Schauder y resultados de **A. Lazer** y **S. Solimini** (véase **Lazer & Solimini** (1988)), demostraron que el problema (10) tiene por lo menos tres soluciones no triviales cuando el rango de la derivada de la no linealidad incluye al menos los primeros k valores propios de $-\Delta$, sin ninguna restricción sobre el no degeneramiento de los puntos críticos del funcional J ni sobre la paridad de k . Este resultado da una respuesta parcial a una conjetura formulada en **Cossio & Herrón** (2004).

Observamos que si se tienen las hipótesis $f'(0) < \lambda_1$ y $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ con $k \geq 2$ entonces, via el teorema del paso de la montaña, se prueba que existe una solución positiva u_+ y una solución negativa u_- de (10).

Definamos

$$v := \max\{\dim \ker D^2J(u_+), \dim \ker D^2J(u_-)\}.$$

Teorema 2.3. (Cossio, Herrón & Vélez (2009)) *Supongamos que $f'(0) < \lambda_1$ y $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ con $k \geq 2$. Si $v \leq k - 2$ entonces el problema (10) tiene al menos tres soluciones no triviales.*

Regresando al caso no degenerado, J. Cossio, S. Herrón y C. Vélez probaron la existencia de por lo menos cuatro soluciones no triviales de (10) combinando un resultado de A. Lazer y S. Solimini (véase Lazer & Solimini (1988)) con un argumento de conteo de grado de Leray-Schauder. El enunciado preciso es el siguiente:

Teorema 2.4. (Cossio, Herrón & Vélez (2009)) *Si $f'(0) < \lambda_1$, $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ con $k \geq 2$ y todos los puntos críticos de J son no degenerados entonces el problema (10) tiene al menos cuatro soluciones: $u_+ > 0$ en Ω , $u_- < 0$ en Ω , \hat{u} y u_4 . Las soluciones de un signo tienen índice de Morse uno y \hat{u} tiene índice de Morse k .*

Para $c \in \mathbb{R}$ denotemos por J^c el conjunto

$$J^c := \{u \in H_0^1(\Omega) | J(u) \leq c\}.$$

Si $J \in C^1$ y u_0 es un punto crítico aislado de J , definimos los grupos críticos de J en u_0 de la siguiente manera

$$C_q(J, u_0) := H_q(J^c \cap U, J^c \cap U \setminus \{u_0\}),$$

donde U es una vecindad de u_0 que no contiene otro punto crítico de J , $J(u_0) = c$ y $H_q(X, Y)$ denota el q -ésimo grupo de homología singular relativo del par topológico (X, Y) , tomando \mathbb{R} como los coeficientes del grupo.

A. Castro, J. Cossio y C. Vélez (véase Castro, Cossio & Vélez (2013)) estudiaron el problema (10) en el caso *asintóticamente lineal no resonante*, sin ninguna restricción sobre el no degeneramiento de los puntos críticos del funcional J ni sobre la paridad de k , utilizando Lazer & Solimini (1988) demostraron el siguiente resultado.

Teorema 2.5. (?) *Supongamos que f satisface $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ con $k \geq 2$. Entonces:*

- (a) *Existe una solución u_0 de (10) tal que $C_k(J, u_0) \neq \{0\}$. En particular,*

$$m(u_0) \leq k \leq m_a(u_0).$$

- (b) *Si $f'(0) < \lambda_1$ entonces (10) tiene al menos tres soluciones no triviales u_+ , u_- y u_0 . Además, $u_+ > 0$ en Ω , $u_- < 0$ en Ω , y $C_k(J, u_0) \neq \{0\}$.*

Después de haber probado el resultado anterior descubrimos que un resultado más general fue demostrado por Chang, Li and Liu usando argumentos similares (véase Chang, Li & Liu (1994)).

En un artículo escrito en colaboración con los profesores A. Castro y J.M. Neuberger (véase Castro, Cossio & Neuberger (1997)), demostramos un principio de minimax que nos permitió establecer condiciones suficientes que garantizan la existencia de soluciones que cambian de signo exactamente una vez para problemas de Dirichlet del tipo (10), cuando f es superlineal y subcrítica. Recordamos que f es subcrítica si

$$|f(s)| \leq c_1|s|^p + c_2, \quad \text{con } 1 \leq p < \frac{N+2}{N-2}.$$

Teorema 2.6. (Castro, Cossio & Neuberger (1997)) *Si $f'(0) < \lambda_1$ y f es superlineal y subcrítica entonces (10) tiene al menos tres soluciones no triviales: $w_1 > 0$ en Ω , $w_2 < 0$ en Ω y w_3 . La función w_3 cambia de signo exactamente una vez en Ω , es decir, $(w_3)^{-1}(\mathbb{R} - \{0\})$ tiene exactamente dos componentes conexas. Si son no degeneradas, las soluciones de un signo tienen índice de Morse 1 y la solución que cambia de signo tiene índice de Morse 2.*

Este resultado es el primero en establecer la existencia de una solución del problema (10) que cambia de signo exactamente una vez.

Observamos que utilizando el principio de minimax mencionado arriba para problemas superlineales y los resultados de teoría de grado de A. Castro y J. Cossio (véase Castro & Cossio (1994)), logramos demostrar la existencia de soluciones que cambian de signo para problemas de Dirichlet asintóticamente lineales (véase Castro, Cossio & Neuberger (1998)).

A. Castro y J. Cossio estudiaron el problema superlineal (véase Castro & Cossio (2006))

$$\begin{cases} \Delta u + |u|^\alpha u = 0 & \text{en } B_1(0) \subset \mathbb{R}^n, \\ u = 0 & \text{en } \partial B_1(0), \end{cases} \quad (13)$$

donde $B_1(0)$ es la bola unitaria con centro en el origen, $0 < \alpha < \frac{4}{n-2}$ si $n > 2$, $\alpha < \infty$ si $n = 2$.

Si u es una solución radial de (13) entonces u satisface

$$\begin{cases} u'' + \frac{n-1}{r}u' + |u|^\alpha u = 0 & (0 < r \leq 1), \\ u(1) = u'(0) = 0. \end{cases} \quad (14)$$

Del Teorema 2 de Yanagida (1996) se sigue que para cada entero positivo k , (14) tiene exactamente una solución con k ceros en $[0, 1]$ y $u(0) > 0$.

En el caso $n = \alpha = 2$, con ayuda de software, en **Castro & Cossio** (2006) logramos construir una solución radial de (13) que cambia de signo exactamente una vez.

Nuestra construcción está basada en el estudio del problema de valor inicial

$$\begin{cases} v'' + \frac{1}{r}v' + v^3 = 0 & (r > 0), \\ v(0) = 1, v'(0) = 0. \end{cases} \quad (15)$$

De este estudio concluimos el siguiente resultado.

Teorema 2.7. (**Castro & Cossio** (2006)) *Si α y τ son el primer y segundo segundo cero de la solución v al problema (15) entonces*

$$\begin{cases} 3.6115 \leq \alpha \leq 3.6415, \\ -0.231514 \leq v'(\alpha) \leq -0.198982, \\ \tau \geq 9.47, \\ \alpha^2(v'(\alpha))^2 \leq \int_{\alpha}^{\tau} sv^4(s) ds. \end{cases} \quad (16)$$

Combinando los estimativos del Teorema 2.7, la identidad de Pohozaev y la caracterización variacional de la solución de mínima energía del problema superlineal (13) que cambia de signo, dada en **Castro, Cossio & Neuberger** (1997), concluimos que tal solución no puede ser radial (véanse también los resultados **Aftalion & Pacella** (2004) y **Bartsch, Weth & Willem** (2005)).

Teorema 2.8. (**Castro & Cossio** (2006)) *El problema*

$$\begin{cases} \Delta u + u^3 = 0 & \text{en } B_1(0) \subset \mathbb{R}^2, \\ u = 0 & \text{en } \partial B_1(0), \end{cases} \quad (17)$$

tiene una solución que es no radial y cambia de signo exactamente una vez en $B_1(0)$.

Regresemos ahora al estudio del problema (10) en el caso asintóticamente lineal. En **Castro, Cossio & Vélez** (2013) continuamos estudiando la existencia de soluciones que cambian de signo para problemas elípticos semilineales. Utilizando resultados clásicos de la teoría de ecuaciones diferenciales parciales de tipo elíptico, demostramos un estimativo a priori para las soluciones de un signo de (10).

Teorema 2.9. (**Castro, Cossio & Vélez** (2013)) *Dados $\epsilon > 0$, $A > 0$, y $D > 0$ existe una constante positiva $B := B(\epsilon, A, D, \Omega, N)$ tal que si f satisface*

$$(E1) \quad |f'(t)| \leq D \quad \text{para todo } t \in \mathbb{R},$$

$$(E2) \quad f'(t) \geq \lambda_1 + \epsilon, \quad \text{para todo } |t| > A,$$

y u es una solución positiva o negativa de (10) entonces u satisface

$$\|u\|_{L^\infty(\Omega)} \leq B. \quad (18)$$

Combinando las estimativas a priori del teorema anterior y la existencia de soluciones con índice de Morse aumentado del Teorema 2.5 demostramos los siguientes resultados para *problemas asintóticamente lineales no resonantes*.

Teorema 2.10. (**Castro, Cossio & Vélez** (2013)) *Supongamos que f satisface $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ con $k \geq 2$. Sean $\epsilon > 0$, $A > 0$, $D > 0$, y $B > 0$ como en el Teorema 2.9. Si*

$$f'(t) < \lambda_k \quad \forall t \in [-B, B], \quad (19)$$

entonces existe al menos una solución u_ de (10) que cambia de signo y tal que*

$$\|u_*\|_{L^\infty(\Omega)} > B.$$

Teorema 2.11. (**Castro, Cossio & Vélez** (2013)) *Sea $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ una función que satisface las siguientes condiciones:*

$$(i) \quad f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1}) \quad \text{para algún } k \geq 2,$$

$$(ii) \quad \text{Existe } \gamma > 0 \text{ tal que } f'(t) \leq \gamma < \lambda_{k+1} \text{ para todo } t \in \mathbb{R},$$

$$(iii) \quad f'(0) < \lambda_1.$$

Sean $\epsilon > 0$, $A > 0$, $D > 0$, y $B > 0$ como en el Teorema 2.9. Si

$$f'(t) < \lambda_k \quad \forall t \in [-B, B], \quad (20)$$

entonces existen al menos dos soluciones u_ y v_* de (10) que cambian de signo. Además, una de ellas, digamos u_* satisface*

$$\|u_*\|_{L^\infty(\Omega)} > B.$$

Queremos mencionar que en **Bartsch, Chang & Wang** (2000) se estudian problemas similares y se demuestra también la existencia de dos soluciones que cambian de signo.

En el caso *asintóticamente lineal resonante* tenemos el siguiente resultado.

Teorema 2.12. (**Castro, Cossio & Vélez** (2013)) *Sea $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ una función que satisface*

$$(i) \quad f'(\infty) = \lambda_k \quad \text{para algún } k \geq 2,$$

$$(ii) \quad \text{Existe } \gamma > 0 \text{ tal que } f'(t) \leq \gamma < \lambda_{k+1} \text{ para todo } t \in \mathbb{R},$$

$$(iii) \quad f'(0) < \lambda_1.$$

Sean $\epsilon > 0$, $A > 0$, $D > 0$, y $B > 0$ como en el Teorema 2.9. Suponga, además, que f satisface

$$(iv) \quad F(t) - \frac{1}{2}\lambda_k t^2 \rightarrow \infty \text{ cuando } |t| \rightarrow \infty, \text{ donde } F(t) = \int_0^t f(s) ds. \text{ Si}$$

$$f'(t) < \lambda_k \quad \forall t \in [-B, B] \quad (21)$$

entonces existe al menos una solución u_ de (10) que cambia de signo y tal que*

$$\|u_*\|_{L^\infty(\Omega)} > B.$$

Continuando con el estudio del problema (10), **J. Cossio, S. Herrón y C. Vélez**, utilizando el teorema de bifurcación global y bifurcación de infinito, demostraron la existencia de múltiples soluciones de (10) cuando la no linealidad es *asintóticamente lineal* (véase **Cossio, Herrón & Vélez** (2013)).

En los siguientes resultados se supone que $\lambda_2 = \dots = \lambda_k$ es un valor propio de multiplicidad impar y la no linealidad f satisface:

$$(f_1) \quad f'(0) := \lim_{t \rightarrow 0} \frac{f(t)}{t} \in (\lambda_2, \lambda_{k+1}),$$

$$(f_2) \quad f'(\infty) := \lim_{|t| \rightarrow \infty} \frac{f(t)}{t} \in (\lambda_2, \lambda_{k+1}),$$

$$(f_3) \quad \text{existe un número positivo } \alpha \text{ tal que } f(\alpha) \leq 0 \leq f(-\alpha).$$

Teorema 2.13. (**Cossio, Herrón & Vélez** (2013)) *Si f satisface (f_1) , (f_2) y (f_3) entonces el problema (10) tiene al menos seis soluciones no triviales u_1, u_2, v_1, v_2, w_1 y w_2 . Las soluciones u_1 y u_2 son positivas en Ω , las soluciones v_1 y v_2 son negativas en Ω , y las soluciones w_1 y w_2 cambian de signo en Ω . Además,*

$$\|u_1\|_{L^\infty}, \|v_1\|_{L^\infty}, \|w_1\|_{L^\infty} < \alpha$$

y

$$\|u_2\|_{L^\infty}, \|v_2\|_{L^\infty}, \|w_2\|_{L^\infty} > \alpha.$$

La demostración del Teorema 2.13 utiliza el teorema de bifurcación global y bifurcación de infinito (véanse **Rabinowitz** (1971), **Rabinowitz** (1985), **Ambrosetti & Hess** (1980), **Ambrosetti & Malchiodi** (2007)) aplicados al problema

$$\begin{cases} \Delta u + \lambda f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (22)$$

donde $\lambda \in \mathbb{R}$.

Consideremos ahora las siguientes hipótesis más débiles:

$$(f'_1) \quad f'(0) > \lambda_1,$$

$$(f'_2) \quad f'(\infty) > \lambda_1,$$

$$(f'_3) \quad \text{existe } \alpha_- < 0 \text{ y } \alpha_+ > 0 \text{ tal que } f(\alpha_+) \leq 0 \leq f(\alpha_-).$$

Como una consecuencia de la técnica utilizada para demostrar el Teorema 2.13 probamos los siguientes resultados.

Teorema 2.14. (**Cossio, Herrón & Vélez** (2013)) *Si f satisface*

$$i) \quad (f'_1), (f_2) \text{ y } (f_3), \text{ o}$$

$$ii) \quad (f_1), (f'_2) \text{ y } (f_3),$$

entonces (10) tiene al menos cinco soluciones no triviales u_1, u_2, v_1, v_2 y w . Las soluciones u_1 y u_2 son positivas en Ω , las soluciones v_1 y v_2 son negativas en Ω y la solución w cambia de signo en Ω . Además,

$$\|u_1\|_{L^\infty} < \alpha < \|u_2\|_{L^\infty},$$

y

$$\|v_1\|_{L^\infty} < \alpha < \|v_2\|_{L^\infty}.$$

Teorema 2.15. (**Cossio, Herrón & Vélez** (2013)) *Si f satisface (f'_1) , (f'_2) y (f'_3) entonces (10) tiene al menos cuatro soluciones u_1, u_2, v_1, v_2 . u_1 y u_2 son positivas en Ω y v_1 y v_2 son negativas en Ω . Además,*

$$\|u_1\|_{L^\infty} < \alpha_+ < \|u_2\|_{L^\infty},$$

y

$$\|v_1\|_{L^\infty} < |\alpha_-| < \|v_2\|_{L^\infty}.$$

Para el resultado siguiente sólo necesitamos suponer que f está definida en un intervalo $[-\alpha, \alpha]$ con $\alpha > 0$.

Teorema 2.16. (**Cossio, Herrón & Vélez** (2013)) *Sea $f : [-\alpha, \alpha] \rightarrow \mathbb{R}$ una función Lipschitz que satisface (f_1) y (f_3) . Entonces existen $u, v, w \in C^2(\bar{\Omega})$ tales que*

$$\|u\|_{L^\infty}, \|v\|_{L^\infty}, \|w\|_{L^\infty} < \alpha,$$

y u, v y w son soluciones de (10). Además, u es positiva en Ω , v es negativa en Ω y w cambia de signo en Ω .

Como una consecuencia del teorema anterior, el problema (10) tiene al menos tres soluciones, con las propiedades mencionadas, si $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es Lipschitz, satisface (f_1) , (f_3) y tiene un crecimiento arbitrario en el infinito.

En los Teoremas 2.13, 2.14, 2.15, 2.16, descritos anteriormente, no necesitamos suponer un acotamiento global de f' ni hacemos uso del método de reducción de Lyapunov-Schmidt como en **Castro & Cossio** (1994) y **Castro, Cossio & Vélez** (2013). En lugar de utilizar métodos variacionales y teoría de grado, utilizamos el teorema de bifurcación global y el teorema de bifurcación de infinito en combinación con el principio del máximo. Como la condición $f'(0) < \lambda_1$ no es parte de nuestras hipótesis, el funcional de energía asociado a (10) no tiene geometría de tipo paso de montaña alrededor de cero (como si ocurre en **Castro & Cossio** (1994) y **Castro, Cossio & Vélez** (2013)), y aún así logramos demostrar la existencia de soluciones de un signo. Además, no se supone ninguna clase de simetría ni en Ω ni en f , contrario a muchas referencias que estudian, por ejemplo, el caso radial.

Por otro lado, cuando λ_2 es un valor propio simple y la derivada de la no linealidad está acotada por λ_3 , utilizando teoría de grado y el método de reducción de

Lyapunov-Schmidt, demostramos la existencia de múltiples soluciones y algunas propiedades cualitativas de las soluciones. Para este propósito, usamos el siguiente resultado debido a **A. Castro, J. Cossio y J. M. Neuberger** (véase **Castro, Cossio & Neuberger** (1998)).

Teorema 2.17. (**Castro, Cossio & Neuberger** (1998)) Si $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función de clase C^2 tal que

$$(I_1) \quad f'(0) < \lambda_1,$$

$$(I_2) \quad f'(\infty) \in (\lambda_2, \lambda_3),$$

$$(I_3) \quad t f''(t) > 0,$$

entonces (10) tiene al menos cuatro soluciones no triviales, dos de las cuales cambian de signo.

Bajo las hipótesis del teorema anterior, existe una solución \hat{u} de (10) tal que

$$J(\hat{u}) = \max_{x \in X} \left(\min_{y \in Y} J(x + y) \right), \quad (23)$$

donde X es el subespacio de $H_0^1(\Omega)$ generado por $\{\varphi_1, \varphi_2\}$, $Y = X^\perp$ y $J : H_0^1(\Omega) \rightarrow \mathbb{R}$ está definido por

$$J(u) = \int_{\Omega} \left(\frac{1}{2} |\nabla u|^2 - F(u) \right),$$

con $F(\xi) = \int_0^\xi f(s) ds$.

Utilizando teoría de grado demostramos el siguiente resultado.

Teorema 2.18. (**Cossio, Herrón & Vélez** (2013)) Bajo las mismas hipótesis del Teorema 2.17, si la solución \hat{u} es positiva (negativa) en Ω entonces el problema (10) tiene al menos siete soluciones, tres de las cuales tienen el mismo signo.

Bajo hipótesis más fuertes en la no linealidad f podemos dar un número exacto de soluciones de (10).

Teorema 2.19. (**Cossio, Herrón & Vélez** (2013)) Supongamos que λ_2 es un valor propio simple. Si $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función de clase C^2 que satisface (E_1) , (E_2) y

$$(E_3) \quad f'(t) < \lambda_2 \quad \forall t \in [-B, B], \text{ donde } B, (E_1) \text{ y } (E_2) \text{ son como en el Teorema 2.9,}$$

entonces (10) tiene exactamente cinco soluciones, todas no degeneradas. Además, una es negativa, otra es positiva y existen dos soluciones que cambian de signo exactamente una vez. Las soluciones de un signo tienen índice de Morse 1, las soluciones que cambian de signo tienen índice de Morse 2 y la solución trivial tiene índice de Morse 0.

A continuación establecemos condiciones suficientes para que un problema *asintóticamente lineal no resonante*

tenga al menos siete soluciones. Para ello consideramos el siguiente problema.

$$\begin{cases} \Delta u + \lambda f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (24)$$

donde $\Omega \subset \mathbb{R}^N$, $N > 2$ es un conjunto acotado con frontera suave, $\lambda \in \mathbb{R}$ y $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función de clase C^1 .

Suponemos que f satisface las siguientes propiedades:

$$(f1) \quad f'(0) \leq 0$$

$$(f2) \quad \lim_{|t| \rightarrow \infty} f'(t) = 1$$

$$(f3) \quad t f''(t) > 0 \text{ para todo } t \in \mathbb{R} - \{0\}.$$

El resultado principal es el siguiente:

Teorema 2.20. (**Castro, Cossio & Vélez** (2013)) Si $k \geq 3$ y $\lambda_k < \lambda_{k+1}$ entonces existe $\epsilon > 0$ tal que si $\lambda \in (\lambda_{k+1}, \lambda_{k+1} + \epsilon)$ entonces (24) tiene por lo menos siete soluciones.

En el caso *asintóticamente lineal resonante* el problema (24) tiene al menos cinco soluciones.

Teorema 2.21. (**Castro, Cossio & Vélez** (2013)) Si $\lambda = \lambda_{k+1}$ entonces (24) tiene al menos cinco soluciones.

En las demostraciones de los dos teoremas anteriores se utiliza el teorema del paso de la montaña, argumentos de reducción de Lyapunov-Schmidt, grupos críticos e índices de Morse, existencia de soluciones que cambian de signo exactamente una vez y propiedades de bifurcación.

3. Problemas elípticos cuasilineales

En esta sección presentamos algunos resultados que hemos obtenido estudiando la existencia de soluciones para problemas de frontera cuasilineales que involucran el p -laplaciano. Como se mencionó en la introducción de este trabajo, es bien conocido que ciertos modelos matemáticos no lineales conducen a ecuaciones diferenciales que contienen el p -laplaciano.

En lo que sigue estudiaremos la existencia de soluciones para el problema de frontera cuasilineal

$$\begin{cases} \Delta_p u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (25)$$

donde Ω es un conjunto abierto acotado en \mathbb{R}^N ($N \geq 2$) y $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función no lineal tal que $f(0) = 0$.

Nuestro primer resultado demuestra que (25) tiene múltiples *soluciones radiales* cuando $\Omega = B_1(0) \subset \mathbb{R}^N$

es la bola unitaria con centro en el origen, la no linealidad $f \in C^1(\mathbb{R})$ tiene un cero positivo y el rango de la p -derivada de la no linealidad incluye al menos los primeros j valores propios radiales del operador p -laplaciano.

Para este primer resultado suponemos las siguientes hipótesis sobre la no linealidad:

- (a) Existen números positivos β_1, β_2 tales que $f(\beta_1) = 0$ y

$$\beta_2 = \inf\{t \in [\beta_1, \infty) : \forall s > t, f(s) > 0\}.$$

- (b) Para algún $j \in \mathbb{N}$, $\lambda_j(p) < \lim_{|t| \rightarrow \infty} \frac{f(t)}{|t|^{p-2}t} =: \lambda_\infty \in \mathbb{R}$ ($\lambda_j(p)$ denota el j -ésimo valor propio del problema (8)).

- (c) $\lim_{t \rightarrow 0} \frac{f'(t)}{(|t|^{p-2}t)'} = \lambda_\infty.$

- (d) Existe una constante $C > 0$ tal que

$$\limsup_{t \rightarrow \beta_i} \left| \frac{f(t)}{|t - \beta_i|^{p-2}(t - \beta_i)} \right| \leq C \quad \text{para } i = 1, 2.$$

Debido a la hipótesis (b), el problema (25) es p -asintóticamente lineal en infinito. El principal resultado es el siguiente:

Teorema 3.1. (Cossio & Herrón (2008)) *Supongamos $p \geq 2$. Si f satisface las hipótesis (a), (b), (c) y (d) entonces el problema (25) tiene al menos $4j - 1$ soluciones radialmente simétricas.*

Este teorema extiende un resultado obtenido por A. Castro y J. Cossio (véase Castro & Cossio (1993)) para el caso semilineal. Las principales herramientas que utilizamos para demostrar el teorema son un resultado de unicidad para un problema de valor inicial que involucra el p -laplaciano, la versión radial para el p -laplaciano del teorema global de bifurcación de P. Rabinowitz, debida a M. del Pino y R. Manásevich (véase Del Pino & Manásevich (1991)). Un resultado del tipo Crandall-Rabinowitz, debido a J. García Melián y J. Sabina de Lis (véase García-Melián & Sabina de Lis (2002)) y bifurcación de infinito.

J. Iaia (véase Iaia (1995)) estudió el caso radial del problema

$$\begin{cases} \Delta_p u + |u|^{q-1} u = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (26)$$

donde $\Omega = \{x \in \mathbb{R}^N : \|x\| < 1\}$ es la bola unitaria en \mathbb{R}^N y $1 < q + 1 < p < N$. Iaia demostró que (26) tiene infinitas soluciones radialmente simétricas.

En Cossio, Herrón & Vélez (2011), se extendió el resultado anterior de Iaia a no linealidades más generales, cuando la no linealidad es p -superlineal en el origen. La técnica utilizada es el "shooting method" (método del disparo).

Para los siguientes resultados se supone que la no linealidad f es una función continua localmente Lipschitz, que satisface las siguientes condiciones:

- (i) Para todo $u \neq 0$, $u f(u) > 0$.
- (ii) Existen $\alpha < 0, \varrho > 0$ y $a > 0$ tales que

$$|u| \leq \varrho \implies |f(u)| \geq a|u|^{p-1+\alpha}.$$

La condición (ii) y el comportamiento Lipschitziano de f implican que $2 - p \leq \alpha$ y que

$$f'_p(0) = \lim_{u \rightarrow 0} \frac{f(u)}{|u|^{p-2}u} = \infty,$$

es decir, el problema es p -superlineal en el origen.

Los resultados obtenidos son:

Teorema 3.2. (Cossio, Herrón & Vélez (2011)) *Supongamos que $p > N$ y f es una función continua localmente Lipschitz que satisface (i), (ii) y (iii) existen $\beta \in (1, p)$, $M > 0$ y $b_1, b_2 > 0$ tales que*

$$|u| > M \implies b_1|u|^{p-\beta} \leq |f(u)| \leq b_2|u|^{p-\beta}.$$

Entonces para cada natural k , el problema (25) tiene una solución radial con exactamente k ceros interiores en $[0, 1]$. En particular el problema (25) tiene infinitas soluciones radiales.

Teorema 3.3. (Cossio, Herrón & Vélez (2011)) *Si $p > N$ y f es una función continua localmente Lipschitz que satisface (i) y (ii) entonces existe un entero positivo k_0 tal que para cada $k \geq k_0$ el problema (25) tiene una solución radial con exactamente k ceros interiores en $[0, 1]$. En particular el problema (25) tiene infinitas soluciones radiales.*

Observamos que resultados como los obtenidos por A. El Hachimi y F. De Thelin (véase El Hachimi & De Thelin (1996)) y J. Iaia (véase Iaia (1995)) exigen un comportamiento de la no linealidad f en cero y en infinito, mientras que nuestro resultado en el Teorema 3.3 sólo requiere una condición en la no linealidad f en cero. En Bognár & Drábek (2005), Capietto, Dambrosio & Zanolin (2001), Garcia-Huidrobo, Manásevich & Schmitt (1999) y O'Regan & Wang (2008) el lector interesado puede encontrar resultados relacionados con los que hemos obtenido en los teoremas anteriores.

Como se mencionó en el estudio de problemas elípticos semilineales que se presentó en la Sección 2 de este trabajo, J. Cossio, S. Herrón y C. Vélez demostraron (véase Cossio, Herrón & Vélez (2013)), utilizando teoría de bifurcación, la existencia de seis soluciones para el problema (10) (véase el Teorema 2.13).

En el siguiente resultado los mismos autores mencionados en el párrafo anterior estudian, en el caso general, el problema

$$\begin{cases} \Delta_p u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (27)$$

donde $\Omega \subset \mathbb{R}^N$, $N \geq 2$, es un dominio acotado con frontera suave, $1 < p < 2$ y $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función no lineal que satisface:

$$(f_1) \quad |f(t) - f(s)| \leq [f]_{0,1} |t - s|^{p-1}, \quad \forall s, t \in \mathbb{R},$$

$$(f_2) \quad f'_p(0) = \lim_{t \rightarrow 0} \frac{f(t)}{|t|^{p-2}t} > \lambda_1(p),$$

$$(f_3) \quad f'_p(\infty) = \lim_{|t| \rightarrow \infty} \frac{f(t)}{|t|^{p-2}t} > \lambda_1(p),$$

$$(f_4) \quad \text{existe un número positivo } \alpha \text{ tal que } f(\alpha) \leq 0 \leq f(-\alpha),$$

donde $[f]_{0,1} := \sup_{s \neq t} |f(s) - f(t)| / |s - t|^{p-1}$ y $\lambda_1(p)$ denota el primer valor propio del problema (8).

Con estas hipótesis se prueba que (27) tiene al menos cuatro soluciones no triviales cuando la p -derivada en cero y la p -derivada en infinito son mayores que el primer valor propio del p -laplaciano. También se presentan algunas propiedades cualitativas de dichas soluciones.

Teorema 3.4. (Cossio, Herrón & Vélez (2014)) *Si f satisface (f_1) , (f_2) , (f_3) y (f_4) entonces el problema (27) tiene al menos cuatro soluciones no triviales u_1, u_2, v_1 , and v_2 . Las soluciones u_1 y u_2 son positivas en Ω y las soluciones v_1 y v_2 son negativas en Ω . Además,*

$$\|u_1\|_{L^\infty}, \|v_1\|_{L^\infty} < \alpha$$

y

$$\|u_2\|_{L^\infty}, \|v_2\|_{L^\infty} > \alpha.$$

La prueba del teorema anterior utiliza el teorema global de bifurcación (véase Del Pino & Manásevich (1991)), bifurcación de infinito (véase Rabinowitz (1973)) y una versión no lineal del principio del máximo debida a J. L. Vázquez (véase Vázquez (1984)).

4. Perspectivas

En esta sección presentamos una serie de *preguntas abiertas* relacionadas con los problemas elípticos semilineales y cuasilineales, que esperamos sean de interés para los analistas no lineales y contribuyan a un mejor entendimiento de este tipo de problemas.

4.1. Problemas elípticos semilineales

Como se puede observar en la Sección 2 de este trabajo, el autor, en colaboración con A. Castro, S. Herrón y C. Vélez, ha introducido nuevas ideas en el estudio de la existencia, multiplicidad y propiedades cualitativas de las soluciones para el problema elíptico semilineal

$$\begin{cases} \Delta u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega. \end{cases} \quad (28)$$

Estas ideas nos conducen a formular una serie de *preguntas abiertas* que serán especificadas a continuación.

Perspectiva I. Consideremos el problema

$$\begin{cases} -\Delta u + W(x)u = f(u) & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega. \end{cases} \quad (29)$$

Motivados por los resultados obtenidos en la Sección 2, sería interesante encontrar condiciones sobre el potencial W y sobre la no linealidad f que permitan demostrar la existencia de soluciones no triviales para el problema (29). Una vez encontradas las condiciones de la pregunta anterior sería importante estudiar qué propiedades cualitativas tienen dichas soluciones.

Perspectiva II. Sería interesante demostrar que si se tienen las hipótesis $f'(0) < \lambda_1$ y $f'(\infty) \in (\lambda_k, \lambda_{k+1})$ entonces el número de soluciones de (28) tiende a infinito cuando $k \rightarrow \infty$.

Perspectiva III. Como el principio de minimax de Castro, Cossio y Neuberger (véase el Teorema 2.6) también vale cuando f se reemplaza por λf en (28), donde $\lambda \in \mathbb{R}$, sería interesante demostrar que las soluciones correspondientes u_λ están en la misma curva de bifurcación. Conjeturamos que ellas se bifurcan del segundo valor propio y que existe un conjunto conexo de soluciones que cambian de signo exactamente una vez y conecta (λ_2, ∞) con $(\lambda_2, 0)$.

Perspectiva IV. Motivados por el caso unidimensional, el caso radial y los resultados del Teorema 2.6, sería importante encontrar condiciones suficientes en la no linealidad f que permitan demostrar que para cada entero positivo k el problema (28) tiene una solución con k regiones nodales.

4.2. Problemas elípticos cuasilineales

En la Sección 3 de este trabajo se presentaron algunos resultados obtenidos por el autor en colaboración con S. Herrón y C. Vélez, en el estudio de la existencia, las propiedades cualitativas y la multiplicidad tanto de las soluciones radiales como de las soluciones generales del problema elíptico cuasilineal

$$\begin{cases} \Delta_p u + f(u) = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega, \end{cases} \quad (30)$$

donde Ω es un conjunto abierto acotado en \mathbb{R}^N , $N \geq 2$, y $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es una función no lineal.

Estos resultados nos conducen a formular las siguientes preguntas:

Perspectiva V. Consideremos el problema

$$\begin{cases} \Delta_p u + f(u) = 0 & \text{en } \mathbb{R}^N, \\ \lim_{|x| \rightarrow \infty} u(x) = 0. \end{cases} \quad (31)$$

Motivados por los resultados del Teorema 3.2, sería importante encontrar condiciones en la no linealidad f de tal manera que para cada $n \in \mathbb{N}$ exista una solución radial u_n del problema (31) con exactamente n ceros. En otras palabras, encontrar condiciones en la no linealidad f para que el problema (31) tenga infinitas soluciones radiales.

Perspectiva VI. M. del Pino y R. Manásevich estudiaron el problema (30) en el caso en que Ω es la bola unitaria con centro en el origen $B_1\{0\} \subset \mathbb{R}^N$ (véase Del Pino & Manásevich (1991)). Ellos demostraron que el problema (30) tiene $n - k + 1$ soluciones radiales no triviales suponiendo que f es una función continua, $f(0) = 0$, $f(t)/(|t|^{p-2}t)$ es acotada y

$$\lim_{t \rightarrow 0} \frac{f(t)}{(|t|^{p-2}t)} < \lambda_k(p) \leq \lambda_n(p) < \liminf_{|t| \rightarrow \infty} \frac{f(t)}{(|t|^{p-2}t)},$$

donde n y k son números naturales tales que $k \leq n$.

Sea $f(u) = |u|^{q-1}u + g(u)$ en (30). Motivados por los resultados de M. del Pino y R. Manásevich sería interesante encontrar condiciones en la función g y en el exponente q de tal manera que podamos encontrar el número de soluciones radiales del problema

$$\begin{cases} \Delta_p u + |u|^{q-1}u + g(u) = 0 & \text{en } B_1\{0\} \subset \mathbb{R}^N, \\ u(x) = 0 & \text{en } \partial B_1\{0\}. \end{cases} \quad (32)$$

Perspectiva VII. Consideremos el problema de valores propios para el p -laplaciano

$$\begin{cases} \Delta_p u + \lambda |u|^{p-2}u = 0 & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{en } \partial\Omega. \end{cases} \quad (33)$$

Siguiendo los lineamientos de P. Drábek (véase Drábek (2007)) planteamos las siguientes preguntas:

- (a) ¿Existen valores propios no variacionales de (33)?
- (b) ¿Si existen valores propios no variacionales, cuántos hay? ¿Existe un continuo de valores propios no variacionales?
- (c) ¿Es el segundo valor propio λ_2 aislado? ¿Existe una sucesión de valores propios no variacionales $\{\lambda_k\}$ de (33) tales que $\lambda_k \rightarrow \lambda_2$?

Referencias

- Aftalion, A., Pacella, F. (2004). Qualitative properties of nodal solutions of semilinear elliptic equations in radially symmetric domains. *C. R. Acad. Sci. Paris* **339**(5): 339–344.
- Ambrosetti, A., Hess, P. (1980). Positive solutions of asymptotically linear elliptic eigenvalue problems. *J. Math. Anal. Appl.* **73**(2): 411–422.
- Ambrosetti, A., Malchiodi, A. (2007). *Nonlinear Analysis and Semilinear Elliptic Problems* New York: Cambridge Studies in Advanced Mathematics 104, Cambridge University Press.
- Ambrosetti, A., Prodi, G. (1993). *A Primer of Nonlinear Analysis* New York: Cambridge Studies in Advanced Mathematics 34, Cambridge University Press.
- Ambrosetti, A., Rabinowitz, P. (1973). Positive solutions of asymptotically linear elliptic eigenvalue problems. *J. Math. Anal.* **14**(2): 349–381.
- Anane, A. (1987). Simplicité et isolation de la première valeur propre du p -Laplacien avec poids. *Comptes Rendus Acad. Sc. Paris*. **305** (16):725–728.
- Anane, A., Tsouli, N. (1996). A Primer of Nonlinear Analysis In *Nonlinear partial differential equations*, Pitman Res. Notes Math., 343, 1–9.
- Bartsch, T., Wang, Z, Q. (1996). On the Existence of sign changing solutions for semilinear Dirichlet problems. *Topol. Methods Nonlinear Anal.* **7**: 115–131.
- Bartsch, T., Chang, K. C., Wang, Z. Q. (2000). On the Morse indices of sign changing solutions of nonlinear elliptic problems. *Math. Z.* **233**: 655–677.
- Bartsch, T., Weth, R. (2003). A note on additional properties of sign-changing solutions to superlinear elliptic equations. *Topol. Methods Nonlinear Anal.* **22** (1);, 1–14.
- Bartsch, T., Weth, R., Willem, M. (2005). Partial symmetry of least energy nodal solutions to some variational problems. *J. Anal. Math.* **96**: 1–18.
- Bognár, G., Drábek, P. (2005). The p -Laplacian equation with superlinear and supercritical growth, multiplicity of radial solutions. *Nonlinear Analysis* **60** (4): 710–728.
- Capietto, A., Dambrosio, W., Zanolin, F. (2001). Infinitely many radial solutions to a boundary value problem in a ball. *Annali di Matematica Pura ed Applicata* **179** (1): 159–188.
- Castro, A. (1981). *Métodos de Reducción via Minimax* Medellín. Primer Simposio Colombiano de Análisis Funcional.
- Castro, A., Cossio, J. (1994). Multiple solutions for a nonlinear Dirichlet problem. *SIAM J. Math. Anal.* **25** 1554–1561.
- Castro, A., Cossio, J. (1993) Multiple solutions for a nonlinear Dirichlet problem. *Rev. Col. Mat.* **27**(1–2). 15–24.

- Castro, A., Cossio, J.** (2006) Construction of a radial solution to a superlinear Dirichlet problem that changes sign exactly once. *Multiple solutions for a nonlinear Dirichlet problem*. En: Basel: Birkhäuser. *Contributions to nonlinear analysis. Progr. Nonlinear Differential Equations Appl.*, 66., 149–160.
- Castro, A., Cossio, J.** (1993). Multiple solutions for a nonlinear Dirichlet problem. *Rev. Col. Mat.* 27(1–2): 15–24.
- Castro, A., Cossio, J.** (2006). Construction of a radial solution to a superlinear Dirichlet problem that changes sign exactly once. En: Basel: Birkhäuser. *Contributions to nonlinear analysis. Progr. Nonlinear Differential Equations Appl.* 66, 149–160.
- Castro, A., Cossio, J., Neuberger, J. M.** (1997). A sign changing solution for a superlinear Dirichlet problem. *Rocky Mountain J. M.* 27: 1041–1053.
- Castro, A., Cossio, J., Neuberger, J. M.** (1997). On Multiple Solutions of a Nonlinear Dirichlet Problem. *Nonlinear Analysis, Theory, Methods & Applications* 30 (6): 3657–3662.
- Castro, A., Cossio, J., Neuberger, J. M.** (1998). A Minmax Principle, Index of the Critical Point, and Existence of Sign-changing Solutions to Elliptic Boundary Value Problems. *Electronic Journal of Differential Equations* 30: 1–18.
- Castro, A., Cossio, J., Vélez, C.** (2013). Existence and qualitative properties of solutions for nonlinear Dirichlet problems. *Discrete Contin. Dyn. Sys.* 35 (1): 123–140.
- Castro, A., Cossio, J., Vélez, C.** (2013A). Existence of seven solutions for an asymptotically linear Dirichlet problem without symmetries. *Ann. Mat. Pura Appl.* 192 (4): 607–619.
- Castro, A., Lazer, A.** (1976). Applications of a Max-min Principle. *Rev. Col. Mat.* 10: 141–149.
- Castro, A., Lazer, A.** (1979). Critical Point Theory and the Number of Solutions of a Nonlinear Dirichlet Problem. *Ann. Mat. Pura Appl.* 70 (4): 113–137.
- Chang, K. C.** (1981). Solutions of asymptotically linear operator equations via Morse theory. *Comm. Pure Appl. Math* 34 (5): 693–712.
- Chang, K. C.** (1993). *Infinite dimensional Morse theory and multiple Solution Problems*. Boston: Birkhäuser.
- Chang, K. C., Li, S., Liu, J.** (1994). Remarks on multiple solutions for asymptotically linear elliptic boundary value problems. *Topol. Methods in Nonlinear Anal.* 3: 179–187.
- Cossio, J.** (1996). Múltiples soluciones para un problema elíptico semilineal. En: *Memorias Tercera Escuela de Verano en Geometría diferencial, Ecuaciones diferenciales y Análisis numérico*. Memoria No. 7. Bogotá, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales: 53–597.
- Cossio, J.** (2004). Contribución al estudio de las ecuaciones diferenciales parciales de tipo elíptico. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 28 (106): 135–145.
- Cossio, J., Herrón, J.** (2004). Nontrivial solutions for a semilinear Dirichlet problem with nonlinearity crossing multiples eigenvalues. *J. Dynam. Differential Equations.* 16 (3): 795–803.
- Cossio, J., Herrón, J.** (2008). Existence of radial solutions for an asymptotically linear p -Laplacian problem. *J. Math. Anal. Appl.* 345 (1): 583–592.
- Cossio, J., Herrón, J., Vélez, C.** (2011). Infinitely many radial solutions for a p -Laplacian problem p -superlinear at the origin. *J. Math. Anal. Appl.* 376 (2): 741–749.
- Cossio, J., Herrón, J., Vélez, C.** (2009). Existence of solutions for an asymptotically linear Dirichlet problem via Lazer-Solimini results. *Nonlinear Anal.* 71 (1–2), 66–71.
- Cossio, J., Herrón, J., Vélez, C.** (2013). Multiple solutions for nonlinear Dirichlet problems via bifurcation and additional results. *J. Math. Anal. Appl.* 399 (1): 166–179.
- Cossio, J., Herrón, J., Vélez, C.** (2014). Existence of solutions for a quasilinear elliptic problem. Preprint.
- Cossio, J., Vélez, C.** (2003). Nontrivial solutions of an asymptotically linear Dirichlet problem. *Rev. Col. Mat.* 37 (1): 25–36.
- Crandall, M., Rabinowitz, P.** (1971). Bifurcation from simple eigenvalues. *J. Funct. Anal.* 8 (2): 321–340.
- Dancer, E.** (1976). Counterexamples to Some Conjectures on the Number of Solutions of Nonlinear Equations. *Math. Ann.* 16: 1361–1376.
- Del Pino, M., Manásevich, R.** (1991). Global bifurcation from the eigenvalues of the p -Laplacian. *Journal of Diff. Eqns.* 92: 226–251.
- Drábek, P.** (2007). The p -Laplacian–Mascot of nonlinear analysis. *Acta Math. Univ. Comenianae.* LXXVI (1): 85–98.
- Drábek, P., Robinson, S.** (1999). Resonance problems for the p -Laplacian. *J. Functional Analysis.* 169: 189–200.
- García-Huidrobo, M., Manásevich, R., Schmitt, K.** (1999). Positive radial solutions of quasilinear elliptic partial differential equations on a ball. *Nonlinear Anal.* 35 (2): 175–190.
- García-Melián, J., Sabina de Lis, J.** (2002). A local bifurcation theorem for degenerate elliptic equations with radial. *J. Differential equations.* 179: 27–43.
- Genoud, F.** (2011). Bifurcation from infinity for an asymptotically linear problem on the half-line. *Nonlinear Anal.* 74 (13): 4533–4543.
- El Hachimi, A. De Thelin, A.** (1996). Infinitely Many Radially Symmetric Solutions for a Quasilinear Elliptic Problem in a Ball. *Journal of Differential Equations.* 128: 78–102.
- Iaia, J.** (1995). Radial Solutions to a p -Laplacian Dirichlet Problem. *Applicable Analysis.* 58: 335–350.
- Landesman, E. M., Lazer, A. C., Meyers, D.** (1975). On Saddle Point Problems in the Calculus of Variations, the Ritz Algorithm, and Monotone Convergence. *J. Math. Anal. Appl.* 53: 94–614.

- Lazer, A. C., Solimini, S.** (1988). Nontrivial Solutions of Operator Equations and Morse Indices of Critical Points of Min-Max Type. *Nonlinear Anal.* **12** (8), 761–775.
- Liu, S.** (2007). Nontrivial Remarks on multiple solutions for elliptic resonant problems. *J. Math. Anal. Appl.* **336**: 498–505.
- Ma, R. Xu, J. Han, X.** (2011). Global bifurcation of positive solutions of a second-order periodic boundary value problem with indefinite weight. *Nonlinear Anal.* **74** (10): 3379–3385.
- Morse, M.** (1925). Relations between the Critical Points of a Real Function of n Independent Variables. *Trans. Amer. Math. Soc.* **27**: 345–396.
- Morse, M.** (1934). *The Calculus of Variations in the Large*. Amer. Math. Soc. Colloq. Publ. **18**.
- O'Regan, D., Wang, H.** (2008). Positive radial solutions for p -Laplacian systems. *Aequationes Math.* **75**: 43–50.
- Palais, R., Smale, S.** (1964). A Generalized Morse Theory. *Bull. Amer. Math. Soc.* **70**: 165–171.
- Rabinowitz, P. H.** (1971). Some Global Results for Nonlinear Eigenvalue Problems. *J. Funct. Anal.* **7**: 487–513.
- Rabinowitz, P. H.** (1973). Some aspects of nonlinear eigenvalue problems. *Rocky Mountain J. Math.* **3**: 161–202.
- Rabinowitz, P. H.** (1985). *Topological Methods in Bifurcation Theory*. Montreal: Séminaire de Mathématiques Supérieures, Séminaire Scientifique OTAN, Les presses de l'Université de Montreal.
- Rabinowitz, P. H.** (1986). *Minimax Methods in Critical Point Theory with Applications to Differential equations*. Providence R.I.: AMS, Regional Conference Series in Mathematics, **65**.
- Rabinowitz, P. H., Su, J., Wang, Z. Q.** (2007). Multiple solutions of superlinear elliptic equations. *Atti Accad. Naz. Lincei Cl. Sci. Fis. Mat. Natur. Rend. Lincei.* **18** (1): 97–108.
- Vázquez, J. L.** (1984). A strong maximum principle for some quasilinear elliptic equations. *Appl. Math. Optim.* **12**: 191–202.
- Wang, Z. Q.** (1991). On a superlinear elliptic equation. *Ann. Inst. H. Poincaré. Analyse Non Lineaire.* **8**: 43–57.
- Yanagida, E.** (1996). Structure of radial solutions to $\Delta u + K(|x|)|u|^{p-1}u = 0$ en \mathbb{R}^N . *SIAM J. Math. Anal.* **27**: 997–1014.

Chaos in the Diamond-Shaped Billiard with Rounded Crown

Robert Paul Salazar¹, Gabriel Téllez^{1*}, Diego Felipe Jaramillo¹, Diego Luis González²

¹Departamento de Física, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

²Departamento de Física, Universidad del Valle, Cali, Colombia

Abstract

We analyse the classical and quantum behaviour of a particle trapped in a diamond-shaped billiard with rounded crown. We defined this billiard as a half stadium connected with a triangular billiard. A parameter ξ smoothly changes the shape of the billiard from an equilateral triangle ($\xi = 1$) to a diamond with rounded crown ($\xi = 0$). The parameter ξ controls the transition between the regular and chaotic regimes. The classical behaviour is regular when the control parameter ξ is one; in contrast, the system is chaotic when $\xi \neq 1$ even for values of ξ close to one. Several quantities such as Lyapunov exponent and the entropy of the distribution of the incident angle are used to characterize the chaotic behaviour of the classical system. The average information preserved by the classical trajectories increases rapidly as ξ is decreased from 1 and the Lyapunov exponent remains positive for $\xi < 1$. The *Finite Difference Method* was implemented in order to solve the quantum counterpart of the billiard. The energy spectrum and eigenstates were numerically computed for different values of $\xi < 1$. The spacing distribution between adjacent eigenvalues is analysed as a function of ξ , finding a *Poisson* and a *Gaussian Orthogonal Ensemble* (GOE) distribution for regular and chaotic regimes respectively. Several scars and bouncing ball states are shown with their corresponding classical periodic orbits. On the other hand, the results found for the quantum billiard are in agreement with the *Bohigas-Giannoni-Schmit* conjecture and exhibits the standard features of chaotic billiards such as the scarring of the wavefunction.

Keywords: quantum chaos, quantum billiards, random matrices, finite difference method.

Caos en el billar de forma de diamante y corona redondeada

Resumen

Se estudia el comportamiento de una partícula en el interior de un billar triangular donde uno de sus lados toma de medio estadio que se llamó billar diamante con corona redondeada o DSRC por su siglas en inglés. Se definió un parámetro ξ que cambia suavemente la forma la frontera partiendo de un billar triangular $\xi = 1$ a un billar DSRC $\xi = 0$. Dicho parámetro controla la transición entre el régimen regular y caótico. Clásicamente, el sistema es regular cuando $\xi = 1$. Por otro lado, el sistema se torna caótico para $\xi \neq 1$ incluyendo valores próximos a 1. Se calcula el coeficiente de Lyapunov y la entropía media de la distribución de los ángulos de incidencia para caracterizar el comportamiento caótico del sistema. Se observó un rápido crecimiento de la información de las trayectorias hasta saturar la entropía al cambiar levemente la frontera del billar triangular original. A su vez el coeficiente de Lyapunov se mantuvo positivo durante este proceso una vez que ξ se alejaba de 1. Se implementó el método de diferencias finitas FDM para obtener el espectro y los estados propios de la contraparte cuántica del sistema. La distribución de espaciamiento entre primeros vecinos para varios valores de ξ fue construida numéricamente para diferentes valores de ξ encontrando una distribución de Poisson y otra correspondiente al ensamble ortogonal gaussiano GOE dentro de las regiones clásica y caótica respectivamente. Se identificaron cicatrices en algunos de sus estados así como estados de “bola rebotadora” con sus correspondientes órbitas periódicas. El sistema exhibe un comportamiento que está de acuerdo a la conjetura BGS y presenta las características típicas de un billar caótico como la cicatrización de la función de onda.

Palabras clave: caos cuántico, billares cuánticos, matrices aleatorias, método de diferencias finitas.

* **Correspondencia:** Gabriel Téllez: gtellez@uniandes.edu.co

Recibido: 20 de agosto 2014

Aceptado: 16 de abril 2015

1 Introduction

Billiards are one of the most used systems to analyse the quantum signatures of classical chaotic motion [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17]. Some advantages of the billiards are their extreme simplicity, their straightforward quantization and the possibility to measure many of the relevant quantities in laboratory experiments [18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25].

Many aspects of classical and quantum chaos have been widely studied by means of billiards with different shapes [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17]. We offer a brief review about some commonly used methods to characterize the classical and quantum motion of particles inside billiards. For this purpose we use the diamond-shaped billiard with rounded crown which is described in next section. For the classical case, we focus on the determination of the trajectories, Lyapunov exponents and the entropy of the distribution of incident angles. In the quantum case, it is studied the spacing distribution between adjacent eigenvalues of the Hamiltonian and the scarring of the wave function.

Basically, a billiard is a system where a particle, with mass m , is trapped into a region \mathcal{D} with perfect reflecting boundaries. The dynamics of the particle varies depending on the shape of the billiard boundary $\partial\mathcal{D}$. The cardioid billiard, the Bunimovich billiard (stadium billiard) and non-equilateral triangular billiards are typical examples which exhibit classical chaos. The quantum problem is reduced to solve the Helmholtz equation for the wave function $\psi(\vec{r})$

$$\left(\nabla^2 + \kappa^2\right) \psi(\vec{r}) = 0 \quad \text{for} \quad \vec{r} \in \mathcal{D} \quad (1)$$

with the Dirichlet boundary condition $\psi(\vec{r}) = 0$ if $\vec{r} \in \partial\mathcal{D}$ where $\kappa = \sqrt{2mE}/\hbar$ is the wave vector and E is the energy. For Hamiltonian systems, the statistical properties of the energy levels can be studied taking borrow some results from the random matrix theory. For example, it is well known that the energy level spacing distributions of a system is Poissonian if its classical counterpart exhibits a regular motion. Some examples are billiards whose shape is a rectangle (particle in a two dimensional box), an equilateral triangle, a circle or an ellipse. On the other hand, if the classical counterpart has a chaotic motion, then the energy levels follow the same distribution of the eigenvalues of the *Gaussian Orthogonal Ensemble* (GOE) distribution [26, 27, 28, 29, 31]. Other non convex and chaotic two dimensional quantum cavities are the Sinai and the annular billiards where an inner disk of infinite potential is placed into a rectangular or circular billiard, respectively.

2 Geometrical considerations

As mentioned before, this paper is devoted to the study of the motion of a particle inside of a diamond-shaped billiard with rounded crown (DSRC billiard) which is shown in Fig. 1. The shape of the upper boundary of the billiard is a half stadium defined by the equation $y = f(x)$ with

$$f(x) = \begin{cases} \sqrt{R^2 - \left(x + \frac{d_1}{2}\right)^2} & \text{if } -R - \frac{d_1}{2} < x \leq -\frac{d_1}{2} \\ R & \text{if } |x| \leq \frac{d_1}{2} \\ \sqrt{R^2 - \left(x - \frac{d_1}{2}\right)^2} & \text{if } \frac{d_1}{2} < x \leq \frac{d_1}{2} + R \end{cases} \quad (2)$$

On the other hand, the shape of the lower boundary $y = g(x)$ is given by

$$g(x) = \begin{cases} \frac{-d_2x}{R + \frac{d_1}{2}} - d_2 & \text{if } -R - \frac{d_1}{2} < x < 0 \\ \frac{d_2x}{R + \frac{d_1}{2}} - d_2 & \text{if } 0 < x < R + \frac{d_1}{2} \end{cases} \quad (3)$$

The parameters which determine the shape of the billiard R , d_1 and d_2 are functions of the control parameter ξ . Explicitly we define $R(\xi) = R_o(1 - \xi)$, $d_1(\xi) = \left(\frac{3}{2} + \xi\right) R_o$ and $d_2(\xi) = \sqrt{\frac{3}{4}d_1(\xi)}$. Henceforth, we take $R_o = 1$. For $\xi = 1$ the shape of the billiard resembles a diamond with rounded crown and for $\xi = 0$ the shape is an equilateral triangle.

As shown in Fig. 1, for intermediate values of ξ there is a smooth interpolation between these two shapes. The boundary can be conveniently expressed in polar coordinates as follows

$$r_c(\phi) = \begin{cases} r_+(\phi) & \text{if } \phi_A \leq \phi < \phi_B \\ \frac{R}{\sin \phi} & \text{if } \phi_B \leq \phi < \phi_C \\ r_-(\phi) & \text{if } \phi_C \leq \phi < \phi_D \\ l_-(\phi) & \text{if } \phi_D \leq \phi < \phi_E \\ l_+(\phi) & \text{if } \phi_E \leq \phi < 2\pi \end{cases} \quad (4)$$

In Eq. (4), the left (-) and right (+) quarter of circles are defined according to

$$r_{\pm}(\phi) = \frac{1}{2} \left(\pm d_1 \cos \phi + \sqrt{4R^2 - d_1^2 \sin^2 \phi} \right). \quad (5)$$

while the straight lines DE and EA are given by

$$l_{\pm}(\phi) = \frac{d_2}{\mp d_2 \cos \phi / (R + d_1/2) - \sin \phi} \quad (6)$$

The ϕ -coordinate of the points from A to E can be written as $\phi_A = 0$, $\phi_B = \arctan\left(\frac{2R}{d_1}\right)$, $\phi_C = \arctan\left(\frac{2R}{d_1}\right) + 2\arctan\left(\frac{d_1}{2R}\right)$, $\phi_D = \pi$ and $\phi_E = \frac{3}{2}\pi$, respectively.

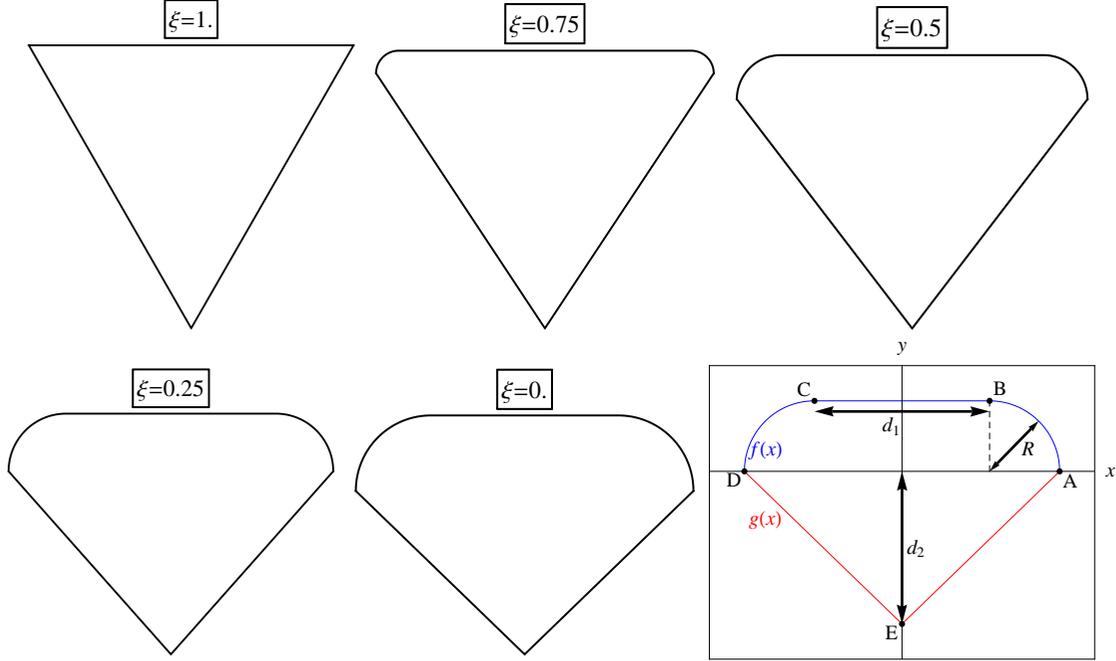


Figure 1: The diamond-shaped billiard with rounded crown is defined through the functions $f(x)$ and $g(x)$. In turn, these functions depend on the parameters R , d_1 and d_2 .

3 Classical diamond-shaped billiard with rounded crown

3.1 Trajectories

There are two degrees of freedom in the DSRC billiard, thus its phase space has four dimensions. The elastic collisions between the particle and the boundaries ensure the energy conservation reducing the number of dimensions to three. As usual, in order to obtain the dynamical information of the system, we construct the Poincaré section, and the dynamical behaviour of the particle can be described by a two-dimensional map. This method is equivalent to choose two variables which define where and how the collisions occur inside the billiard.

We choose a rescaled arclength $l(\phi)$ and the angle α as the variables to describe the particle motion in the billiard. These variables are schematized in Fig. 2. The angle α gives the direction of the velocity after the impact and the rescaled arclength is defined as $l(\phi) = \frac{L(\phi)}{L(2\pi)}$ where $L(\phi) = \int_0^\phi \sqrt{r_c(\phi)^2 + \left(\frac{dr_c}{d\phi}\right)^2} d\phi$ is the arclength measured from the point A. Following the standard procedure, it is necessary to express the position and the incident velocity of the $(n+1)$ -th collision in terms of the of the position and velocity of the n -th collision. Let $(x^{(n)}, y^{(n)}) = (r_c(\phi^{(n)}), \phi^{(n)})$ and $\vec{v}^{(n)} = (v_x^{(n)}, v_y^{(n)})$ be position and the incident velocity of the n -th collision, respectively. The normal $v_n^{(n)}$ and tangent $v_t^{(n)}$ components

of the velocity are calculated by projecting the velocity into the normal, $\hat{n}(\phi)$, and the tangent, $\hat{t}(\phi)$, unitary vectors of the boundary, see Fig. 2. As consequence of the elastic collisions with the boundary the normal component velocity changes its sign while the tangent component remains unchanged. Thus, one can obtain the velocity $\vec{v}^{(n+1)}$ after the n -th collision which is also the incident velocity $(n+1)$ -th collision. In order to accomplish this calculation the components of the tangent vector $\vec{t} = \frac{d}{d\phi} (r_c(\phi) \cos \phi, r_c(\phi) \sin \phi) = (T_x, T_y)$ are required. A simple calculation gives

$$T_x(\phi) = \begin{cases} -r_+(\phi) \sin \phi + \cos \phi w_+(\phi) & \text{if } \phi_A < \phi < \phi_B \\ -R & \text{if } \phi_B < \phi < \phi_C \\ -r_-(\phi) \sin \phi + \cos \phi w_-(\phi) & \text{if } \phi_C < \phi < \phi_D \\ (R + d_1/2) a & \text{if } \phi_D < \phi < 2\pi \end{cases} \quad (7)$$

and

$$T_y(\phi) = \begin{cases} r_+(\phi) \cos \phi + \sin \phi w_+(\phi) & \text{if } \phi_A < \phi < \phi_B \\ 0 & \text{if } \phi_B < \phi < \phi_C \\ r_-(\phi) \cos \phi + \sin \phi w_-(\phi) & \text{if } \phi_C < \phi < \phi_D \\ -d_2 a & \text{if } \phi_D < \phi < \phi_E \\ d_2 a & \text{if } \phi_E < \phi < 2\pi \end{cases} \quad (8)$$

where we have defined

$$w_{\pm}(\phi) = \mp \frac{1}{2} d_1 \sin \phi \left(1 \pm \frac{d_1 \cos \phi}{2r_{\pm}(\phi) \mp d_1 \cos \phi} \right)$$

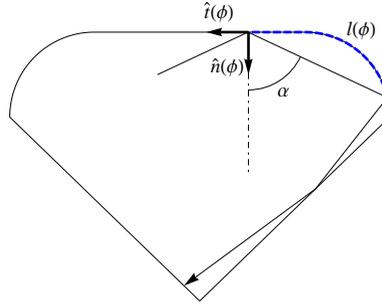


Figure 2: Variables of the reduced phase space. The blue dashed line represents the rescaled arclength $l(\phi)$ while α is the angle formed by the normal vector at position ϕ , $n(\phi)$, and the trajectory of the particle after the impact.

with

$$a = \frac{1}{\sqrt{\left(R + \frac{d_1}{2}\right)^2 + d_2^2}}.$$

The normal vector \hat{n} is obtained by rotating the tangent vector $\hat{n} = \mathbb{R}(-\pi/2)\hat{t}$, hence $n_x(\phi) = t_y(\phi)$ and $n_y(\phi) = -t_x(\phi)$. On the other hand, the position of the $(n + 1)$ -th collision is calculated as follows. The straight line which crosses through the points $(x^{(n)}, y^{(n)})$ and $(x^{(n+1)}, y^{(n+1)})$ is given by $Y^{(n)}(x) = m^{(n)}x + b^{(n)}$. The slope and the y -intercept can be written as

$$m^{(n)} = \frac{v_y^{(n)}}{v_x^{(n)}} \quad \text{and} \quad b^{(n)} = y^{(n)} - \frac{v_y^{(n)}}{v_x^{(n)}}y^{(n)}, \quad (9)$$

respectively. The x coordinate of the intersections of the line $Y(x)$ with the boundary satisfy

$$x_i^* = \begin{cases} x_+^\pm & \text{if } \frac{d_1}{2} < x_+^\pm \leq \frac{d_1}{2} + R \text{ and } Y(x_+^\pm) > 0 \\ \frac{R-b}{m} & \text{if } \left| \frac{R-b}{m} \right| \leq \frac{d_1}{2} \text{ and } Y\left(\frac{R-b}{m}\right) > 0 \\ x_-^\pm & \text{if } -R - \frac{d_1}{2} < x_-^\pm \leq -\frac{d_1}{2} \text{ and } Y(x_-^\pm) > 0 \\ x_+ & \text{if } -R - \frac{d_1}{2} < x_+ < 0 \text{ and } Y(x_+) < 0 \\ x_- & \text{if } 0 < x_- < R + \frac{d_1}{2} \text{ and } Y(x_-) < 0 \end{cases} \quad (10)$$

where we have defined

$$x_\pm = \mp \frac{(b + d_2)(d_1 + 2R)}{2d_2 \pm m(d_1 + 2R)} \quad \text{and} \quad (11)$$

$$x_s^\pm = \frac{s d_1 - 2bm \pm \sqrt{4(1 + m^2)R^2 - (d_1m + 2b)^2}}{2(1 + m^2)} \quad (12)$$

with $s = \{+, -\}$. The DSRC billiard is a convex billiard, then, Eq.(10) has two roots: x_1^* and x_2^* . One of them is the position of the n -th collision, $x^n = (x_1^*)^{(n)}$, which is already known. The second root gives the position of the $(n + 1)$ -th collision

$$x^{(n+1)} = (x_2^*)^{(n)} \quad \text{and} \quad y^{(n+1)} = Y^{(n)}\left((x_2^*)^{(n)}\right). \quad (13)$$

In general this procedure can be applied satisfactorily. Nonetheless, if the particle reaches one of the points $\{A, D, E\}$ where vectors \hat{n} and \hat{t} are not well defined, then the method described previously cannot be applied. This is an unlikely event, however, the problem can be avoided by taking the average of the normal and tangent vectors of the boundaries connected in those problematic points. Some trajectories of the particle inside the triangular and the DSRC billiards are shown in Fig. 3. These trajectories were found by using the procedure previously described in this section. For the triangular billiard ($\xi = 1$), we found regular and periodic trajectories. In contrast, for values of ξ close to one, e.g. $\xi = 0.99$ there are irregular trajectories. In order to obtain information about the motion of the particle, the trajectories were mapped into a Poincaré section defined by the collision angle and the arclength. The periodic orbits of the triangular billiard are represented as a set of two or more points in the Poincaré section. This is the case of the trajectories (a),(b),(c),(e),(g) and (h) shown in Fig. 3. Quasi-periodic orbits such as the ones of Figs. 3 (e) and (f)) are represented by a set of straight lines in the Poincaré section (see Fig. 4).

In order to illustrate the destruction of regular trajectories we have calculated the particle motion for the same initial conditions of Figs. 3 (e) to (h) but taking now $\xi = 0.99$. In this way, for Fig. 3 (i) we have used the same initial condition of Fig. 3 (e), (j) the same initial condition of (f) and so on. If the shape of the triangular billiard is slightly changed, the trajectories shown in Figs. 3 (e)-(f) become irregular as shown in Figs. 3 (i)-(k). However, the trajectory shown in Fig. 3 (h) remains regular for $\xi = 0.99$. Eventually, the regular trajectories can be immersed inside of a chaotic sea in the Poincaré section (black points in Fig. 4-(b)), this is the case of the periodic orbit of Fig. 3-(h).

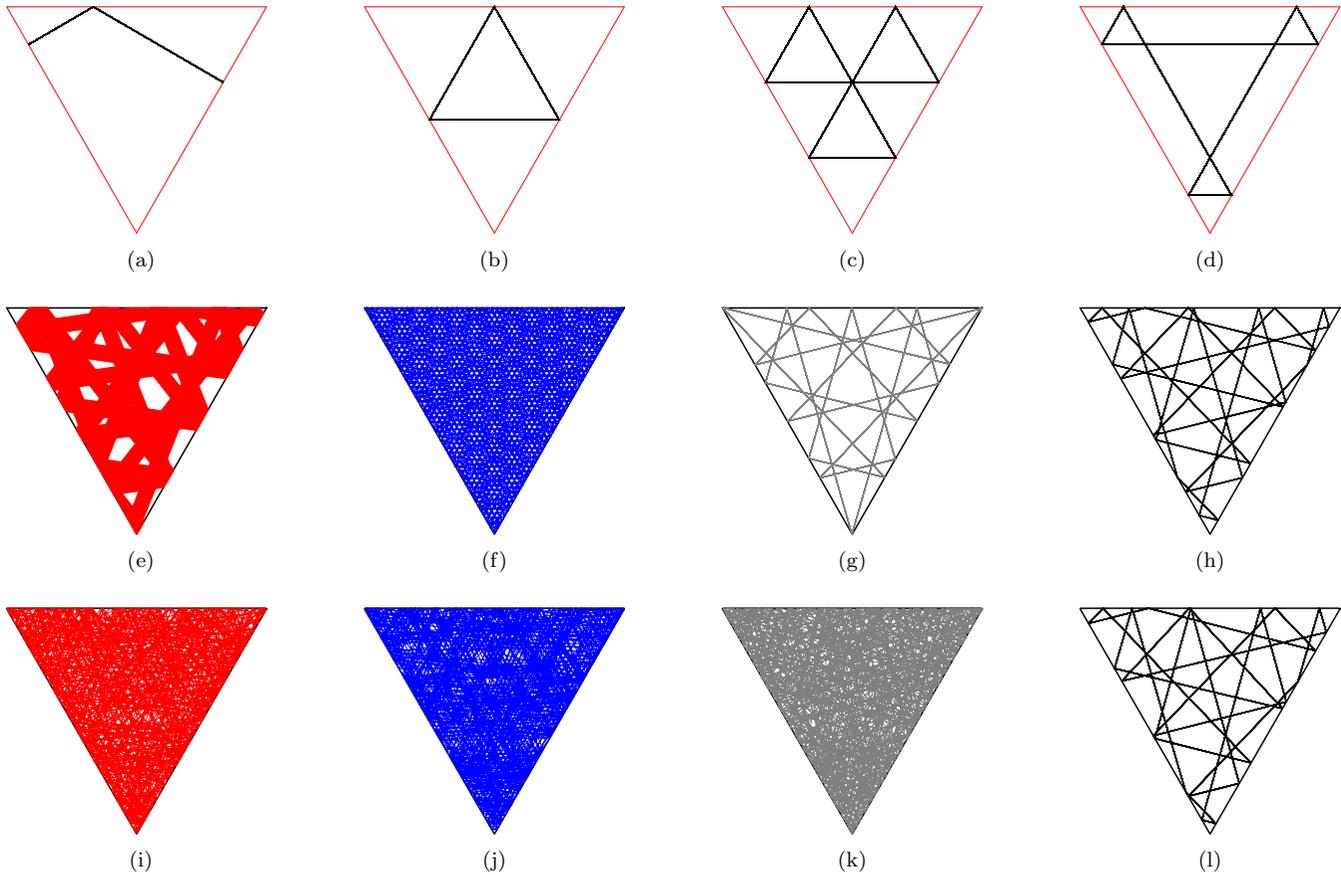


Figure 3: Several trajectories which include 1000 collisions are shown. (Figures *a-d*) Some closed orbits of the triangular billiard $\xi = 1$. (Figures *e-h*) $\xi = 1 - 1 \times 10^{-16}$, note that regular behaviour is obtained only for values of ξ very close to 1. (Figures *i-l*). Trajectories of the DSRC billiard for $\xi = 0.99$.

3.1.1 Entropy

In the previous section, a simple methodology based on geometrical considerations was used to find the classical trajectories of the particle inside the billiard. This is not the more elegant way to find trajectories. In fact, it is possible to find a transformation or map which connects the variables of the reduced phase space of consecutive collisions of the DSRC billiard. In principle, for a given initial condition, the trajectory of the particle can be constructed if this map is known. Avoiding the very special cases of the periodic orbits, the degree of irregularity of a set of trajectories with different initial conditions depends only on the shape of the billiard. Let α_n be the incident angle with respect to the normal vector of the boundary. Note that $\alpha_i \in I$ and $I = [-\pi/2, \pi/2]$. This interval can be divided into M equal subintervals I_i . Then, for a given initial condition N collisions are generated and their respective incident angles α_n are calculated ($n = 1, 2, 3, \dots, N$). We repeat this procedure for several different initial conditions. Let N_i be the number of angles α_n which belong to

the interval I_i . Then, the probability to find an incident angle in the interval I_i is $P(I_i) = \frac{N_i}{N}$. The entropy S of the distribution (I_i) can be written as [32]

$$S = - \sum_{i=1}^N P(I_i) \ln [P(I_i)]. \quad (14)$$

Note that, the maximum entropy is obtained when the set of generated incident angles $\{\alpha_n\}$ are uniformly distributed in the subintervals $\{I_i\}$. For this case, the probability is equal for each subinterval, i.e., $P(I_i) = \frac{1}{M}$, and the entropy takes its maximum value $S_{max} = \ln(M)$. On the other hand, if all incident angles belongs to a single subinterval I_j , $P(I_i) = \delta_{ij}$ and the entropy is zero. For a given control parameter, we have computed the average entropy for a set of 1000 different random initial conditions. The results are shown in Fig. 5. As expected, the smallest value of entropy is obtained when ξ is exactly one and the billiard is an equilateral triangle. The entropy grows quickly for values of ξ close to one. For example, lets consider $\xi = 0.99$ where the entropy is close to the

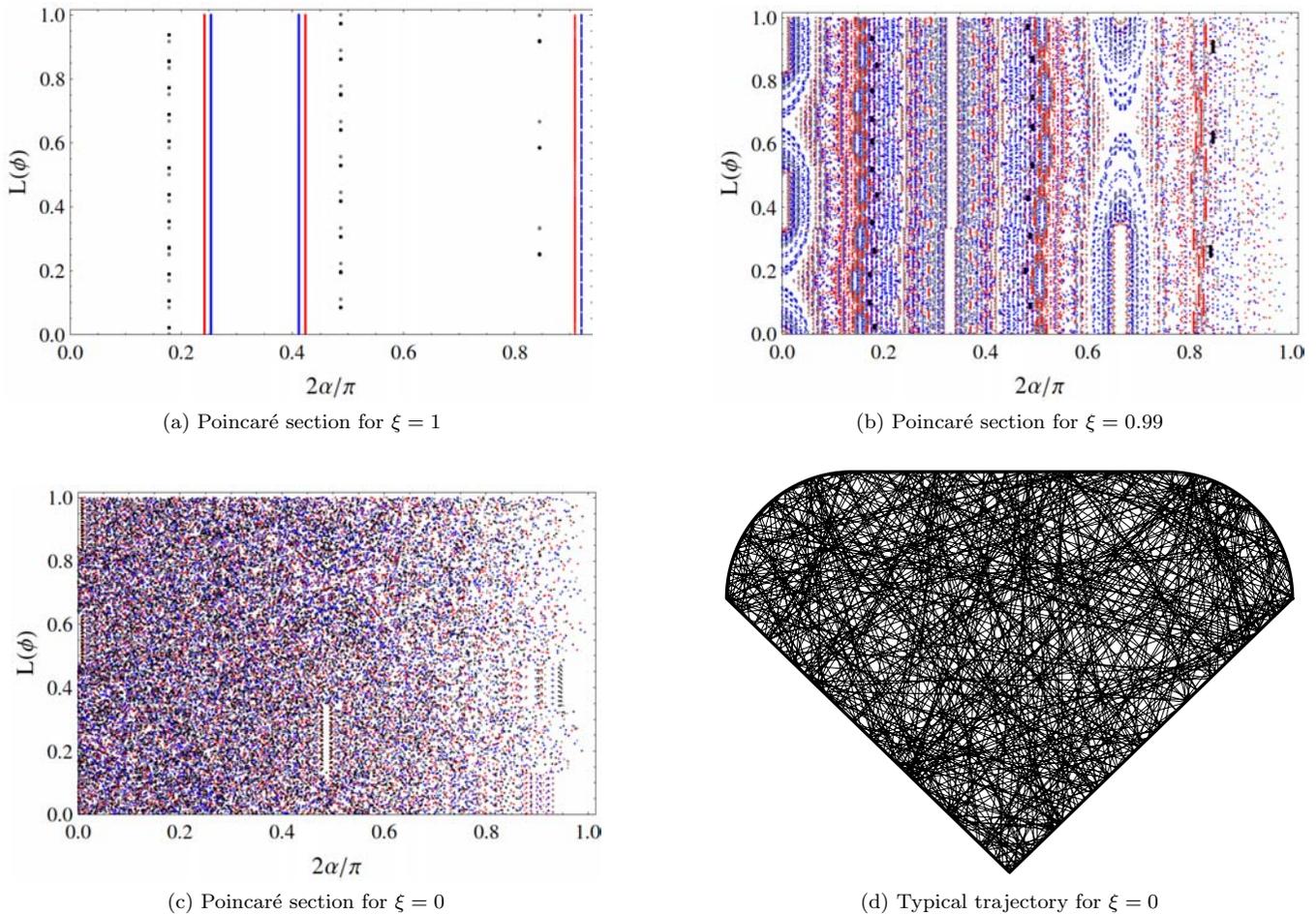


Figure 4: Poincaré section. (Figure a) Poincaré section of the triangular billiard. Each color represent a different initial condition. Red, blue, gray and black points correspond to the trajectories (e), (f), (g) and (h) of Fig. 3, respectively. (Figure b) Poincaré section of the the DSRC billiard for $\xi = 0.99$. (Figure c) Poincaré section for $\xi = 0$. (Figure d) Typical irregular trajectories of the DSRC billiard for $\xi = 0$.

55% of its maximum theoretical value. For values of ξ close to zero, the entropy reaches its saturate value which is about the 70% of S_{max} . As shown in Fig. 3, for values of ξ close to zero (DSRC billiard) the trajectories of the particle are more complex than the ones found for ξ close to one (triangular billiard).

3.1.2 Lyapunov exponent

The Lyapunov exponent λ is used as a measure of divergence between the trajectories of a couple of infinitesimal close initial conditions in the phase space. Usually, λ is calculated as a function of time. However, the time is not a suitable parameter to compute λ in billiard systems since the particle movement is linear between collisions and as consequence the distance between trajectories diverges linearly. Instead of the time, the collision index n was used as parameter. The sensibility to small changes in the initial

conditions is characterized by $\delta_n = \delta_o \exp(\lambda n)$ where δ_n is the absolute value of the difference between the incident angles of nearby initial conditions after n collisions. The typical behaviour of λ for a pair of nearby initial conditions is shown in Fig. 6. Note that after few collisions λ reaches its maximal value, i.e., the exponent saturates. For a couple of close random initial conditions, the trajectories were generated and the Lyapunov exponent was computed, see Fig. 6 (left). In order to avoid the dependence with the initial conditions the Lyapunov exponent was averaged for several couples of initial conditions. The behaviour of λ for different values of ξ is shown in Fig. 7 (right). Note that the Lyapunov exponent shown in Fig.7 (right) does not decrease monotonically and is not as smooth as the entropy of Fig. 5. This happens even if the number of pairs of initial conditions is increased. This is not an unexpected result because not all sets of initial

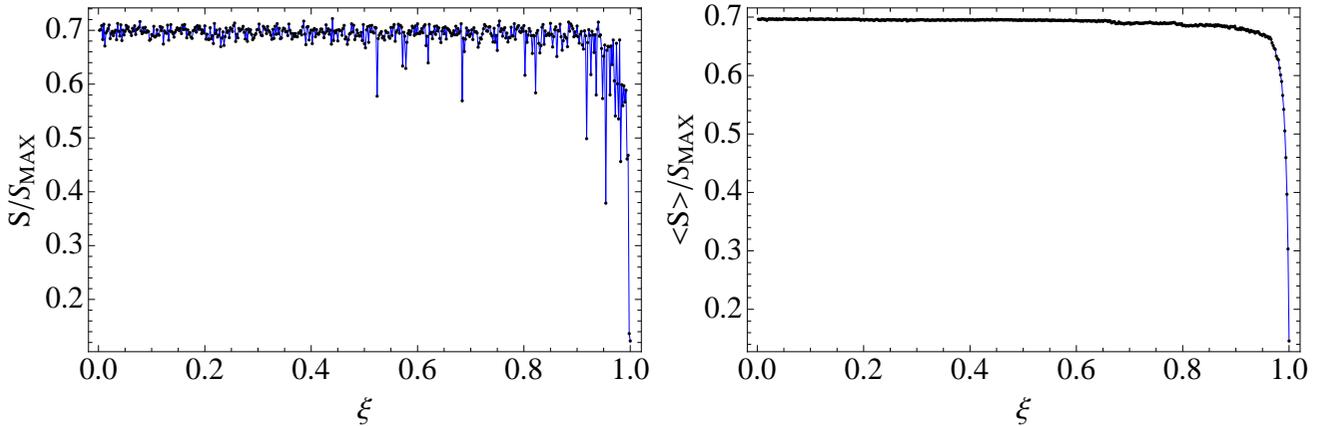


Figure 5: Entropy. (left) Entropy computed for a single value of ξ and one initial random condition. (right) Average entropy for 1000 random initial conditions. In all cases the number of collisions taken into account were $N = 3000$ and number of interval was $M = 100$.

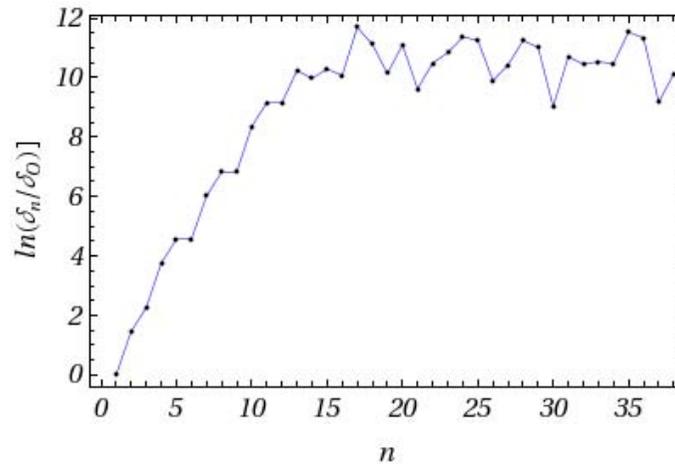


Figure 6: Lyapunov exponent saturation. This is a typical graphic obtained for a single value of the control parameter ($\xi = 0.9999$) and one random initial condition; 40 collisions are considered. For this particular situation the saturation occurs after the 13-th collision. The Lyapunov exponent is the slope of the non-saturated part.

conditions reach saturation after the same number of collisions. However, Fig. 7 captures an important feature of the billiard: as the half stadium appears over one side of the original equilateral triangle, then the Lyapunov exponent increases, indicating sensibility to the initial conditions, even for values of ξ close to one.

4 Quantum diamond-shaped billiard with rounded crown: Finite Difference Method Implementation

In previous section, the chaotic behaviour of the classical system was described in terms of the trajectories, the

lyapunov exponents and the entropy of the distribution of incident angles. In the quantum version of the problem, the signatures of chaos are described in terms of the spacing distribution between adjacent eigenvalues and through the scarring of wave functions. The eigenvalues and eigenfunctions of the Hamiltonian are typically calculated by using the *finite element method* (FEM) [33]. However, we prefer to use the finite difference method (FDM) to express the Hamiltonian as a matrix and then solve the resulting eigenvalue problem. The FDM is described in Appendix. In order to test the validity of the numerical results we compared them with the exact ones for the equilateral triangular billiard. The triangular billiard is integrable and

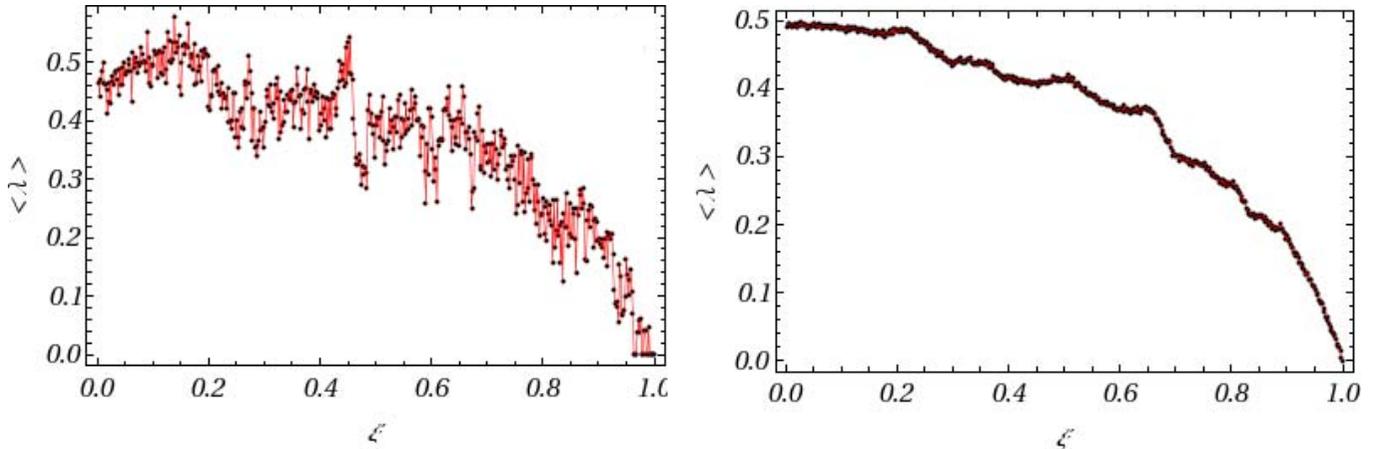


Figure 7: Averaged Lyapunov exponent. The number of random initial conditions used for each graph was (left) 10 and (right) 1000.

the expression for the energy levels is well known [35]

$$E_n = E_{pq} = \left(\frac{4\pi}{3}\right)^2 \left(\frac{\hbar^2}{2md_1^2}\right) (p^2 + q^2 - pq) \quad (15)$$

where d_1 is the edge length when $\xi = 1$, p and q are positive integers which satisfy $q \in [1, p/2]$. A comparison of the numerical and analytic energy levels is shown in Table 1. The relative error is small in all cases.

One advantage of the FDM lies in the fact that Hamiltonian is computed by the direct evaluation of the potential and some Kronecker deltas. As consequence, it is possible to build a Hamiltonian matrix with size 11000×11000 which in a personal computer (an i7 processor in our case) can be diagonalized with the Fortran Lapack package in less than 25 minutes. In order to check the accuracy of the results, a comparison with the *energy staircase function* $\mathcal{N}(E)$ with the Weyl-type formula was performed. $\mathcal{N}(E)$ gives the number of energy levels below the energy value E . $\mathcal{N}(E)$ is defined by

$$\mathcal{N}(E) := \sum_i \theta(E - E_i) \quad (16)$$

where $\theta(x)$ is the step function. The analytical result for a two-dimensional billiard with area A and perimeter P is given by [36, 37, 38, 39]

$$\mathcal{N}(E) = \frac{A}{4\pi} \left(\frac{2mE}{\hbar^2}\right) - \frac{P}{4\pi} \sqrt{\frac{2mE}{\hbar^2}} + o(E^{1/2}). \quad (17)$$

The Weyl formula is only valid in the semiclassical limit, i.e., for high energy levels. In Figure 9 we have superposed the numerical result of the energy staircase function with the one provided by (17). The agreement is very good for

energy values E such $E/E_1 < 500$ where E_1 is the ground state. The differences between the numerical results and the theoretical prediction for high energies is due to the use of a discrete Hamiltonian with finite dimension instead of the exact Hamiltonian which has infinite dimension. Then, it is not surprising that the discretization procedure is not able to describe properly wavefunctions for high energies. These states have very small wavelength oscillations. For this reason, to calculate the wavefunctions for large energy it is necessary to increase of the number of points of the mesh. The number of points taken in our mesh is ~ 11000 , as consequence, only the first ~ 200 computed states are reliable.

Other typical signature of chaos in quantum billiards is the scar identification in the semiclassical regime, i.e., for large values of energy. One of the most widely used method to scar identification is the *improved Heller's PWDM* (*Heller's plane wave decomposition method*) [40]. This method avoids the computation of the eigenvectors near to the ground state calculating directly the states with high quantum numbers. We used the finite difference method in order to diagonalize quantum DSRC billiard. Some of the first excited states of this billiard are shown in Fig. 8. These states are symmetric or antisymmetric with respect to the symmetry axis of the billiard. This ensures that the square of the wavefunctions is always symmetric with respect to this axis.

5 Quantum diamond-shaped billiard with rounded crown: level statistics

Several experiments with quantum hard wall billiards were performed in the nineties. One example is given by the mi-

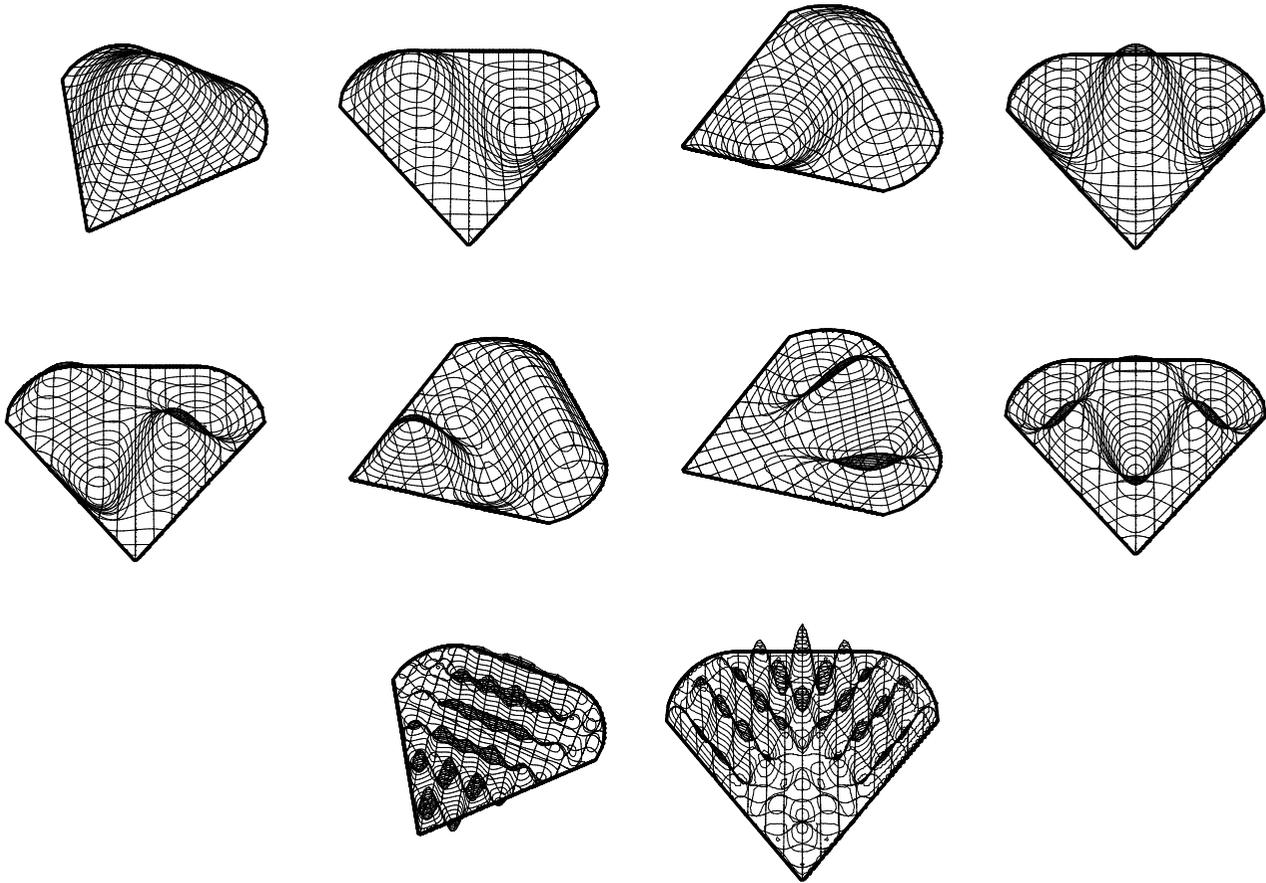


Figure 8: DSRC billiard wavefunctions. Here some eigenfunctions are plotted using the a grid with $Q = 4618$ inner points (see Fig. 18), and the control parameter was set as $\xi = 1$. We have set $m = 1$ and $\hbar = 1$.

crowave resonators, which use the equivalence between the stationary Schrödinger equation with the Helmholtz equation to study chaos in quantum billiards using electromagnetic waves [41]. Other devices used in the study of quantum chaos were the semiconductors billiards, which are essentially open quantum cavities that permit a current flow through two contact points. These systems are different from a quantum billiard, because the later is a completely closed system which confines the particle inside of it. However, if the size of the quantum open cavity is much smaller than the mean free path of the electrons, then the behaviour of both systems are similar. For example, they share the same energy level statistics and the scarring of the wavefunction [33]. For Hamiltonian systems such as the one described in this paper, the spacing distribution of the energy levels, $P(s)$, is a feature which characterize the spectrum of a system with regular or chaotic classical analogue. According to the *Bohigas-Giannoni-Schmit* conjecture [42] the spectra of a time-reversal-invariant system with classical chaotic counterpart follows a Gaussian

Orthogonal Ensemble (GOE) distribution. On the other hand, if the classical analogue is regular, the spectrum is characterized by a Poisson distribution (see Fig. 10). This conjecture has been tested in a variety of systems including billiards [1, 4, 5, 16, 7, 30].

The DSRC billiard has a mirror reflection symmetry axis. For this reason, there are two set of states each one related to a symmetry class. Lets name them for instance, odd and even eigenstates. The general expression of the nearest neighbour spacing distribution for a superposition of N independent spectra in the GOE statistics is given by [43]

$$P_{N \text{ GOE}}(s) = \frac{\partial^2}{\partial s^2} \left[\operatorname{erfc} \left(\frac{\sqrt{\pi} s}{2N} \right) \right]^N \quad (18)$$

where s is the energy spacing between nearest neighbour levels, and $\operatorname{erfc}(s)$ is the complementary error function. The spacing distribution for $N = 2$ is

$$P_{2 \text{ GOE}}(s) = \frac{1}{2} e^{-\frac{s^2 \pi}{8}} + \frac{\pi s}{8} e^{-\frac{s^2 \pi}{10}} \operatorname{erfc} \left(\frac{\sqrt{\pi} s}{4} \right). \quad (19)$$

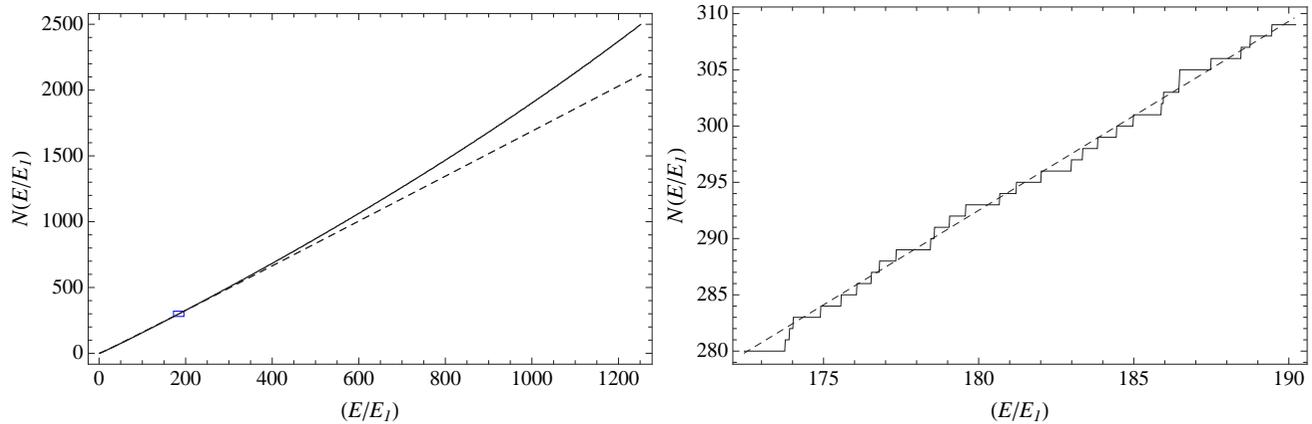


Figure 9: Spectral staircase function for the DSRC billiard. (left) Superposition of the numerical staircase energy staircase function (solid line), with the Weyl’s formula (dashed line). (right) A zoomed region corresponding to the blue rectangle of the graphic on the left side.

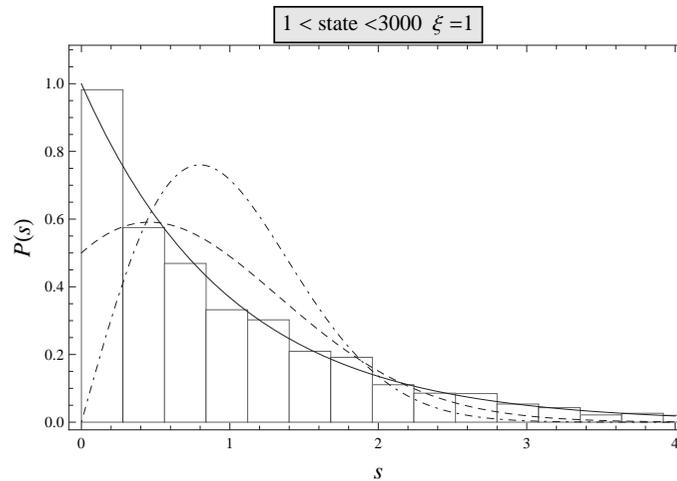


Figure 10: Nearest neighbor spacing distribution of the energy levels of the triangular billiard. The histogram was built using the analytic expression for the energy levels of the equilateral triangular billiard (see Eq. (15)). The level statistics is Poissonian (solid line) because the equilateral triangle billiard is regular. For the irregular case, the nearest neighbor spacing distribution will follow either a GOE2 distribution (dashed line) or a GOE distribution (dot dashed line) according to the billiard symmetries.

In Fig. 11 it is shown the nearest neighbour spacing distribution for the DSRC billiard which, as expected, is well fitted by the P_{2GOE} (GOE2) distribution. There are two ways to recover the GOE distribution: the first one is classify the energy levels according to the parity of the eigenstates and then build the corresponding histogram with one of these two sets. The disadvantage of this method is that only takes into account approximately the half of the energy levels computed. The second method consists in statistical study of the spectrum corresponding to the desymmetrized billiard. In this case the billiard is

desymmetrized by taking a half of it following the symmetry axis. As shown in Fig 12, the statistical behaviour of the energy levels obeys a GOE distribution.

Another important feature of quantum billiards with chaotic classical counterpart is the high concentration of the wavefunction amplitude along the classical periodic orbits. The phenomenon was initially observed by McDonald and Kaufman [44], and posteriorly in the Bunimovich billiard by Heller [45]. Heller called this phenomena a *scar*. The scarring of wavefunction does not appear in regular billiards such as the ones with rectangular, circular or equilateral triangle shapes. This phenomena is exclusive for billiards where their classical counterpart has chaotic

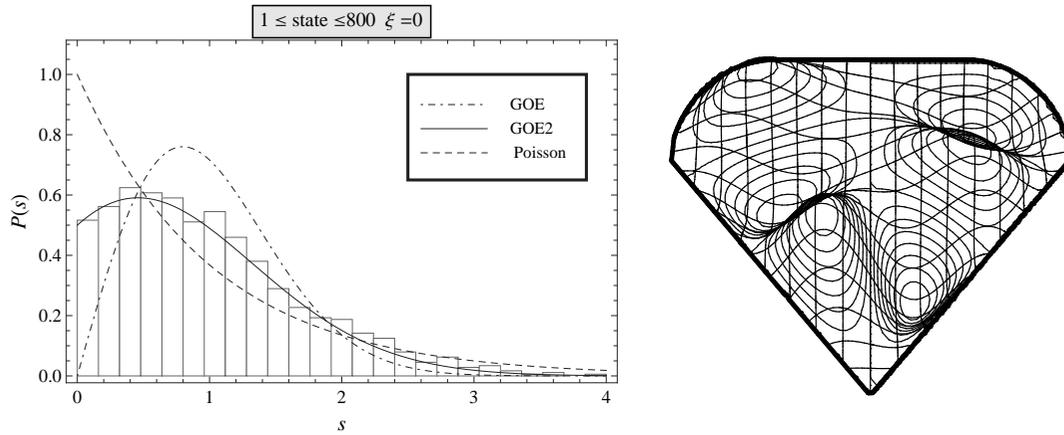


Figure 11: Nearest neighbor spacing distribution of the complete billiard. (left) The histogram of the level spacing distribution was built using the first 800 energy levels, the first one hundred states were not taken. The total number of energy levels computed using the finite difference method was $Q = 11026$. (right) Ninth state of the complete DSRC billiard.

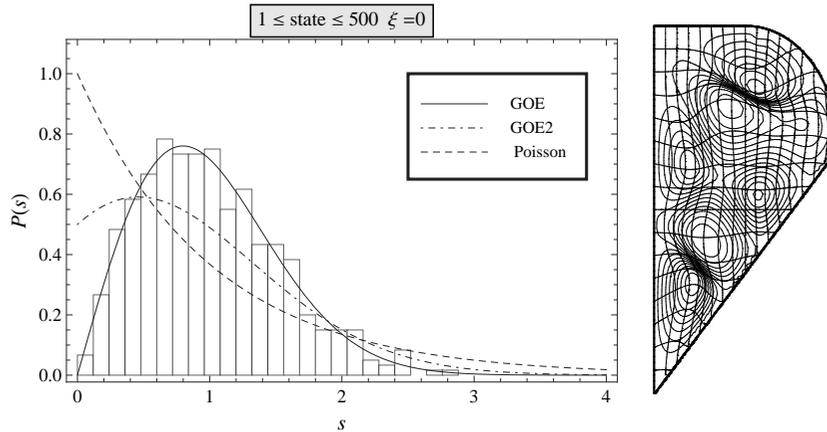


Figure 12: Nearest neighbor spacing distribution of the desymmetrized DSRC billiard. (left) The histogram of the level spacing distribution was built using the first 500 energy levels. The total of energy levels computed using the finite difference method was $Q = 11252$. (right) Ninth state of the desymmetrized DSRC billiard.

behaviour. As the quantum numbers are increased, we expect to recover the classical properties of the system, which is, in some sense, the idea behind the correspondence principle. In a classical chaotic billiard, a trajectory which evolves from an arbitrary initial condition tends to fill the whole billiard. As consequence, a typical wavefunction do not have a significant localization. This is the more common situation for the irregular billiards. Nonetheless, for the special case of an unstable periodic orbit, it is possible to find a high probability density underlying such classical trajectory. This can be intuitively understood at least in the semiclassical limit. Some scars and *bouncing ball states* are shown in Fig. 13. The bouncing ball states have a well defined momentum, but not position. Then we can associate a set of classical periodic orbits to a single

bouncing ball state. In contrast, a scar is related to a single unstable periodic orbit.

Example of scars are shown in Figs. 13-(a) and 13-(c). The stability of the orbits with lowest period is shown in Fig. 14.

6 Quantum diamond-shaped billiard with rounded crown: time evolution of the state vector

The time evolution of the state vector for quantum Hamiltonian systems is given by $|\Psi(t)\rangle = e^{-i\frac{\hat{H}t}{\hbar}} |\Psi(0)\rangle$. Ex-

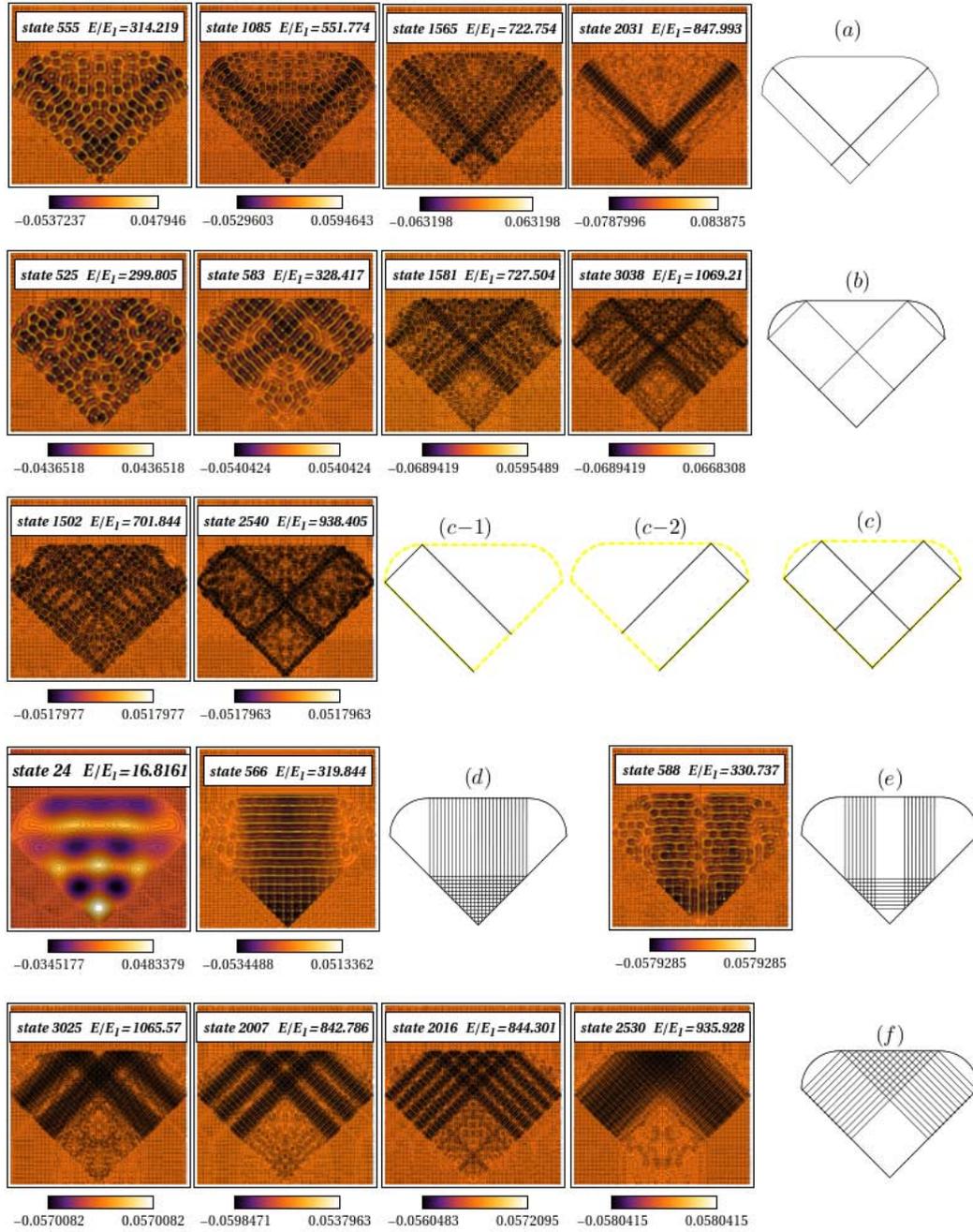


Figure 13: Some scarred wavefunctions and bouncing ball states of the DSRC billiard.

panding the state vector over the corresponding stationary states $|\Psi(\vec{r}, 0)\rangle = \sum_s c_s |\psi^{(s)}\rangle$, and taking the inner product with $\langle \vec{r} |$ it is possible to find

$$\langle \vec{r} | \Psi(t) \rangle_{\vec{r}=\vec{r}_u} = \Psi_u(t) = \sum_s c_s \exp\left(-\frac{iE_s t}{\hbar}\right) \psi_u^{(s)}.$$

The components c_s can be calculated in the usual way.

However, we prefer to use the lattice representation in order to calculate c_s in an easier way. Explicitly we found

$$c_s = \lim_{\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0} \sum_{u \in \mathcal{D}} \psi_u^{(s)} \Psi_u(0) \delta^2 \vec{r}. \quad (20)$$

Since the eigenvectors of the Hamiltonian matrix, given by Eq. (29), are real, then the complex conjugation has been dropped. For large values of Q , it is possible to calculate c_s from Eq. (6) ignoring the limit $\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0$. The

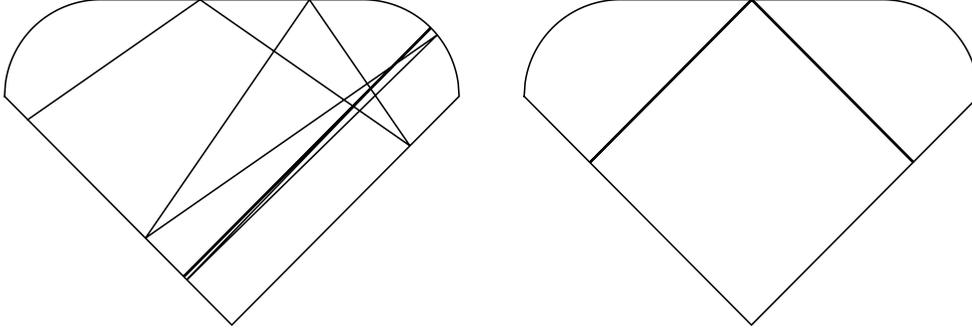


Figure 14: Orbits stability. (left) Unstable periodic orbit after 35 collisions, (right) stable periodic orbit after 1000 collisions.

same kind of approach can be used for the computation of the other expectation values. Using the index displacement transformations and central differences, the gradient evaluated at the point $u(i, j)$ can be expressed as

$$\left(\vec{\nabla}\Psi\right)_u = \frac{1}{2} \left(\frac{\Psi_{u^+}(t) - \Psi_{u^-}(t)}{\delta x}, \frac{\Psi_{u^+}(t) - \Psi_{u^-}(t)}{\delta y} \right), \quad (21)$$

then, the mean value for momentum takes the form

$$\langle \hat{p}(t) \rangle = \frac{\hbar}{i} \lim_{\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0} \sum_{u \in \mathcal{D}} \Psi_u(t)^* \left(\vec{\nabla}\Psi\right)_u \delta^2 \vec{r}. \quad (22)$$

The real and imaginary part of Eq. (6) are given by

$$\langle \hat{p}(t) \rangle = \hbar \lim_{\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0} \sum_{u \in \mathcal{D}} \left[\vec{\nabla}, \Psi \right]_u (t) \delta^2 \vec{r}$$

and

$$\lim_{\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0} \sum_{u \in \mathcal{D}} \left\{ \vec{\nabla}, \Psi \right\}_u (t) \delta^2 \vec{r} = 0 \quad (23)$$

respectively. In Eq. (23) the following expressions were used

$$\begin{aligned} \left[\vec{\nabla}, \Psi \right]_u (t) &:= \operatorname{Re} [\Psi_u(t)] \operatorname{Im} \left[\left(\vec{\nabla}\Psi\right)_u (t) \right] \\ &\quad - \operatorname{Im} [\Psi_u(t)] \operatorname{Re} \left[\left(\vec{\nabla}\Psi\right)_u (t) \right] \end{aligned}$$

and

$$\begin{aligned} \left\{ \vec{\nabla}, \Psi \right\}_u (t) &:= \operatorname{Re} [\Psi_u(t)] \operatorname{Re} \left[\left(\vec{\nabla}\Psi\right)_u (t) \right] \\ &\quad + \operatorname{Im} [\Psi_u(t)] \operatorname{Im} \left[\left(\vec{\nabla}\Psi\right)_u (t) \right]. \end{aligned}$$

The imaginary part of $\langle \hat{p}(t) \rangle$ is zero, then, we can use the second part of Eq. (23) to check the accuracy of the numerical solution. Similarly, for the mean value of the squared

momentum we find

$$\langle \hat{p}^2(t) \rangle = -\hbar^2 \lim_{\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0} \sum_{u \in \mathcal{D}} \left\{ \vec{\nabla}^2, \Psi \right\}_u (t) \delta^2 \vec{r} \quad (24)$$

with

$$\lim_{\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0} \sum_{u \in \mathcal{D}} \left[\vec{\nabla}^2, \Psi \right]_u (t) \delta^2 \vec{r} = 0$$

where the Laplacian at the point $u(i, j)$ is

$$\begin{aligned} \left(\vec{\nabla}^2\Psi\right)_u &= \frac{\Psi_{u^+}(t) + \Psi_{u^-}(t)}{\delta x^2} + \frac{\Psi_{u^+}(t) + \Psi_{u^-}(t)}{\delta y^2} \\ &\quad - 2(\delta x^{-2} + \delta y^{-2})\Psi_u(t). \end{aligned}$$

Finally, the average of an arbitrary function of the position $f(\hat{r})$ can be written as

$$\langle f(\hat{r}) \rangle (t) = \lim_{\delta^2 \vec{r} \rightarrow 0} \sum_{u \in \mathcal{D}} |\Psi_u(t)|^2 f_u. \quad (25)$$

The time evolution of the expectation values of position for a system prepared in a well localized initial state at $\vec{r}_o = (x_o, y_o)$ using a Gaussian wave packet

$$\langle \vec{r} | \Psi(0) \rangle = \frac{e^{-\frac{(x-x_o)^2}{4\sigma_x^2} - \frac{(y-y_o)^2}{4\sigma_y^2} + i(\kappa_x x + \kappa_y y)}}{2\pi\sigma_x\sigma_y} \quad (26)$$

is shown in Fig. 15. $\vec{\kappa} = (\kappa_x, \kappa_y)$ is the wave vector, σ_x and σ_y are the standard deviations along x and y , respectively. As shown in Fig. 16, the wavepacket is destroyed after few collisions. However, this is not a consequence of the chaotic behaviour of the classical counterpart of the system. This irregular dynamics can be attributed to the non-coherent preparation of the initial state. This can be checked in the time evolution of the uncertainty products. The system must be prepared in a coherent state in order to reduce the uncertainty products to their minimum value $\hbar/2$. Nevertheless, even for simple cases (such as a particle in a rectangular domain) we do not have an analytical expression for the coherent states.

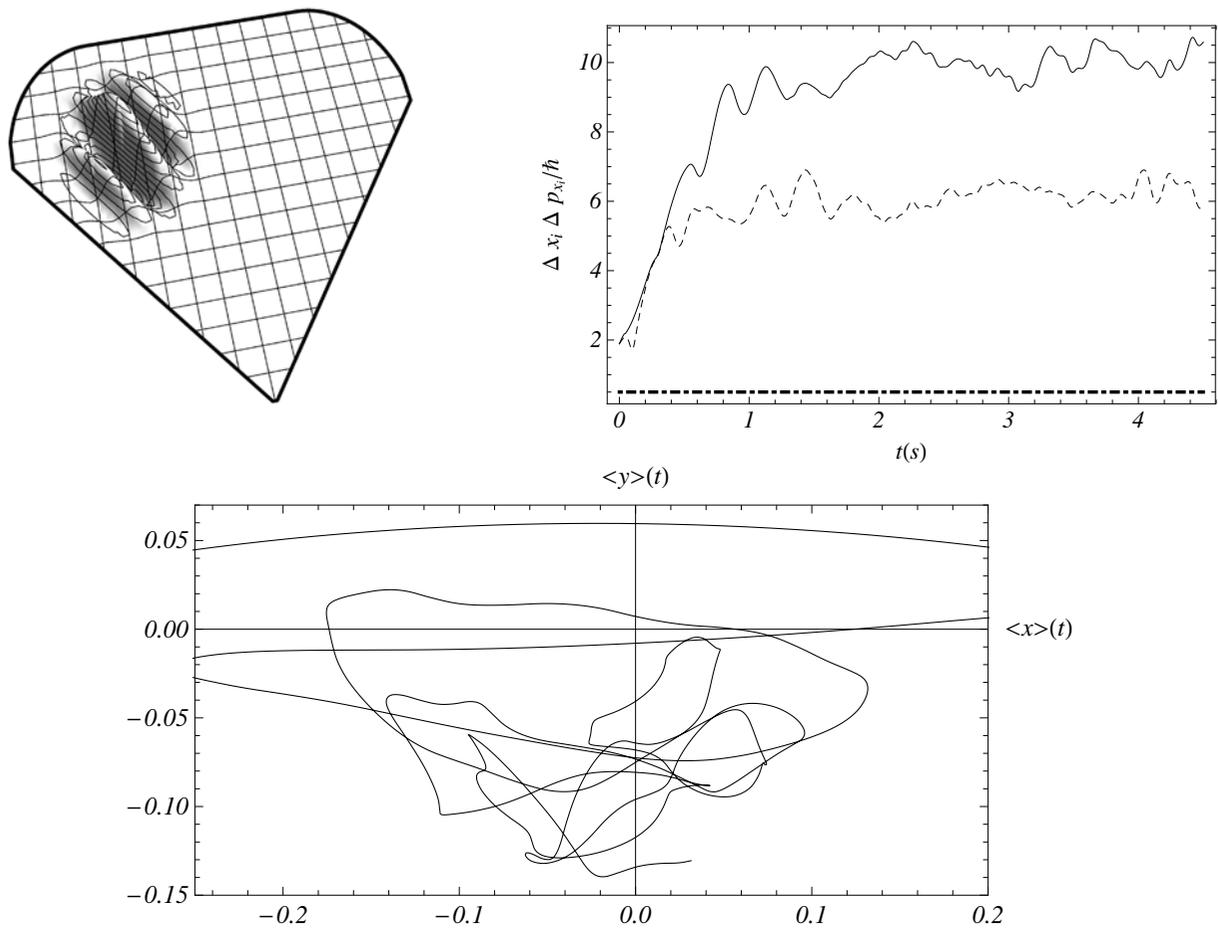


Figure 15: Gaussian wave packet evolution. (Top). (left) Initial state. (right) Uncertainty products: $\Delta x\Delta p_x$ (solid line) and $\Delta y\Delta p_y$ (dashed line). The dot dashed line is the minimum uncertainty value $\Delta x\Delta p_x = \hbar/2$ (dot-dashed line). (Bottom). Trajectory of the position operator expectation values.

Classically, the chaotic behaviour of a specific system often emerges from the nonlinear nature of the system. Nevertheless, the classical and quantum billiards are an exception to this rule because of the absence of nonlinear terms in the equations that govern the dynamical behaviour of them. Indeed, the difficulty for quantum chaos determination does not lie in this lack of nonlinearity. The problem resides in the difficulty to find a correspondence between the classical and quantum behaviour far from the classical limit when the classical system evolves chaotically. The question is not solved by simply showing that the system satisfy the Bohigas-Giannoni-Schmit conjecture because the nearest neighbor spacing distribution is just a semiclassical result. The analysis of the time evolution of the expectation value of the position operator is an alternative to study the correspondence between the classical and quantum systems in the irregular regime. However, this approach frequently is not successful because quantum

systems evolve in a non-coherent way when their classical counterparts are chaotic. For this reason sometimes the sensibility of quantum Hamiltonian systems is studied by perturbing the Hamiltonian instead of changing the initial state [46].

7 Concluding remarks

The classical and quantum DSRC billiard was studied through some quantities. In particular, we calculate the entropy, the Lyapunov exponent and some trajectories for the classical problem. The chaotic behaviour for the classical system emerges even for values of ξ close to one where the shape of the billiard is quite similar to an regular equilateral triangle. The entropy and the Lyapunov exponent grow when a half of stadium is introduced in one side of the triangular billiard. If the control parameter is set far

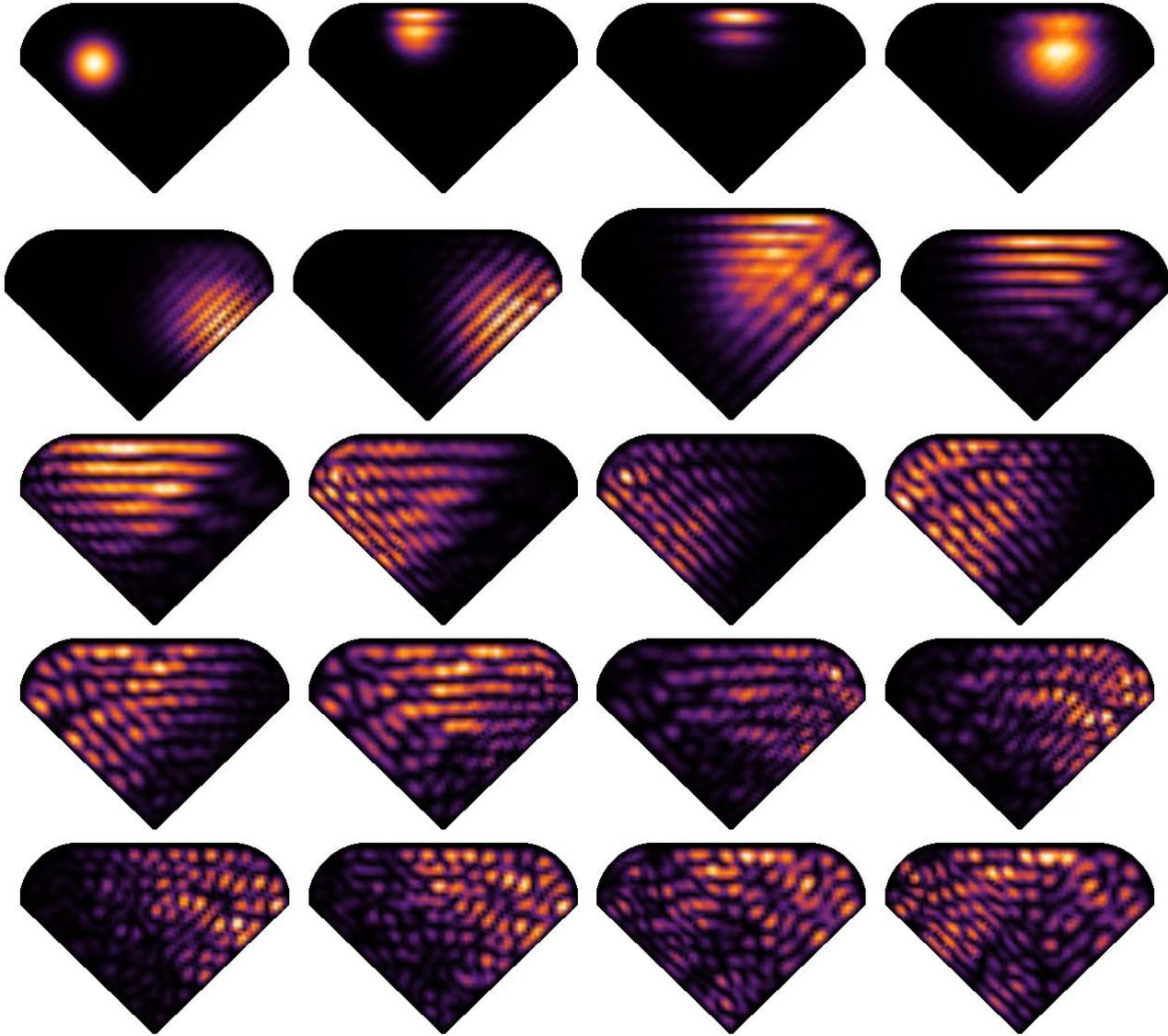


Figure 16: Probability density distribution of the billiard prepared in a Gaussian wave packet. The packet was initially placed in $\vec{r}_o = (-R, 0)$. The wave vector was pointed to $\pi/4$ rad respect the x -axis. Classically, the particle should describe the 4-periodic orbit shown in Fig. 14; nonetheless, after the second collision the corresponding state is highly delocalized. The particle tends to remain on a bouncing ball state after the second collision (see Fig. 13-(f)); however, the next collisions increase the delocalization and the evolution turns non-coherent.

enough from one, for example in the interval $0.8 \leq \xi \leq 1$, then the entropy practically is a 70% of S_{max} . This entropy value is relatively far from its maximum because the DSRC billiard does not have dispersive frontiers as other billiards, e.g. Sinai billiard. Nonetheless, it is enough to ensure a great irregularity in the classical trajectories.

The finite difference method provides an alternative approach to solve the quantum problem. The DSRC shape billiard has a mirror reflecting symmetry. Because of this, the energy levels split in two different symmetry classes according to the wavefunction parity. As consequence, $P(s)$

for the complete billiard is given by a GOE2 distribution. If DSRC billiard is desymmetrized, then the level statistics follows a GOE distribution. On the other hand, the classical behaviour is regular when the control parameter is set to one. Consequently, for $\xi = 1$ the distribution of energy levels is Poissonian for the quantum billiard. Therefore, the results are according to the Bohigas-Giannoni-Schmit conjecture.

We found scarred states in the quantum DSRC billiard, as well as bouncing ball states with their corresponding classical stable periodic orbits. These results agree with

those reported previously for other Hamiltonian systems. In the last section, a practical method to compute the time evolution of the state vector was described. This method uses the lattice discretization along with the finite difference approach.

Acknowledgments

This work was supported by ECOS NORD/COLCIENCIAS-MEN-ICETEX. D. L. González was supported by the Vicerrectoría de investigaciones de la Universidad del Valle and the NSF-MRSEC at the University of Maryland, Grant No. DMR05-20471.

Appendix: The finite difference method

For simplicity we start with a rectangular domain. The discretization of the domain is shown in Fig. 17-left. A point at the position \vec{r}_{ij} can be labelled in one of these ways, with pair (i, j) or by using a single index u . The second option is used in order to avoid the impractical use of four indices in the Hamiltonian matrix. It is easy to build a single-valued function $u = u(i, j)$ which maps the pair of indices (i, j) to the index u . We refer to this procedure as *first indexing*. The time independent Schrödinger equation is evaluated at the point $u(i, j)$ according to

$$-\frac{\hbar}{2m} \nabla^2 \psi(\vec{r}) \Big|_{u(i,j)} + V(\vec{r})\psi(\vec{r}) \Big|_{u(i,j)} = E \psi(\vec{r}) \Big|_{u(i,j)}. \tag{27}$$

As usual, the second derivatives of the Laplacian are evaluated using central differences [34]

$$\frac{\partial^2 \psi}{\partial x^2} \Big|_{u(i,j)} \approx \frac{1}{\delta x^2} [\psi_{u(i+1,j)} + \psi_{u(i-1,j)} - 2\psi_{u(i,j)}]$$

and

$$\frac{\partial^2 \psi}{\partial y^2} \Big|_{u(i,j)} \approx \frac{1}{\delta y^2} [\psi_{u(i,j+1)} + \psi_{u(i,j-1)} - 2\psi_{u(i,j)}].$$

The notation can be simplified defining

$$u^\pm = u(i(u) \pm 1, j(u)) \quad \text{and} \quad u_\pm = u(i(u), j(u) \pm 1). \tag{28}$$

Note that u^\pm and u_\pm give horizontal and vertical displacements from the point (i, j) on the lattice, respectively. Using this notation, Eq.(27) can be written as

$$\sum_{v \in \mathfrak{D}} H_{uv} \psi_v = E \psi_u$$

where H_{uv} is the discrete version of the Hamiltonian. Explicitly, H_{uv} is given by

$$H_{uv} = -\frac{\hbar^2}{2m} \left[\frac{\delta_{u^+,v} + \delta_{u^-,v}}{\delta x^2} + \frac{\delta_{u_+,v} + \delta_{u_-,v}}{\delta y^2} - 2\delta_{u,v}(\delta x^{-2} + \delta y^{-2}) \right] + V_u \delta_{u,v} \tag{29}$$

Note that repeated indices in the last term of Eq. (29) do not involve sum over them. For points along the boundary $\partial \mathfrak{D}$, we performed a *second indexing* (see Fig. 17-right). For these points, the eigenvalue equation can be written as

$$\sum_{v \in \mathfrak{D}} H_{uv} \psi_v = \sum_{\beta=1}^{Q=M' \times N'} H_{u(\alpha)v(\beta)} \psi_{v(\beta)} = E \psi_{u(\alpha)}. \tag{30}$$

The eigenvalues and eigenvectors of the Hamiltonian $H_{\alpha\beta}$ are obtained numerically. Commonly, the packages of matrix diagonalization arrange the eigenvectors in a matrix, let us call it $M_{\alpha\beta}$ with $\alpha, \beta = 1, \dots, Q$. If the eigenvectors are arranged in the columns of such matrix, then the state s evaluated at the point α is $\psi_\alpha^{(s)} = M_{\alpha s}$ with $(s = 1, 2, \dots, Q)$. In order to return to the initial labelling we write $\psi_{ij}^{(s)} = M_{\alpha(i,j),s}$ if $\vec{r}_{ij} \in \mathfrak{D}$, 0, otherwise. The generalization to billiards with different shapes does not represent considerable difficulties. It is possible to place the boundary of the billiard over a rectangular grid and take into account only the points inside of $\partial \mathfrak{D}$. After the identification of the boundary points, the inner points (say Q inner points) are enumerated first ($u = 1, 2, \dots, Q$). Once this procedure is accomplished, the points along the boundary are enumerated. Some grids with different values of Q for the DSRC billiard are shown in Fig. 18.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

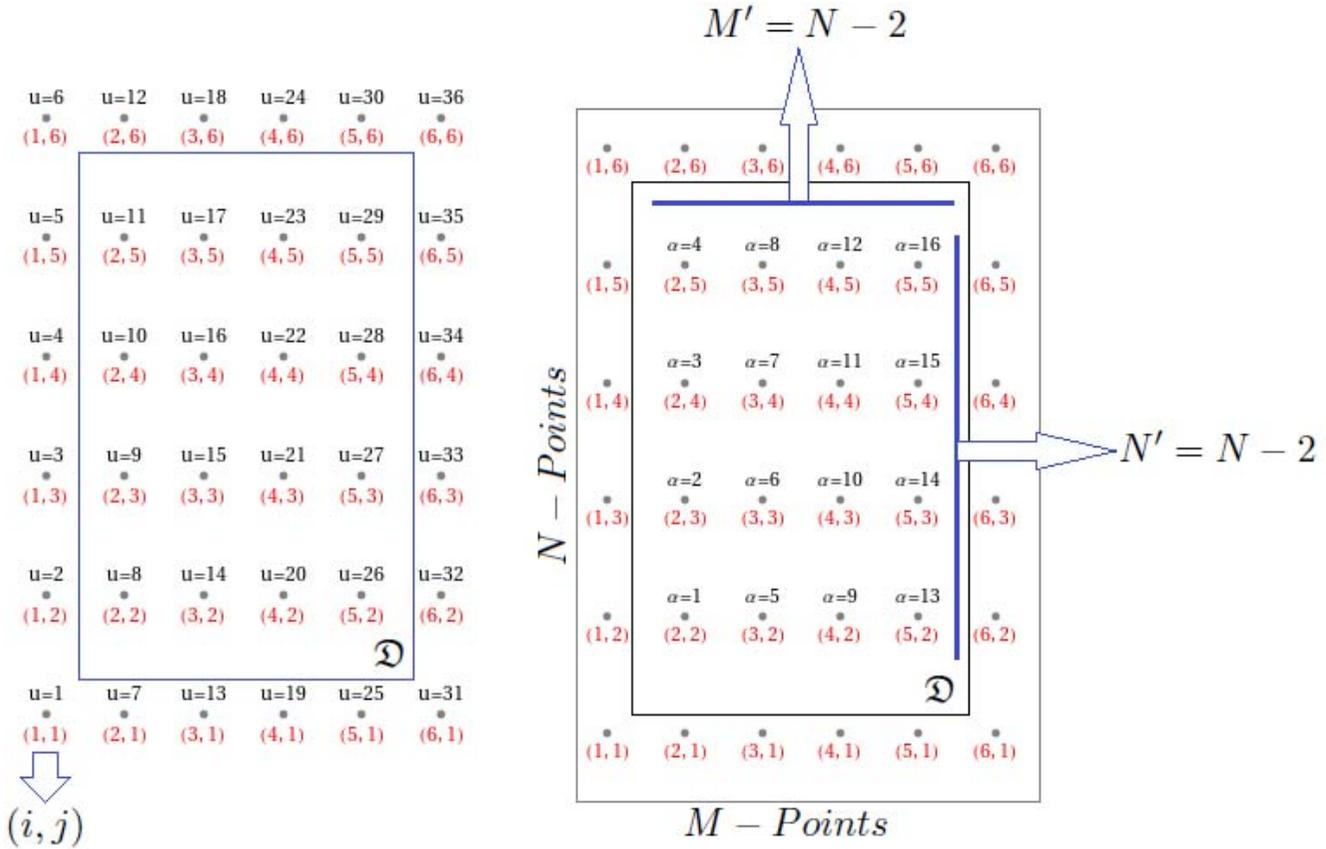


Figure 17: First and second indexing. (left) The domain is discretized in a rectangular lattice of $M \times N$ points including the boundary (the points out the solid rectangle). Each point (i, j) is labelled by the single index u . (right) Here only the inner points are indexed, we build the map $\alpha = \alpha(i, j)$, inversely the pair (i, j) is obtained by $i = i_2(\alpha)$ and $j = j_2(\alpha)$. The points of the two indexing are related by $u = u(i, j) = u(i_2(\alpha), j_2(\alpha))$. The total number of inner points is $Q = M' \times N'$

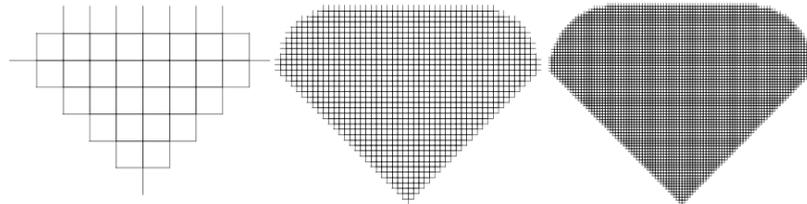


Figure 18: The grid. As the density of points is incremented, the mesh is better adjusted to the geometry of the billiard. Some grids for $\xi = 0$ are shown, the number of inner points are: (left) $Q = 32$, (center) $Q = 1108$ and (right) $Q = 4618$.

References

[1] **B. Dietz, T. Friedrich, M. Miski-Oglu, A. Richter, and F. Schfer.** (2007) Spectral properties of Bunimovich mushroom billiards. *Phys. Rev. E*, 75, 035203.

[2] **B. Dietz, T. Friedrich, M. Miski-Oglu, A. Richter, T. H. Seligman, and K. Zapfe.** (2006). Nonperiodic echoes from mushroom billiard hats. *Phys. Rev. E*, 74, 056207.

[3] **T. Miyaguchi.** (2007). Escape time statistics for mushroom billiards. *Phys. Rev. E*, 75, 066215.

[4] **F. M. de Aguiar.** (2008). Quantum properties of irrational triangular billiards *Phys. Rev. E*, 77, 036201.

- [5] **T. Araújo Lima, S. Rodríguez-Pérez, and F. M. de Aguiar.** (2013). Ergodicity and quantum correlations in irrational triangular billiards. *Phys. Rev. E*, 87, 062902.
- [6] **T. Araújo Lima and F. M. de Aguiar.** (2015). Classical billiards and quantum fluids. *Phys. Rev. E*, 91, 012923.
- [7] **V. Lopac, I. Mrkonjić and D. Radić.** (1999) Electron energy level statistics in graphene quantum dots. *Phys. Rev. E*, 59, 303.
- [8] **V. Lopac and A. Šimić.** (2011). Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, Vol. 16, Issue 1
- [9] **V. Lopac, I. Mrkonjić and D. Radić.** (2001). Recurrence of particles in static and time varying oval billiards. *Phys. Rev. E*, 64, 016214.
- [10] **V. Lopac, I. Mrkonjić and D. Radić.** (2002). *Phys. Rev. E*, 66, 036202.
- [11] **J. Chen, L. Mohr, Hong-Kun Zhang and Pengfei Zhang.** (2013). *Chaos*, 23, 043137.
- [12] **M. Sieber and F. Steiner.** (1990). *Physica D. Classical and quantum mechanics of a strongly chaotic billiard system.* 44.
- [13] **S. Ree and L. E. Reichl.** (1999). *Phys. Rev. E*, 60, 1607.
- [14] **T. Szeredi and D. A. Goodings.** (1993). Classical and quantum chaos of the wedge billiard. II. Quantum mechanics and quantization rules. *Phys. Rev. E*, 48, 3529.
- [15] **T. Szeredi and D. A. Goodings.** (1993). Classical and quantum chaos of the wedge billiard. I. Classical mechanics. *Phys. Rev. E* 48, 3518.
- [16] **A. Bäcker, F. Steiner, and P. Stifter.** (1995). *Phys. Rev. E* 52, 2463.
- [17] **Wenjun Li, L. E. Reichl, and Biao Wu.** (2002). Quantum chaos in a ripple billiard. *Phys. Rev. E* 65, 056220.
- [18] **A. Kudrolli, S. Sridhar, Akhilesh Pandey and Ramakrishna Ramaswamy.** (1994). Signatures of chaos in quantum billiards: Microwave experiments. *Phys. Rev. E* 49, R11(R)
- [19] **S. Hemmady, J. Hart, X. Zheng, T. Antonsen, E. Ott and S. Anlage.** (2006). *Phys. Rev. B*, 74, 195326.
- [20] **S. Schlunk, M. d'Arcy, S. Gardiner, D. Cassettari, R. Godun, and G. Summy.** (2003). *Phys. Rev. Lett.*, 90, 054101.
- [21] **Y. H. Kim, M. Barth, H.J. Stöckmann.** (2002), and J. P. Bird. *Phys. Rev. B*, 65, 165317.
- [22] **L. Sirko and P. M. Koch.** (1996). *Phys. Rev. E* 54, R21(R).
- [23] **K. F. Berggren and Z. Li Ji.** (1996). *Chaos*, 6, 543.
- [24] **A. Kudrolli, V. Kidambi, and S. Sridhar.** (1995). *Phys. Rev. Lett.*, 75, 822.
- [25] **S. Deus, P. Koch, and L. Sirko.** (1995). *Phys. Rev. E*, 52, 1146.
- [26] **T. Prosen and M. Robnik.** (1993). *J. Phys. A: Math. Gen.*, 26.
- [27] **O. Bohigas, M.J. Giannoni and C. Schmit.** (1981). *Phys. Rev. Lett.*, 52.
- [28] **T.A. Brody.** (1973). *Lett. Nuovo Cimento*, 7 .
- [29] **G. Cassati and T. Prosen.** (1999). *Physica D*, 131.
- [30] **V. Andreev, O. Agam, B. D. Simons, and B. L. Altshuler.** (1996). *Quantum Chaos*, *Phys. Rev. Lett.* 76, 3947.
- [31] **M. L. Mehta.** (2004). *Random Matrices*, Academic Press, 2d Ed.
- [32] **F. Haake.** (2010). *Quantum Signatures of Chaos*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 3rd Ed.
- [33] **R. Akis and D. K. Ferry,** (1998). *Wave Function Scarring Effects in Open Ballistic Quantum Cavities*, *VLSI Design*, 8, 307.
- [34] **R. Garg.** (2008). *Analytical and Computational Methods in Electromagnetics*, Artech House.
- [35] **M. Brack, R. Bhaduri.** (1997). *Semiclassical Physics*, Addison-Wesley Publishing Company.
- [36] **H. Weyl, Göttingen Nach.** (1911). 110.
- [37] **H. Weyl.** (1946). *The Classical Groups: Their Invariants and Representations*, Princeton university press
- [38] **M. Kac .** (1966). Can One Hear the Shape of a Drum?, *Amer. Math. Month.* 73, 1
- [39] **R. W. Robinett.** (2003). Quantum mechanics of the two-dimensional circular billiard plus baffle system and half-integral angular momentum, *Eur. J. Phys.* 24, 231-243

- [40] **B. Li and B. Hu.** (1998). Statistical Analysis of Scars in Stadium Billiard. *J. Phys. A: Math. Gen.* 31, 483.
- [41] **H. J. Stockman and D. K. Ferry.** (2006). Chaos in Microwave resonators, *Séminaire Poincaré IX*, 1
- [42] **O. Bohigas, M. J. Giannoni, and C. Schmit.** (1984) Characterization of Chaotic Quantum Spectra and Universality of Level Fluctuation Laws, *Phys. Rev. Lett.* 52, 14.
- [43] **I. Kosztin and K. Schulten.** (1997). Boundary Integral Method for Stationary States of Two-Dimensional Quantum Systems, *Int. J. Mod. Phys. C* 8, 293-325.
- [44] **S. W. McDonald and A. N. Kaufman.** (1979). Spectrum and eigenfunctions for a hamiltonian with stochastic trajectories, *Phys. Rev. Lett.* 42, 1189.
- [45] **E. J. Heller.** (1984) .Bound-State Eigenfunctions of Classically Chaotic Hamiltonian Systems: Scars of Periodic Orbits. *Phys. Rev. Lett.* 53, 1515.
- [46] **D. A. Wisniacki, E. G. Vergini, H. M. Pastawski, and F. M. Cucchietti.** (2002). Sensitivity to perturbations in a quantum chaotic billiard, *Phys. Rev. E* 65, 055206(R).

Producción de carbón activado mediante métodos físicos a partir de carbón de El Cerrejón y su aplicación en el tratamiento de aguas residuales provenientes de tintorerías

José Rincón^{1,*}, Sonia Rincón², Pedro Guevara¹, Daniel Ballén¹, Juan Camilo Morales¹, Néstor Monroy³

¹ Grupo del Centro de Desarrollo Industrial, TECSOL, Industrias TECSOL LTDA., Bogotá, Colombia

² Grupo de Investigación en Biomasa y Optimización Térmica de Procesos, BIOT, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

³ Cerrejón, Bogotá, Colombia

Resumen

Se hizo la activación física de carbones provenientes de El Cerrejón con el fin de evaluar distintas condiciones de activación para obtener carbones activados con distintas propiedades de interés. Estos se caracterizaron utilizando los índices de yodo y de azul de metileno (ASTM D 4607, NTC 4467). Se encontró que el carbón activado obtenido por activación física presentaba una capacidad de adsorción de colorantes de hasta un 70% y, por ende, podía aplicarse en el tratamiento de aguas industriales contaminadas con colorantes utilizados en la industria textil.

Palabras clave: carbón activado, activación física, remediación, colorantes industriales.

Activated carbon production by physical methods using El Cerrejón coal and its application to waste water treatment from textile industries

Abstract

Physical activation of El Cerrejón coal was performed to evaluate different activation conditions and obtain active carbons with different properties. These activated carbons were characterized using the iodine and methylene blue indexes (ASTM D 4607, NTC 4467). We found that the activated carbon obtained by physical activation was able to remove up to 70% of dyes and that it had a good potential to be used in the treatment of industrial waters contaminated with dyes from the textile industry.

Key words: Coal, activated coal, physical activation, remediation, industrial dyes.

Introducción

El término de carbón activado se utiliza ampliamente para describir distintos tipos de materiales carbonáceos que poseen una gran área superficial y porosidad, así como grupos funcionales específicos (Urbe, *et al.*, 2008). Estas propiedades dependen de las características del material de partida y de las condiciones de activación a las que sea sometido, con lo cual se puede variar el tamaño del poro y el área superficial para que responda a necesidades tecnológicas específicas (Zapata, *et al.*, 2005; Polanía, *et al.*, 1989; López & Ayuso, 2001).

La producción de carbón activado se hace mediante la activación física o química; el objetivo de este proceso es transformar el material carbonáceo en un material altamente adsorbente como resultado del incremento de la porosidad interna y del desarrollo de grupos funcionales específicos (López & Ayuso, 2001). La estructura del carbón se ataca químicamente con un agente activante que reacciona con

carbóns activos y genera reacciones de gasificación. Estas reacciones se llevan a cabo a temperaturas comprendidas entre los 700 y los 1.000 °C dependiendo de si se trata de una activación química o física (López & Ayuso, 2001; Rincón, *et al.*, 1993).

En la activación física el agente activante más común es el vapor de agua, mientras que en la activación química se utilizan distintos agentes oxidantes y deshidratantes tales como el ácido sulfúrico, el ácido fosfórico y el hidróxido de potasio, entre otros.

Colombia es el país con mayor producción de carbón mineral en América Latina; tiene carbón térmico en el norte, cerca del mar Caribe, y carbón coquizable en la región

*Correspondencia:

José Rincón, joserinconmartinez@gmail.com

Recibido: 15 de octubre de 2014

Aceptado: 13 de mayo de 15

central (**Ministerio de Minas y Energía de Colombia**, 2005). Normalmente, el carbón coquizable bajo en cenizas se emplea en la producción de carbón activado (**López & Ayuso**, 2001; **Zapata, et al.**, 2005). Sin embargo, el contenido intrínseco de cenizas de este tipo de carbón en Colombia es mayor al 5 % (**Ministerio de Minas y Energía de Colombia**, 2005), lo cual es alto para la producción de carbón activado.

El carbón de El Cerrejón es un carbón térmico de estructura abierta y algunos de sus carbones poseen un contenido de cenizas inferior al 4 %, lo que lo convierte en un buen material para utilizarlo en la producción de carbón activado mesoporoso mediante la activación física, con rendimientos económicamente aceptables. El carbón activado mesoporoso es adecuado para el tratamiento de aguas residuales industriales y municipales (**Red Iberoamericana de Potabilización y Depuración del Agua, CYTED**, 2002).

La adsorción física es una de las metodologías más prometedoras en el tratamiento de aguas residuales (**Attouti, et al.**, 2013). Debido a su gran área superficial, su capacidad de adsorción y su relativa facilidad de regeneración, en la actualidad el carbón activado se considera como un adsorbente universal para la eliminación de contaminantes tales como tintes y metales pesados. Por este motivo, materiales como el carbón activado se emplean en la remoción de agentes contaminantes presentes en el agua mediante su uso en filtros (**Attouti, et al.**, 2013). Existen otros métodos de tratamiento de este tipo de residuos, como la coagulación, la floculación, la ozonización, la filtración con membrana, el intercambio iónico y el tratamiento biológico, pero son muy costosos (**Palanivel, et al.**, 2012). En el presente trabajo se evaluó la capacidad de remoción de colorantes industriales de carbones activados producidos a partir de un material económico como el carbón de El Cerrejón.

Materiales y métodos

Materiales

Se empleó carbón lavado de El Cerrejón cuyo análisis próximo reveló las siguientes características: porcentaje de cenizas: 2,98; porcentaje de humedad: 14,72 y poder calorífico: 11.824 BTU/lb; el análisis último dio un porcentaje de carbono de 66,39, un porcentaje de hidrógeno de 4,56, un porcentaje de azufre de 0,57, uno de nitrógeno de 1,39, uno de cloro de 0,05 y uno de oxígeno de 9,39.

Las muestras de carbón suministradas por El Cerrejón se molieron y pulverizaron en un molino de pines. Todo el material pulverizado se pasó por una malla 60 y la fracción que se encontró entre la malla 60 y la 100 (41 %), se utilizó para la obtención de carbón activado mediante métodos físicos. El resto del material pulverizado, es decir la fracción menor a una malla 100 (59 %), no se utilizó.

Equipos

A continuación se describen los equipos empleados en el proceso de carbonización y activación.

Horno de carbonización. Se utilizó un horno vertical consistente en una resistencia de tipo mufla, con potencia de 4,8 kW, instalada en el interior de un horno cilíndrico de 10 cm de cavidad central y 25 cm de profundidad, en la cual se colocó la retorta con el material para carbonizar. La retorta se construyó en acero inoxidable 304 y sus dimensiones principales fueron de 20 cm de largo y 10 cm de diámetro, con una capacidad de proceso de 100 gramos de carbón. La carcasa externa consistió en una lámina HR galvanizada de calibre 12. El horno contaba con un sistema automático de control de temperatura que permitió programar la rampa de calentamiento. La temperatura de operación alcanzó los 850 °C.

Horno de activación física. Se construyó un horno rotatorio horizontal consistente en una resistencia de tipo mufla de 4,8 kW y 35 cm de largo y 10 cm de diámetro interno. La resistencia se aisló mediante una capa de cemento refractario de 10 cm de espesor, y en el interior se colocó la retorta, también elaborada en acero inoxidable.

Generador de vapor. Este equipo consta de un generador de vapor y un recalentador. El generador de vapor es un depósito de 20 litros en acero inoxidable, aislado con fibra de vidrio y equipado con un sistema de calentamiento mediante una resistencia sumergida de 1 kW, un visor de nivel, un sistema de control de calentamiento, una válvula de seguridad y una de control de flujo. El vapor generado pasa directamente al recalentador, en el cual se puede elevar la temperatura hasta 900 °C según el programa experimental, para así alimentar el horno de activación.

Metodología

Los procedimientos empleados para la obtención de carbón activado y su caracterización se describen a continuación.

Producción de carbón activado

Carbonización de las muestras de El Cerrejón: la carbonización se llevó a cabo en el horno descrito anteriormente. La retorta se llenó con 150 g de la muestra y se calentó a razón de 10 °C/min hasta alcanzar la temperatura de carbonización, en la cual se mantuvo durante un tiempo de residencia de dos horas; al cabo de este tiempo se apagó el horno y se dejó que la temperatura descendiera a temperatura ambiente.

Activación física: se tomaron muestras de 10,0 g del producto carbonizado, se las introdujo en el horno rotatorio y se las sometió a un precalentamiento en atmósfera de nitrógeno a razón de 10 °C/min hasta alcanzar la temperatura de activación (700-900 °C). Posteriormente, se cambió el gas nitrógeno por el gas de activación y el vapor de agua, y se dejó un tiempo de residencia que fluctuó entre una y

tres horas según el programa de activación. Pasado este tiempo, se cortó el flujo del vapor de agua y se permitió el paso del nitrógeno. Se apagó el horno y se dejó que la muestra alcanzara la temperatura ambiente. Estos ensayos se reprodujeron exitosamente en una planta piloto con una capacidad de producción de 200 kg/día (Rincón, *et al.*, 2014).

Tratamiento de aguas de tintorería con carbón activado físicamente

Las muestras de aguas residuales fueron suministradas por una tintorería de la zona industrial de Bogotá. Para evaluar la capacidad de remoción de los colorantes utilizados se llevaron a cabo los siguientes procedimientos.

Curvas de calibración: se construyeron las curvas de calibración (adsorción Vs. concentración colorante) en un rango de concentraciones de 1 a 100 ppm de cada uno de los colorantes evaluados.

Efecto del tiempo de contacto: para determinar el efecto del tiempo de contacto se colocaron 25 ml de una solución de 100 ppm de distintos colorantes utilizados en la industria (rojo directo, amarillo directo y azul brillante, y el azul de metileno como patrón). Estas soluciones se pusieron en contacto con 25 mg de carbón activado y se mantuvieron en agitación constante. Transcurridos diferentes tiempos de residencia, las muestras se filtraron e inmediatamente se leyó su adsorción y se determinó la cantidad de colorante removido.

Isotermas de adsorción: para realizar las isotermas de adsorción variando la relación de carbón y contaminante, se tomaron 25 ml de la solución de cada uno de los colorantes con una concentración de 100 ppm y se los puso en contacto con diferentes cantidades de carbón activado. Transcurrido el tiempo óptimo de contacto para cada uno de los colorantes (60 minutos), la muestra se filtró e inmediatamente se determinó la concentración remanente de colorante mediante su adsorción.

Resultados y discusión

Activación física

Los resultados de la activación se muestran en la tabla 1. En las condiciones experimentales de los ensayos llevados a cabo, los mayores índices de azul de metileno se obtuvieron con un mayor tiempo de residencia (tres horas). Este comportamiento también se vio afectado por la temperatura de activación, pues a mayor temperatura mayor índice de azul de metileno, lo que demostró que hubo incremento en el tamaño de poro debido a que la temperatura afecta directamente la cinética de reacción.

En la tabla 1 se presentan los índices de yodo y azul de metileno en distintas condiciones (tiempo de residencia y temperatura de activación). El índice de azul de metileno se registra en mg adsorbidos por gramo de carbón activado.

Tabla 1. Índices de yodo y azul de metileno para distintas muestras de carbón activado

Muestra	Número de yodo	Índice de azul de metileno
1 ^a CA700 ^b	38	0,0
2CA700	270	0,0
3CA700	188	0,0
1CA750	377	0,0
2CA750	542	1,0
3CA750	1034	6,0
1CA800	427	0,0
2CA800	583	0,5
3CA800	837	1,0
1CA850	431	0,0
2CA850	882	2,5
3CA850	849	1,0
1CA900	714	1,0
2CA900	762	1,0
3CA900	858	10,0

^a Tiempo de activación en horas

^b Temperatura de activación en °C

La preselección del carbón activado para su utilización como adsorbente de colorantes provenientes de aguas residuales industriales, se hace teniendo en cuenta dos parámetros: el índice de yodo y el índice de azul de metileno.

El índice de yodo es una medida indirecta de la microporosidad, en tanto que el índice de azul de metileno revela tamaños mayores de poro desarrollados durante la activación. Al comparar las diferentes estructuras químicas de los colorantes industriales con la molécula de azul de metileno (Figura 1), se dedujo que el volumen molecular del azul de metileno era menor que el de los colorantes industriales; las muestras de carbón activado seleccionadas para las pruebas de remoción de colorantes industriales en solución fueron aquellas con mayores valores en el índice de azul de metileno, razón por la cual se escogió el carbón 3CA900.

Curvas de calibración

En la tabla 2 se presentan las ecuaciones y los coeficientes de correlación obtenidos para los diferentes colorantes, los cuales muestran linealidad y cumplen con la ley de Lambert-Beer en el rango de concentraciones evaluado.

Efecto del tiempo de contacto

La figura 2 muestra la gráfica de isotermas del tiempo de contacto para las distintas soluciones. Se observó que el azul de metileno se removió de la solución en un 97 % durante los primeros cinco minutos; también se observó que al cabo de

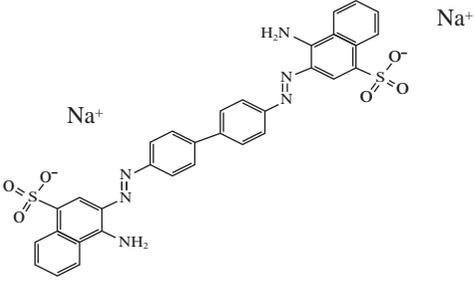
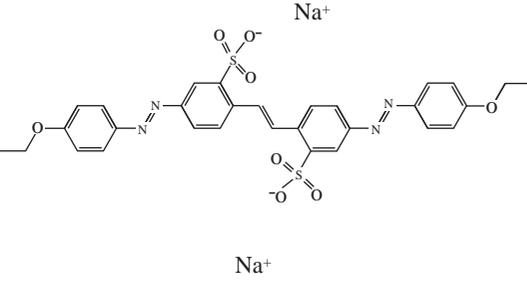
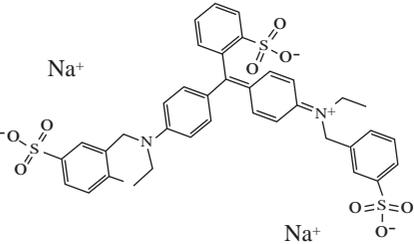
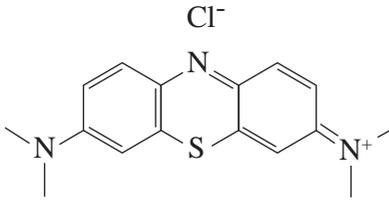
Directo rojo 28	Directo amarillo 12
	
Fórmula molecular: $C_{32}H_{22}N_6Na_2O_6S_2$ Peso molecular: 696,66 g/mol	Fórmula molecular: $C_{30}H_{26}N_4Na_2O_8S_2$ Peso molecular: 680,66 g/mol
Azul brillante FCP	Azul de metileno
	
Fórmula molecular: $C_{37}H_{34}N_2Na_2O_9S_3$ Peso molecular: 792,85 g/mol	Fórmula molecular: $C_{16}H_{18}ClN_3S$ Peso molecular: 319,85 g/mol

Figura 1. Características de los tamaños moleculares de los colorantes industriales y el azul de metileno

Tabla 2. Curvas de calibración para los distintos colorantes (coeficientes de correlación y ecuaciones)

Colorante	Ecuación de la curva de calibración (Abs/ppm)	R ²
Directo rojo	Y=0,0111x	0,9998
Directo amarillo	Y=0,0114x	0,9999
Azul brillante	Y=0,0118x	0,9993
Azul de metileno	Y=0,0126x	0,9971

20 minutos los colorantes industriales se removieron hasta en un 70 %. Estos resultados tienen implicaciones importantes para la remediación ambiental, ya que los colorantes industriales son contaminantes recalcitrantes y la mayoría de las aguas provenientes del sector textil en Colombia no se somete a ningún tipo de tratamiento antes de verterse a los ríos.

Transcurridos 60 minutos del ensayo, el porcentaje de remoción de azul brillante FCP fue cercano al 90 % (Figura 2), mientras que en trabajos similares (Palanivel, *et al.*, 2012; Attouti, *et al.*, 2013), se han obtenido tiempos de contacto mayores utilizando colorantes con menor peso molecular.

Se ha reportado, en particular, la capacidad de remoción de colorantes industriales mediante carbón activado obtenido a partir de biomasa (Palanivel, *et al.*, 2012) y utilizando el colorante azul brillante de Remazol R (RBBR), un colorante industrial de estructura similar al FCP que posee un peso molecular inferior, con un porcentaje de remoción del 62 % después de 60 minutos de tratamiento; solo después de 200 minutos se alcanzó el 90 % de remoción.

Isotermas de adsorción

La figura 2 muestra que la capacidad de remoción de los colorantes industriales fue menor con respecto al azul de metileno, el cual posee un menor tamaño molecular y mayor afinidad por el agente adsorbente (carbón activado).

También se observó que con un tiempo de adsorción de 60 minutos y empleando 2 gramos de carbón en 200 ml fue posible eliminar por completo los colorantes amarillo y rojo directo, mientras que para el azul brillante se necesitaron 3 gramos de carbón activado en 200 ml y 100 ppm para su completa eliminación. Por ello, para el tratamiento de aguas industriales podrían utilizarse filtros en cascada, con los cuales se obtiene un mayor

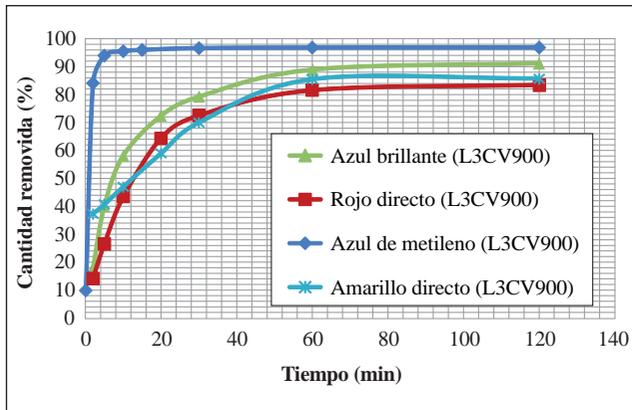


Figura 2. Resultados obtenidos para las isotermas de tiempo de contacto

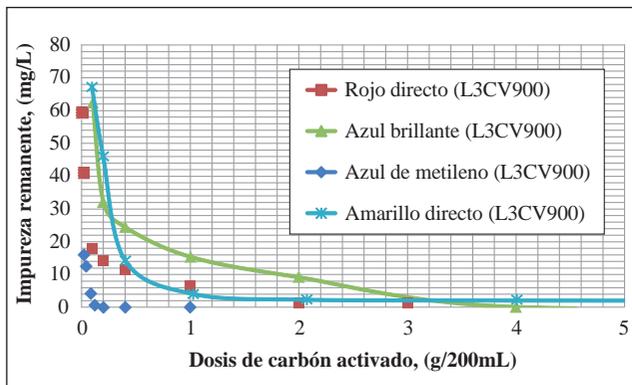


Figura 3. Isotermas de adsorción obtenidas con un tiempo de remoción de 60 minutos

porcentaje de remoción en un menor tiempo. En el trabajo de Palanivel, *et al.* (2012) se reportaron cantidades de carbón activado del mismo orden.

Conclusiones

Se encontró que el carbón de El Cerrejón es apto para la producción de carbón activado con características comerciales adecuadas para utilizarse en la producción de filtros destinados al tratamiento de aguas contaminadas, como las provenientes del sector textil.

Las grandes reservas de carbón de El Cerrejón, y los bajos precios de esta materia prima para la producción de carbón activado mesoporoso demuestran la factibilidad técnica de la instalación de una planta comercial de carbón activado para el tratamiento de aguas residuales.

Agradecimientos

A Colciencias y El Cerrejón por el apoyo económico brindado al proyecto No. 6224-504-30404.

Conflicto de intereses

Los autores del artículo declaramos que no existe conflicto de intereses con relación a la publicación de este artículo.

Bibliografía

- Attouti, S., Bestani, B., Benderdouche, N., Duclaux L. 2013. Application of *Ulva lactuca* and *Systoeira stricta* algae-based activated carbons to hazardous cationic dyes removal from industrial effluents. *Journal of Water Research*. **47**: 3375-3388.
- Giraldo, L., García, V., Moreno, J. C. 2008. Caracterización superficial en fase gas y líquida de carbones activados. *Revista de Ingeniería*. Universidad de los Andes. **27**: 7-16.
- López, J. M. & Ayuso, E. 2001. Estudio preliminar para la producción y caracterización de carbón activado a partir del cuesco de palma africana y su uso en la decoloración de aceites vegetales. Tesis para optar al título de ingeniero de producción agro. Bogotá: Universidad de la Sabana, Facultad de Ingeniería. p. 1-115.
- Ministerio de Minas y Energía de Colombia. 2005. La cadena del carbón en Colombia, Unidad de Planeación Mineroenergética. Bogotá. p. 1-53.
- Palanivel, S., Mani, A., Thayumanavan, P. 2012. Utilization of agro-industrial waste *Jatropha curcas* pods as an activated carbon for the adsorption of reactive dye Remazol Brilliant Blue R (RBBR). *Journal of Cleaner Production*. **22**: 67-75.
- Polanía, A., Castro, J., Arguello, O., Rincón, J. 1989. Evaluación del cuesco de palma africana y del carbón del Cerrejón para producir carbón activado. *Revista Colombiana de Química*. **18**: 67-97.
- Red Iberoamericana de Potabilización y Depuración del Agua, CYTED. 2002. Agua potable para comunidades rurales, reuso y tratamientos avanzados de aguas residuales domésticas. La adsorción de micropoluentes orgánicos sobre carbón activo en el tratamiento del agua potable. Capítulo 6. Buenos Aires, Argentina: CYTED. p. 68-85.
- Rincón, J. M., Camacho, H., Polanía, H. 1993. Evaluación de la reactividad hacia la gasificación del carbón del Cerrejón. *Revista Colombiana de Química*. **2**: 23-29.
- Rincón, J., Guevara, P., Ballén, D., Vallecilla, L., Díaz, H. 2014. Identificación de alternativas para producción de carbón activado a partir de carbón del Cerrejón y su análisis de mercado nacional e internacional, Informe Final. Colciencias. Bogotá. 68 p.
- Uribe, L., López, M., González, G. A. 2013. Activación de carbón mineral mediante proceso físico en horno tubular horizontal y atmósfera inerte. *Revista Colombiana de Materiales*. **4**: 25-40.
- Zapata, Z., Rojas, A., Arenas, E., Chejne, C. L., Pérez, J. 2005. Producción de carbón activado a partir de carbón subbituminoso en reactores de lecho fluidizado por proceso autotérmico. *Dyna*. **72** (147): 47-56.

La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional

J. Orlando Rangel-Ch.^{1,2}

¹Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia

²Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Resumen

Con base en el modelo geográfico de regiones naturales de Colombia, a saber, costa Pacífica o Chocó biogeográfico, costa Caribe, Llanos (Orinoquia), Amazonía y Andina, se presentan los resultados de los inventarios de biodiversidad. En flora, se incluyen a las plantas con flores, a los helechos, a los musgos y a los líquenes; en la fauna a los reptiles, las aves, los anfibios y a los mamíferos y en la vegetación a las comunidades vegetales terrestres y acuáticas. Los análisis del clima se hicieron desde una perspectiva ecológica con tratamientos detallados de la precipitación. Los ecosistemas se definieron con base en las caracterizaciones de los componentes bióticos (especies, comunidades) y en los aspectos complementarios relacionados con la geología, el clima y los suelos. Los resultados muestran que a nivel del globo, Colombia es uno de los dos países con mayor expresión de este capital natural renovable (biodiversidad). En flora, se cuenta con registros cercanos a las 26.500 especies de plantas con flores que le colocan como el segundo país con mayor riqueza, después de Brasil. En helechos hay 1.600 especies, en musgos 976 y en líquenes 1.700, valores que le colocan como el país más rico en cada uno de estos grupos a nivel neotropical. La diversidad y la riqueza de los bosques y otros tipos de vegetación como selvas, matorrales, pastizales, rosetales de Colombia, alcanza cerca de 1.200 tipos diferentes, que le confieren característica singular como uno de los países con mayor variedad a nivel mundial. La región Andina o cordillerana es la que presenta mayor concentración de la biodiversidad; cerca de 11.500 especies de plantas con flores, 914 de musgos, 756 de hepáticas, 1.396 de líquenes y 1.050 de helechos, sirven de testimonio de la enorme concentración de la riqueza vegetal. En los grupos de fauna, los valores de 974 especies de aves, 484 de anfibios, 274 de reptiles y 349 de mamíferos, igualmente la posicionan en el primer lugar. Dos de nuestras regiones naturales más ricas, a saber, el Chocó biogeográfico o región Pacífica y el páramo, no tienen comparación en cuanto a su biodiversidad con otras regiones semejantes del mundo. A nivel de fauna, Colombia es el país más rico en aves (1.834 especies) y en anfibios (700 especies) y alcanza valores muy importantes en otros grupos como reptiles (512 especies) y mamíferos (492 especies).

Palabras clave: biodiversidad, flora, fauna, vegetación, ecosistemas, Colombia.

Biodiversity of Colombia: significance and regional distribution

Abstract

Based on the geographical pattern of natural regions of Colombia, namely Pacific coast – biogeographical Chocó-region, Caribbean coast, llanos (Orinoco), Amazon and Andean, results of inventories of biodiversity are presented. Flora includes flowering plants, ferns, mosses and lichens. Fauna include reptiles, birds, amphibians and mammals. Plant vegetation includes the terrestrial and aquatic plant communities. The climatic analysis was made from an ecological perspective with detailed analysis of precipitation; ecosystems were defined based on characterizations of biotic components (species, communities) and the complementary aspects related to geology, climate and soils. At the level of the world, Colombia is one of two countries with the highest expression of this renewable natural capital (biodiversity). In flora, it means around 26,500 species of flowering plants. There are 1,600 species of ferns, 976 mosses and 1,700 lichens, these values placed the country as the richest in each of these groups of neotropical countries. The diversity and richness of forests and other vegetation types as shrublands, grasslands, rosette-plants, Colombia reaches about 1,200 different types, which give unique feature as one of the countries with the greatest variety worldwide. The Andean region has the largest concentration of biodiversity; about 11,500 species of flowering plants, 914 mosses, 756 liverworts, lichens 1,396 and 1,050 of ferns, serve as testimony to the enormous concentration of plant richness; in faunal groups, the values of 974 bird species, 484 amphibians, 274 reptiles and 349 mammals, also show this natural region in the first place. The Chocó region of Colombia is richer than the areas of the same biogeographical region in Central America and Ecuador. The Colombian paramo region represented 85% of the richness of flowering plants the entire biogeographical region and about 41% of the species are restricted in distribution to Colombia. In terms of fauna richness Colombia is the richest country in birds (1,834 species) and amphibians (700 species) and reached very important values in other groups like reptiles (512 species) and mammals (492 species).

Key words: Biodiversity, flora, fauna, vegetation, ecosystems, Colombia.

Introducción

La biodiversidad es la variabilidad al interior del mundo viviente y se expresa según niveles de organización biológica: genes, especies, poblaciones, comunidades o ecosistemas que se encuentran en una porción geográfica del territorio, es decir una localidad, una región, un país o en el globo. La herramienta básica para conocer la biodiversidad son los inventarios o “asiento de los bienes y cosas pertenecientes a persona o comunidad, hecho con orden y precisión” (RAE, 2001). El inventario nos permitirá conocer la representación del capital natural o biodiversidad, donde se encuentra, cual es su estado de conservación y cuales son las posibilidades de uso sostenible. Bajo estas consideraciones, en 1991 iniciamos en asocio con el INDERENA la preparación del documento básico que llevaría Colombia a la cumbre “Río 1992” sobre el estado del conocimiento de la biodiversidad.

Desde un principio se seleccionaron cinco ejes temáticos sobre los cuales versaría el gran propósito del inventario de la biodiversidad: la vegetación, la flora, la fauna el clima y los ecosistemas. Los propósitos eran recuperar la información y generar bases de datos con lo pertinente a taxonomía, distribución y ecología; complementar las bases de datos con información gris o no disponible en documentos internos de trabajo (museos, herbarios, archivos de instituciones nacionales e internacionales) y generar información nueva y divulgar ese conocimiento. Para cumplir con este último objetivo se inició en 1995 la publicación de la serie Colombia Diversidad Biótica con la aparición del primer número, Centros de concentración de especies – Fauna (Rangel ed., 1995) y prosigue con la aparición del volumen XIV, la región de la Orinoquia (Rangel ed., 2014). En el inventario de la flora se incluyeron a las plantas con flores, los helechos, los musgos y a los líquenes. En la fauna a los reptiles, las aves, los anfibios y los mamíferos. En la vegetación las caracterizaciones y los registros se relacionan con las comunidades vegetales terrestres y acuáticas. Los análisis del clima se han hecho desde una perspectiva ecológica con análisis detallados de la precipitación. Los ecosistemas han sido definidos tomando como base los resultados de las caracterizaciones de los componentes ya mencionados, más aspectos complementarios relacionados con la geología y los suelos.

Desde 1992, hasta ahora el inventario se ha realizado bajo la coordinación del grupo de investigación Biodiversidad y Conservación del Instituto de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Desde un principio se adoptó el modelo de regiones naturales de Colombia, Costa pacífica o Chocó biogeográfico, costa Caribe, Llanos (Orinoquia), Amazonía y Andina.

Correspondencia:

J. Orlando Rangel-Ch., jorangelc@unal.edu.co

Recibido: 14 de octubre de 2014

Aceptado: 15 de abril de 2015

En esta contribución se presenta el estado actual del conocimiento de la biodiversidad en estos cinco componentes (flora, fauna, tipos de vegetación – ecosistemas y clima) a nivel de país y en detalle para las regiones naturales del Chocó biogeográfico, el Caribe y la Orinoquia. En razón a que no se dispone de los volúmenes integradores sobre la biodiversidad de la Amazonía y de la región Andina, solamente se presentan los datos globales y en el caso de la región Andina se detalla la biodiversidad del páramo.

Se trata de responder interrogantes básicos relacionados con la expresión de la riqueza y diversidad a nivel regional con referencia especial al componente vegetal (flora, vegetación) y de documentar la existencia de patrones de distribución de la biodiversidad asociados con variaciones del clima en las series ecológicas hídrica o de pantano y topográfica o altitudinal.

Metodología

Los inventarios tienen un componente histórico por cuanto se ha recuperado la información de diversas fuentes de los últimos 200 años. Igualmente se han desarrollado numerosas exploraciones de campo a diferentes localidades del país. La suma de los registros de estos dos esfuerzos constituye un inventario global de nombres. Posteriormente la consulta con especialistas o las revisiones y confrontaciones con portales especializados de Internet según el grupo (plantas o animales) han permitido alcanzar un inventario revisado y actualizado. La literatura consultada cubre las diferentes temáticas (taxonomía, sistemática, ecología, antropología, arqueología, ingeniería forestal) y las escalas locales, regionales y globales. Estos inventarios constituyen la base para los análisis de riqueza y diversidad, los cuales generalmente se realizan a nivel taxonómico (jerarquías) y unidades fisiográficas o de terreno según el área natural en estudio, como se muestra en los volúmenes publicados sobre las regiones naturales en las cuales se han concluido los inventarios básicos (pacífica o Chocó biogeográfico, costa Caribe, llanos u Orinoquia).

La caracterización de la vegetación incluye trabajo en campo y en gabinete y sigue el protocolo mencionado en Rangel y Velázquez (1997). En el campo el procedimiento básico sirve para obtener la información sobre composición florística y aspectos de la estructura (cobertura, densidad, volumen, área basal). Las actividades analíticas incluyen la estimación de índices como el IVI y el IPF (Cantillo & Rangel, 2011). En los últimos años se han utilizado aproximaciones metodológicas automatizadas como PC-ORD® para Windows versión 4.41 (McCune y Mefford, 1999) para segregar tendencias según la composición florística. Los grupos florísticos son definidos según las especies características dominantes y diferenciales y se describen siguiendo las recomendaciones del código de nomenclatura fitosociológica versión en español (Izco y Del Arco, 2003). Detalles del procedimiento metodológico se encuentran en Cleef *et al.* (1984), Rangel (2012b), Avella y Rangel (2012).

Para el componente clima, los registros brutos de las estaciones pluviométricas y climatológicas representativas existentes en cada una de las regiones naturales fueron cedidos de manera gratuita o se adquirieron por compra directa en el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). Los análisis esencialmente se enfocaron en la precipitación. Los tipos de clima se estimaron según la propuesta de Thornthwaite. Después de analizar los valores de precipitación, según las estaciones meteorológicas incluidas en el estudio de cada región y de acuerdo con el procedimiento metodológico que se sigue en nuestro grupo de investigación, se determinaron los valores mínimo y máximo del parámetro para establecer los límites que definieron las diferentes unidades que se mencionan en las caracterizaciones climáticas regionales (Caribe y Orinoquia).

Los parámetros básicos que se utilizan en la caracterización y en la definición de los ecosistemas se relacionan con las variaciones en la fisiografía, que diferencian claramente las planicies, de las colinas, las sierras, las serranías y los macizos, patrón que se repite en todas nuestras regiones naturales. En el mismo sentido, las grandes clases de clima permiten considerar en cualquiera de nuestras regiones naturales unidades asociadas con variaciones en los montos anuales. Los patrones en la precipitación se manifiestan de forma muy clara en la disposición de las diferentes fitocenosis, cuya composición florística y sus arreglos en la estructura, condicionan el establecimiento de la biota asociada. Cuando se unen la topografía y las variaciones del clima (monto anual de precipitación, valores medios, balance hídrico) se pueden definir unidades homogéneas de terreno.

En la parte biótica, el componente principal de nuestra aproximación metodológica para definir los ecosistemas, son los tipos de vegetación en un arreglo jerárquico, que guarda estrecha similitud con los enunciados teóricos de Mann (1964). La alianza, una de las unidades básicas del sistema fitosociológico, tiene composición característica de especies, ocupa un espacio vital definido (corología), presenta equilibrio poblacional dinámico (relaciones de abundancia, dominancia), sus componentes tienen independencia energética y muestra permanencia en el tiempo. En el componente animal, las aproximaciones se hacen sobre los patrones de riqueza de mamíferos, reptiles, aves y anfibios. Esta definición y alcance del término ecosistema encaja de buena manera con las “propiedades emergentes” como la vegetación o cobertura vegetal que se relaciona con el hábitat y su complejidad, así como con las geofomas que incluyen relieve, geología, geomorfología y características del suelo. Con estas variables se pueden “identificar y delimitar unidades homogéneas” (Etter, 1997). La definición de ecosistemas según esta aproximación metodológica ha sido ampliamente utilizada en Colombia en los últimos 30 años (Van der Hammen, 1984; 2003; 2005; Rangel-Ch. (2004b; 2012c).

Resultados

Chocó biogeográfico (Costa Pacífica)

Riqueza de las plantas con flores: En el componente vegetal existen registros de 4525 especies de plantas con flores que significan el 17% de la riqueza del país, 1211 géneros y 170 familias, de las cuales las más ricas son: Rubiaceae (72 géneros / 342 especies), Orchidaceae (94/250), Melastomataceae (27/225), Piperaceae (4/180), Araceae (17/169) y Asteraceae (72/125). Entre las particularidades del patrón de riqueza cabe mencionar los valores bajos en Poaceae y los valores altos que muestran las familias Bromeliaceae, Clusiaceae, Gesneriaceae y Ericaceae. Los géneros con mayor número de especies son *Piper* (120), *Psychotria* (94), *Anthurium* (80), *Miconia* (72) y *Clusia* (54). El patrón de riqueza que se diferenció (Tabla 1) muestra que en las 15 familias más ricas del Chocó biogeográfico está representado el 49% de la riqueza total; cuando se incluyen a las 30 familias más ricas se tiene el 69% de esta riqueza. El resto de las familias (140) con 1419 especies representan el 31% de la riqueza.

A nivel genérico, los 15 géneros más ricos en especies significan el 18% de la riqueza total, valor que se incrementa hasta el 26% cuando se consideran los 30 géneros más ricos. El resto de géneros (1181) representa la mayor concentración de la riqueza de especies (74%).

Riqueza de otros grupos de la flora y de la fauna (Rangel-Ch., ed., 2004a)

En helechos se encontraron registros de 425 especies que significan el 28% de la riqueza total del grupo en Colombia. Otro grupo importante es el de las hepáticas con 170 especies, 20% de la riqueza del país. Los grupos con valores más bajos fueron los líquenes con 189 especies, 12% de la riqueza a nivel nacional y los musgos con 132 especies, 14% de la riqueza del país. En la fauna, el grupo con mayor riqueza es el de las aves, 778 especies que representan el 42% de la riqueza del país, le siguen los mamíferos 180 especies, 37% y los reptiles 188 especies, 37%. Los anfibios presentaron el valor más bajo con 137 especies, es decir 20% de la riqueza del país.

Tipos de vegetación – Ecosistemas.

En la caracterización de la vegetación del Chocó biogeográfico, Rangel (2004b) mencionó 86 tipos de vegetación o comunidades definidas según su composición florística y aspectos de la estructura, las cuales constituyeron la base para la definición y caracterización de 20 ecosistemas.

En la serie hídrica, los grandes ambientes se inician con los estuarios donde se establecen diferentes tipos de manglares dominados por *Rhizophora mangle*, por *Rhizophora harrisonii*, por *Avicennia germinans*, por *Laguncularia racemosa* y combinaciones especiales con *Pellucaria rhizophorae*. También aparecen los natales de *Mora*

Tabla 1. Familias y géneros más ricos en el Chocó biogeográfico de Colombia.

Familia	Géneros/especies	Géneros	Especies
Rubiaceae	72/342	<i>Piper</i>	120
Orchidaceae	94/250	<i>Psychotria</i>	94
Melastomataceae	27/225	<i>Anthurium</i>	80
Piperaceae	4/180	<i>Miconia</i>	72
Araceae	17/169	<i>Clusia</i>	54
Asteraceae	72/125	<i>Peperomia</i>	53
Bromeliaceae	3/119	<i>Solanum</i>	45
Clusiaceae	15/114	<i>Cavendishia</i>	43
Fabaceae	40/114	<i>Ficus</i>	39
Gesneriaceae	18/108	<i>Heliconia</i>	38
Poaceae	52/103	<i>Passiflora</i>	38
Euphorbiaceae	38/100	<i>Calathea</i>	35
Ericaceae	11/90	<i>Columnea</i>	35
Cyperaceae	20/82	<i>Guzmania</i>	34
Arecaceae	30/82	<i>Philodendron</i>	33
Suma 15 familias más ricas	2203 (49%)	Suma 15 géneros más ricos	813 (18%)
Otras 15 familias desde Solanaceae (81) hasta Verbenaceae (44)	905 (20%)	Otros 15 géneros (<i>Pitcairnia</i> hasta <i>Aegiphila</i>)	362 (8%)
Suma 30 familias más ricas	3108 (69%)	Suma 30 géneros más ricos	1175 (26%)
Resto de familias	1419 (31%)	Resto de géneros	3352 (74%)
Total	4527	Total	4527

megistosperma (nato) y *Rhizophora mangle*. En total en los estuarios se registraron once (11) tipos de vegetación y se definieron dos ecosistemas.

En el ambiente fluvioacustre, se mencionaron a representantes de la vegetación acuática, de pantano y de la ribera (17 tipos), que incluyen desde los tapetes flotantes de *Eichhornia crassipes* y *Pistia stratiotes* hasta los palmares de *Raphia taedigera* (Zuluaga, 1987), que permitieron diferenciar tres ecosistemas.

En el ambiente de la llanura aluvial (21 tipos de vegetación) se establecen los bosques de *Prioria copaiifera* (cativo), de *Symphonia globulifera* (machare) y varios tipos de guandales como el tangaral o bosques de *Carapa guianensis* y el sajal o bosques de *Campnosperma panamense* en la parte media de la región. En el Sur predominan varios tipos de guandales como los cuangariales dominados por especies de *Virola* y los naidizales dominados por *Euterpe cuatrecasana*; estos tipos de vegetación constituyeron la base para diferenciar cinco ecosistemas.

En las colinas bajas (20 tipos de vegetación) se establecen entre otros, los bosques de *Huberodendron patinoi* (carrá), de *Dacryodes occidentalis* y *Otoba gracilipes* y los palmares de *Wettinia quinaria*. En este ambiente se caracterizaron seis ecosistemas. En las colinas medias (once

tipos de vegetación) dominan los bosques de *Cavanillesia platanifolia* y los palmares mixtos de *Oenocarpus bataua* y *Cedrela odorata*, que se asociaron con dos ecosistemas. En las colinas altas (seis tipos de vegetación) son frecuentes los bosques de *Pseudolmedia laevigata*, los de *Anacardium excelsum* y varias combinaciones de *Brosimum utile* que sirvieron para caracterizar dos ecosistemas.

La mayor diversidad en los tipos de vegetación se encontró en la llanura aluvial y en las colinas bajas.

Patrones latitudinales y altitudinales en la distribución de la precipitación y de la biodiversidad (riqueza).

De acuerdo con la distribución de los montos anuales de precipitación, Rangel y Arellano (2004) propusieron tres subregiones o zonas que guardan similitud con las propuestas de Trojer (1958). La zona en la cual se recibe más lluvia en todas sus unidades ecogeográficas, desde los estuarios hasta las colinas medias y altas es el centro (<6°30' - 3°30'), le sigue el Sur (<3° 30' - 1°) y por último la porción Norte (9°-6° 30') que incluye la zona del Darién con los valores más bajos. Al comparar el patrón latitudinal en la distribución de la lluvia con la riqueza (número total de especies) y la distintividad biológica (número de especies restringidas) en las plantas con flores y en los reptiles, se encuentra que los valores en la región central son mayores que en las otras dos franjas latitudinales.

A nivel altitudinal, las unidades ecogeográficas localizadas entre el nivel del mar y 150 m o inclusive hasta 500 m, son las que reciben mayor cantidad de lluvia, particularmente la llanura aluvial y las terrazas de la zona centro, donde se encuentran algunas de las localidades más lluviosas del mundo (Lloró). La mayor expresión de la riqueza se presenta en la llanura aluvial y en las terrazas.

En general, este patrón se podría interpretar como discriminante entre lo que son las tierras bajas que tipifican la denominación de Chocó biogeográfico y las estribaciones cordilleranas adyacentes. La marcha de la precipitación y la segregación latitudinal y topográfica es un argumento adicional, válido para confirmar la diferenciación del Chocó biogeográfico como una región natural en Colombia.

Caribe

Riqueza de las plantas con flores: Se tienen registros sobre 4274 especies de plantas con flores (Rivera y Rangel, 2012) de 1428 géneros y 203 familias, de las cuales las más diversificadas son Poaceae (113 géneros / 306 especies), Asteraceae (132/302), Fabaceae (61/196), Rubiaceae (59/175), Euphorbiaceae (43/141), Melastomataceae (24/106) y Orchidaceae (46/108). Entre las particularidades del patrón de riqueza cabe mencionar los valores altos en Poaceae y Asteraceae, probablemente por la inclusión de los macizos montañosos de la Serranía de Perijá y de la Sierra Nevada de Santa Marta en el patrón general de la región Caribe. Los géneros con mayor número de especies son *Solanum* (51), *Miconia* (50), *Peperomia* (38), *Piper* (36), *Ficus* (36), *Psychotria* (35) y *Tillandsia* (35). El patrón de riqueza que se detectó (Tabla 2) muestra que en las 15 familias más ricas del Caribe está representado el 47% de la riqueza total, cuando se aumenta a las 30 familias más ricas se tiene el 66% de esta riqueza. El resto de las familias (173) con 1430 especies representan el 34% de la riqueza. A nivel genérico, los 15 géneros más ricos en especies significan el 11% de la riqueza total. El resto de géneros (1413) representa la mayor concentración de la riqueza de especies (89%).

Riqueza de otros grupos de la flora y de la fauna (Rangel-Ch., ed., 2012a)

En helechos se encontraron registros de 386 especies que significa el 25% en comparación con la riqueza total del grupo en Colombia. En hepáticas, especialmente en lo relativo a los macizos montañosos se poseen registros de 182 especies, 22% de la riqueza del país. En musgos hay registros de 230 especies, 24% de la riqueza del país y en líquenes de 379 especies, 24% de la riqueza del país. En fauna, el grupo con mayor riqueza es el de las aves con 917 especies que representan el 50% de la riqueza del país, probablemente por la variedad de hábitats, donde figuran ambientes marinos, de estuario, ciénagas y pantanos y la variedad de ambientes en las planicies y en los macizos. Le siguen los mamíferos con 188 especies, 38% de la riqueza del grupo en Colombia y los reptiles con 185 especies

(36%) de la riqueza del país. El grupo más pobremente representado es el de los anfibios con 104 especies, 15% de la riqueza del grupo en el país.

Tipos de vegetación – Ecosistemas

La caracterización de la vegetación del Caribe se efectuó con base en la composición florística y en aspectos de la estructura (Dugand, 1970; Rieger, 1976; Lozano, 1984). Rangel (2012c) consideró criterios primarios como la fisiografía para diferenciar entre las tierras planas y las colinas, sierras y serranías a lo cual asoció la variación de los montos de precipitación según unidades climáticas, desde las que presentan montos de lluvia anuales menores a 600 mm hasta las más ricas o pluviales con montos superiores a los 3000 mm anuales (Rangel y Carvajal, 2012). En esa clasificación general, se relacionaron la serie topográfica o altitudinal y la serie pantanosa o de planicies. En esta última, los diversos ensambles vegetales incluyen desde bosques de manglar, bosques de pantano, matorrales, bosques espinosos, bosques secos con follaje caedizo o siempre verde, bosques ribereños, bosque tropical seco siempre verde, bosque húmedo hasta los bosques muy húmedos pluviales. En la serie altitudinal o topográfica las unidades de vegetación caracterizadas se adscribieron a las regiones tropical, subandina y andina y paramuna (Cuatrecasas 1958; Rangel *et al.*, 1982).

En total se caracterizaron 161 tipos de vegetación, los cuales fueron la base para definir los ecosistemas. Una síntesis del tema, incluye a:

Manglares: vegetación de estuario dominada por las especies de mangles. Según Sánchez *et al.* (1997) y Cortés y Rangel (2011) se diferencian dos grandes formaciones de acuerdo con la variación en la salinidad del agua.

Casi en contacto con el mar, predominan los manglares de la gran formación o alianza fitosociológica, *Avicennia germinans*- *Rhizophora mangle* con las asociaciones *Rhizophora mangle*; *Pelliciera rhizophorae* - *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa*-*Conocarpus erectus*. Cuando disminuye la salinidad y hay mayor influencia del agua dulce, se establece la alianza *Ficus dendroica* - *Rhizophora mangle* con la asociación *Prioria copaifera*-*Rhizophora mangle* (Cortés y Rangel, 2011; 2012).

Matorrales y herbazales semidesérticos: vegetación de porte bajo con un estrato arbustivo hasta de 1 m con elementos esparcidos ralos, follaje caedizo. Las especies dominantes son *Lycium tweedii*, *Heterostachys ritteriana*, *Sesuvium edmonstonei* y *Prosopis juliflora*. La gran formación dominante o alianza fitosociológica es *Lycium tweedii* - *Sesuvium edmonstonei*.

A nivel regional, cuando la precipitación aumenta, se pueden establecer:

Matorrales espinosos: vegetación de porte bajo con copas abiertas, donde los elementos armados son muy frecuentes.

Tabla 2. Familias y géneros de las plantas con flores más ricos en la región Caribe de Colombia.

Familia	Géneros/especies	Géneros	Especies
Poaceae	113/306	<i>Solanum</i>	51
Asteraceae	132/302	<i>Miconia</i>	50
Fabaceae	61/196	<i>Peperomia</i>	38
Rubiaceae	59/175	<i>Piper</i>	36
Euphorbiaceae	43/141	<i>Ficus</i>	36
Melastomataceae	24/106	<i>Psychotria</i>	35
Orchidaceae	46/108	<i>Tillandsia</i>	35
Mimosaceae	25/104	<i>Pasiflora</i>	29
Solanaceae	18/95	<i>Ipomea</i>	28
Bromeliaceae	11/77	<i>Cyperus</i>	25
Cyperaceae	18/82	<i>Croton</i>	25
Piperaceae	13/74	<i>Senna</i>	24
Caesalpinaceae	20/70	<i>Paspalum</i>	23
Acanthaceae	20/71	<i>Euphorbia</i>	23
Bignoniaceae	31/70	<i>Cordia</i>	21
Suma 15 familias más ricas	1977 (46%)	Suma 15 géneros	479 (11%)
Otras 15 familias desde Apocynaceae (70) hasta Cucurbitaceae (38)	793 (19%)	Resto de géneros (1413)	3721 (87%)
Suma 30 familias más ricas	2770 (65%)	Total (1428 géneros)	4274
Resto de familias (173)	1430 (33%)		
Total (203 familias)	4274		

Las especies dominantes son *Opuntia caracasana*, *Castela erecta*, *Caesalpinia coriaria*, *Malpighia puniceifolia*, *Pereskia guamacho*, *Prosopis juliflora*, *Varronia globosa* y *Handroanthus billbergii* (La Guajira). La gran formación dominante (clase fitosociológica) es Opuntio caracasanae – Prosopietea juliflorae que incluye dos formaciones a nivel de orden fitosociológico Malpighio puniceifoliae – Prosopietalia juliflorae (bosques ralos, bosques densos y bosques espinosos) y Parkinsonio praecocix – Casteletalia erectae (bosques achaparrados, bosques ralos, matorrales espinosos).

Cardonales: vegetación dominada por especies de cactaceas arborescentes con presencia ocasional de elementos arbóreos esparcidos. Las especies dominantes son *Stenocereus griseus* (cardón, yotojoro), *Pilosocereus lanuginosus* y *Pereskia guamacho*. La gran formación dominante a nivel de orden fitosociológico es Stenocereo grisei – Pereskietalia guamachae, representada en localidades de La Guajira, Magdalena y Atlántico.

Bosques secos estacionales con follaje caedizo: formación vegetal con amplia distribución en el Caribe. Tiene estratos arbóreos dominados por *Handroanthus billbergii*, *Gyrocarpus americanus*, *Bursera graveolens*, *Coursetia caribaea* y *Pseudobombax septenatum*. La formación dominante a nivel de alianza fitosociológica es Platymiscio pinnatae – Gyrocarpion americanae.

Bosques secos incluyendo vegetación ribereña de planicie: agrupa bosques que se establecen cerca de los cauces de ríos y quebradas, con elementos hasta 25 m de altura. Entre las especies dominantes figuran *Anacardium excelsum*, *Hura crepitans*, *Aspidosperma polyneuron*, *Toxicodendron striatum*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Astronium graveolens* (Córdoba, Cesar, Magdalena). La formación dominante a nivel de orden fitosociológico es Huro crepitantis – Anacardietalia excelsi, que incluye varias formaciones boscosas dominadas por *Anacardium excelsum* (caracolí) como en el Parque Nacional Natural Tayrona.

Bosques húmedos: se desarrollan sobre colinas y terrazas bajas, en ocasiones en los alrededores de las ciénagas. Las especies dominantes son *Matayba elegans*, *Pseudolmedia laevigata*, *Dialium guianense*, *Cavanillesia platanifolia*, *Tapirira guianensis* y *Protium heptaphyllum* (Cesar, Córdoba, Bolívar). Entre las formaciones dominantes a nivel de alianza fitosociológica figuran los bosques de Dialio guianensis – Mataybion elegantis y los palmares mixtos de *Astrocaryum malybo* y *Cavanillesia platanifolia*.

Bosques húmedos – muy húmedos: vegetación boscosa y selvática desarrollada sobre sitios planos e inclinados. Entre las especies dominantes figuran *Dendrobangia boliviana*, *Iryanthera hostmannii*, *Pentaclethra macroloba*, *Pseudolmedia laevigata* y *Naucleopsis glabra* (Córdoba).

A nivel de clase fitosociológica, domina la gran formación de *Pentaclethra macroloba* – *Iryantheretea hostmannii* que incluye a los bosques de la alianza *Brosimo utilis* – *Pentaclethron macrolobae*.

Bosques superhúmedos-pluviales (Córdoba): bosques y selvas que se desarrollan sobre terrenos estacionalmente inundables. Entre las especies dominantes figuran *Peltogyne purpurea*, *Macrobium ischnocalyx*, *Eschweilera coriacea*, *Dipteryx oleifera* y *Pentaclethra macroloba*. A nivel de alianza fitosociológica domina la gran formación *Eschweilera coriacea* – *Pentaclethron macrolobae* que incluye a los bosques dominados por *Prestoea decurrens* y *Trichilia poeppigii* y a los bosques de *Macrobium ischnocalyx* y *Peltogyne purpurea*.

En la serie topográfica o altitudinal, se incluyen los tipos de vegetación caracterizados en la Sierra Nevada de Santa Marta, flanco Norte y en la Serranía de Perijá desde la parte baja o región tropical hasta la parte alta o región del páramo.

Sierra Nevada de Santa Marta, costado norte, filo Buritaca (Cleef et al., 1984; Pinto y Rangel, 2010a)

Región tropical (<500 – 1100 m): Gran formación de los bosques y selvas de la alianza fitosociológica *Zygio longifoliae* - *Violion sebiferae*, donde se agrupan el bosque palmar del *Zygio longifoliae*-*Dictyocaryetum lamarckianum* y el bosque del *Poulsenio armatae* - *Perseetum americanae*.

Región subandina (>1100 – 2400 m): Formación de los bosques de la alianza fitosociológica *Gustavio speciosae* - *Tovomitium weddellianae*, que incluye al bosque palmar del *Calatolo costaricensis* - *Dictyocaryetum lamarckiani* y a los bosques del *Cavendishio callistae* - *Tovomitium weddellianae*.

Región andina (>2400 – 3100 m): Formación de los bosques achaparrados, raquíuticos y bosques altos de la alianza fitosociológica *Myrciantho ternifoliae* - *Weinmannion pinnatae* que incluye a los bosques raquíuticos del *Chaetolepido santamartensis* - *Myrcianthetum ternifoliae* y a los bosques altos del *Clusio multiflorae* - *Weinmannietum pinnatae*.

Región del páramo, incluye también el costado Sur, vertiente orientada hacia Valledupar (>3100 m)

Matorrales de la alianza fitosociológica del *Obtegomerio caerulescentis* - *Lachemillion polylepidis*, donde se agrupan a los herbazales-rosetales del *Valeriano karstenii* - *Libanothamnetum occultum* y a los matorrales pastizales del *Arcytophyllon nitidi* - *Festucetum sanctae-martae*.

Herbazales de la alianza fitosociológica *Ranunculo spaniophylli* - *Calamagrostion effusae*, que incluye a los rosetales-pajonales del *Drabo cheiranthoidis* - *Calamagrostietum effusae* y al pastizal del *Perissocoleo purdiei* - *Calamagrostietum effusae*.

Serranía de Perijá (Rangel y Arellano, 2009; Pinto y Rangel, 2010a)

Región tropical (<500 – 1200 m): En las zonas Norte y centro de la Serranía, se establece la gran formación de las selvas, bosques altos y bosques ralos de la alianza fitosociológica *Billio roseae* - *Maurion suaveolentis*, que incluye a las formaciones boscosas del *Caseario argutae* - *Aspidospermetum polyneurontis* y al *Neco obovatae*-*Acalyphetum diversifoliae*.

En la zona Sur (Aguachica, San Martín) se establecen los bosques de *Astronium graveolens* y *Cavanillesia platanifolia* y los bosques de *Anacardium excelsum* con especies de *Inga* y *Ocotea* (Avella & Rangel, 2012)

Región subandina (>1200 – 2400 m): Gran formación boscosa de la alianza fitosociológica del *Acalypho macrostachyae* - *Prunion intregrifoliae* que incluye a los bosques del *Piperi amalaginis*-*Lozanelletum enantiophyllae* y a los bosques del *Piperi lanceaefolium* - *Ingetum edulis*. También se presentan en esta región los bosques de la asociación *Styracis cordati* - *Alchorneetum grandiflorae*. En la zona Sur (Aguachica, San Martín) se establecen los bosques de *Heliocarpus americanus* y los de *Nectandra membranacea* y *Parathesis adenanthera*.

Región andina (>2400 – 3100 m): Gran formación de los bosques del *Ilici sessiliflorae* - *Hesperomelion ferrugineae* que reúne a la formación de bosques achaparrados del *Paragynoxio martingrantii* - *Hesperomeletum ferrugineae* y a los bosques altos del *Clusio multiflorae* - *Weinmannietum pinnatae*. También se encuentran en esta región los bosques de la asociación *Merianio grandidentis* - *Styloceretum laurifoli*.

Región del páramo (>3100 m)

Matorrales-pajonales de la alianza fitosociológica *Hyperico baccharoidis* - *Calamagrostion effusae* que incluye a los matorrales-pajonales del *Bejario nanae* - *Calamagrostietum effusae* y a los matorrales del *Bejario resinosa* - *Hypericetum magdalenici* y del *Gaylussacio buxifoliae* - *Arcytophyllon nitidi*.

Herbazales-pajonales de la alianza fitosociológica *Lourteigio stoechadifoliae* - *Calamagrostion effusae* que incluye a los pajonales frailejonales del *Calamagrostio effusae* - *Espeletietum perijaensis* y a los pajonales-herbazales del *Calamagrostio intermediae* - *Lourteigietum stoechadifoliae* y del *Calamagrostio effusae*-*Orthrosantheetum chimboracensis*.

También se encuentran los chuscales de la alianza fitosociológica *Hyperico stricti*-*Chusqueion tessellatae* con los frailejonales-chuscales del *Espeletio perijaensis* - *Chusqueetum tessellatae*, los chuscales del *Geranio holosericei* - *Chusqueetum tessellatae* y los matorrales-pajonales del *Arcytophyllon nitidi* - *Calamagrostietum intermediae*.

Ecosistemas

De acuerdo con Rangel (2012c y en prep.) se diferenciaron 54 ecosistemas, cuya distribución se inicia con los de

estuario (3), los de ambientes fluvio-lacustres (4) y de la llanura aluvial (10) y se continúa con los ecosistemas de los matorrales áridos (5), de los cardonales, de los bosques secos-espinosos y de los boques secos estacionales (5), en localidades con valores bajos y medios de precipitación. La serie hídrica en estas planicies concluye con los ecosistemas de áreas con valores altos de precipitación, zonas húmedas, muy húmedas y pluviales (10). En las colinas y cerros bajos (<500 m de altitud) se diferenciaron a seis ecosistemas, mientras que en los macizos (Serranía de Perijá y Sierra Nevada de Santa Marta) se caracterizaron a 17 que incluyen a los ecosistemas boscosos de la región tropical hasta los ecosistemas de pajonales, frailejonales y herbazales del páramo.

Patrones latitudinales en la distribución de la riqueza

Rangel y Carvajal (2012) diferenciaron 14 unidades climáticas según el monto anual de la precipitación y el patrón de distribución de las lluvias, desde la unidad A con montos de lluvia menores a 600 mm anuales hasta la unidad G con montos superiores a los 3000 mm anuales. En la Tabla 3 se presenta la variación de la precipitación y su relación con la fisionomía y los tipos de vegetación en las planicies del Caribe, que ilustra de manera clara la gradación latitudinal desde los herbazales desérticos en localidades con montos de lluvia <600 mm, especialmente en La Guajira, al Norte la región Caribe y los bosques superhúmedos pluviales al Sur de Córdoba en localidades con montos de lluvia superiores a los 3000 mm anuales.

Patrones altitudinales

Para las variaciones altitudinales (topográficas), el estudio de caso más representativo lo muestra la Serranía de Perijá. En cada una de las regiones de vida, se presentan localidades con

diferentes montos de precipitación (unidades climáticas) y tipo de clima según Thornthwaite. La mayor variabilidad se presenta en la región tropical. En la región de vida tropical (0 - 1000 m), el monto anual de lluvia varía entre 894 mm, en el sector Norte con tipos de clima según Thornthwaite **DS2A'** hasta 2500 mm en el Sur sectores alrededor de San Alberto y La Gloria con tipo de clima según Thornthwaite **C2W'2A'**. Los regímenes de distribución de lluvia son bimodales-tetraestacionales; las épocas lluviosas se presentan entre abril y junio y entre agosto y noviembre.

En la región subandina (1000 a 2000 m de altitud), los montos anuales de precipitación están por encima de 1400 mm. Hay muy pocas estaciones meteorológicas en esta región. De acuerdo con Rangel y Arellano (2009) se establecen bosques nublados, húmedos y muy húmedos de la alianza fitosociológica Guatterio columbianae-Pseudolmedion rigidae, que incluye palmares mixtos y bosques altos pluriestratificados que se relacionan con valores altos de precipitación (>1400 mm), buena capacidad de almacenamiento y regulación de agua en los suelos.

En la alta montaña de Perijá, regiones andina y páramo (>2500 a 3500 m), las localidades con valores de precipitación entre 1000 y 1400 mm están representadas en el sector Norte y las que presentan los valores más altos (>1800 mm) se localizan en el Sur. En general, el patrón de segregación latitudinal de los montos de lluvia, califica a la parte Sur como la más húmeda, el Norte con los valores menores y el centro con valores intermedios.

El inventario de la riqueza en grupos de la flora y de la fauna (varios autores en Rangel-Ch., ed., 2009), muestra la siguiente situación; se encontraron registros de 1994 especies

Tabla 3. Variabilidad de la precipitación y su relación con el arreglo fisionómico y con la composición florística de la vegetación en el Caribe Colombiano.

Unidad climática (mm) anuales	Departamento	Región	Período de lluvias	Fisionomía	Tipo vegetación
A' <600	La Guajira	U-bi	Agosto-noviembre	Herbazal desértico	Matorrales - herbazales postrados de <i>Lycium tweedianum</i> - <i>Sesuvium edmonstonei</i> Bosques ralos - espinosos - cardonales de <i>Opuntia caracassana</i> - <i>Prosopis juliflora</i>
A >600 - 1000	Bolívar - Cesar	U-bi	Mayo-noviembre	Matorral espinoso	Bosques espinosos - ralos de <i>Stenocereus griseus</i> - <i>Pereskia guamacho</i>
B 1000 - 1400	Magdalena - Cesar - Sucre	B-te	Abril-mayo Julio-octubre	Bosques secos, follaje caedizo	Bosque de <i>Platymiscium pinnata</i> y <i>Gyrocarpus americana</i> Bosque de <i>Aspidosperma polyneuron</i> - <i>Anacardium excelsum</i>
C 1400 - 1800	Córdoba - Cesar	U-bi	Abril-octubre	Bosques secos-semihúmedos	Bosque de <i>Cavanillesia platanifolia</i> - <i>Astrocaryum malybo</i>
D 1800 - 2200	Córdoba - Sucre	U-bi	Abril-noviembre	Bosques húmedos	Bosque de <i>Dialium guianense</i> - <i>Matayba elegans</i>
E >2200 - 2600	Córdoba	U-bi	Mayo-noviembre	Bosques húmedos-muy húmedos	Bosque de <i>Brosimum utile</i> - <i>Pentacletha macroloba</i>
F >2600 - 3000	Córdoba	U-bi	Mayo-noviembre	Bosques húmedos-superhúmedos	Bosque de <i>Eschweilera coriacea</i> - <i>Pentacletha macroloba</i>

de plantas con flores, de 246 de musgos y 182 de hepáticas. En reptiles hay registros de 71 especies, en mamíferos de 85, en anfibios 44, en aves 391 y en mariposas 465. En el gradiente altitudinal, la región subandina presentó la mayor expresión de riqueza en todos los grupos, a saber: 942 especies de plantas con flores, 150 de musgos y 111 de hepáticas. En fauna se encontraron 22 especies de reptiles, 68 de mamíferos, 19 de anfibios, 245 de aves y 80 de mariposas.

Los valores más bajos se encontraron en la región del páramo con 388 especies de plantas con flores, 91 de musgos y once de hepáticas. En fauna hay tres especies de reptiles, seis de mamíferos, cinco de anfibios, 86 de aves y 14 de mariposas.

Orinoquia

Riqueza de las plantas con flores: En el inventario de las plantas con flores se encontraron registros de 4347 especies (el 16.4% de la riqueza del país) de 1260 géneros y 177 familias, de las cuales las familias con mayor número de géneros y especies fueron Rubiaceae (109 géneros / 683 especies), Poaceae (78/271), Fabaceae (58/216), Melastomataceae (37/207) y Asteraceae (81/144). Los linajes (géneros) con mayor número de especies fueron *Psychotria* (146), *Miconia* (71), *Paspalum* (51), *Piper* (44) y *Palicourea* (43).

El patrón de riqueza que se diferenció (Tabla 4) muestra que en las 15 familias más ricas está representada el 54% de la riqueza total, cuando se aumenta a las 30 familias

más ricas se tiene el 72% de esta riqueza. El resto de las familias (147) con 1215 especies representan el 27.9% de la riqueza. A nivel genérico, los 15 géneros más ricos en especies significan el 15% del total, cuando se aumenta a los 30 géneros más ricos se tiene el 22.4% de la riqueza. El resto de géneros (1230) representa la mayor concentración de la riqueza de especies (77.5%).

Riqueza de otros grupos de la flora y de la fauna

Rincón *et al.* (2014) encontraron registros de 86 especies de musgos (8% con relación a la riqueza de Colombia), 130 de líquenes (8%) y 254 de helechos (17%). En fauna (Rangel. ed. 2014), hay una riqueza alta en aves con 761 especies que significa el 41.1% del total del país; en la llanura aluvial hay mayor diversidad (528 especies) alrededor de los caños, esteros y madre viejas (garzones, soldados, garzas, caracaras). En mamíferos, tanto terrestres como voladores, hay 196 especies (39.8% del total del país). Los reptiles están representados por 128 especies (24% del país) y el grupo con menor número de especies es el de los anfibios (sapos y ranas), con 70 especies (10% del país).

Tipos de vegetación – Ecosistemas (Rangel-Ch. & Minorta-C., 2014; Rangel-Ch., 2014)

Vegetación: El inventario más reciente señala la presencia de 90 comunidades o formaciones vegetales con predominio de los bosques. Según las unidades fisiográficas, se presenta la siguiente condición:

Tabla 4. Familias y géneros de las plantas con flores más ricas en la Orinoquia de Colombia.

Familia	Géneros	Especies	Géneros	Especies (%)
Rubiaceae	109	683	<i>Psychotria</i>	146 (3,5)
Poaceae	78	271	<i>Miconia</i>	71 (1,6)
Fabaceae	58	216	<i>Paspalum</i>	51 (1,7)
Melastomataceae	37	207	<i>Palicourea</i>	43 (1,0)
Asteraceae	81	144	<i>Piper</i>	44 (1,0)
Cyperaceae	21	131	<i>Inga</i>	39 (0,9)
Mimosaceae	21	102	<i>Rhynchospora</i>	38 (0,9)
Euphorbiaceae	38	99	<i>Solanum</i>	36 (0,8)
Orchidaceae	48	92	<i>Faramea</i>	26 (0,6)
Caesalpiniaceae	26	87	<i>Clusia</i>	31 (0,7)
Piperaceae	2	70	<i>Rudgea</i>	30 (0,7)
Bignoniaceae	23	68	<i>Passiflora</i>	28 (0,6)
Apocynaceae	23	66	<i>Peperomia</i>	26 (0,6)
Araceae	15	65	<i>Protium</i>	26 (0,6)
Solanaceae	12	66	<i>Paullinia</i>	24 (0,6)
Suma 15 familias más ricas (49,4%)	592 (47,0%)	2367 (54,0%)	Suma 15 géneros más ricos	659 (15,0)
Suma 30 familias más ricas	800 (63,4%)	3132 (72,0%)	Suma 30 géneros más ricos	974 (22,4)
Resto de familias (147)	460 (36,5%)	1215 (27,9%)	Resto de géneros (1230)	3373 (77,5)
Total	1260	4347	Total	4347

Piedemonte: predominan los bosques (doce tipos), también se encuentran pastizales (cuatro); las formaciones con mayor área de distribución geográfica incluyen:

Bosque de *Nectandra* sp., *Cecropia* sp., *Pseudolmedia laevigata* y *Chrysophyllum* sp.

Bosques de *Pourouma guianensis* y *Rinorea macrocarpa*

Bosques de *Cassia moschata*

Palmares de *Socratea exorrhiza* e *Iriartea deltoidea*

Bosques-palmar de *Oenocarpus bataua* y *Hieronyma alchorneoides*

Bosque-palmar de *Guarea guidonia*, *Cecropia membranacea* y *Socratea exorrhiza*

Bosque de *Calophyllum brasiliense*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Garcinia floribunda*

En la serranía La Macarena, las comunidades de mayor área de distribución incluyen a:

Bosques de *Billia rosea* y *Brosimum utile*

Bosques de *Viola carinata* y *Chimarrhis turbinata*

Bosques de *Matayba guianensis* y *Viola elongata*

Palmar mixto de *Cespedesia spathulata* y *Euterpe precatoria*

Bosques de *Pourouma minor* y *Zanthoxylum flavum*

Altilanura: se encontraron 18 tipos de bosque, tres matorrales, 16 pastizales y otros cuatro tipos. Entre los de mayor área de distribución geográfica figuran:

Pastizal-arbustivo (sabana) de *Trachypogon spicatus* y *Axonopus purpusii*

Palmar mixto de *Oenocarpus bataua*, *Socratea durissima* y *Astrocaryum vulgare*

Bosque de *Schefflera morototonii* y especies de *Aspidosperma*, *Nectandra* y *Brosimum*

Pastizal con *Aristida riparia*, *Trachypogon spicatus*, *Rhynchospora bulbosa* y *Bulbostylis paradoxa*

Bosque bajo de *Campsiandra comosa* (EL Tuparro)

Morichal-palmar de *Mauritia flexuosa*

Bosque de *Jacaranda copaia*, *Qualea rosea* y *Parkia pendula* (El Tuparro).

Rosetal herbáceo de *Pitcairnia* aff. *mituensis*, *Chelonanthus* sp. y *Vellozia tubiflora* (El Tuparro).

Bosque de *Pseudolmedia laevigata*, *Viola elongata* y *Licania apetala*

Llanura aluvial: se encontraron 15 tipos de bosque, 11 pastizales, un matorral y otros seis tipos. Entre los de mayor área de distribución figuran:

Bosque de *Guarea* sp., *Crepidospermum rhoifolium*, *Pera arborea* e *Himatanthus articulatus*

Bosque bajo de *Cecropia peltata*, *Spondias mombin* y *Socratea durissima*

Bosque alto de *Crepidospermum rhoifolium*, *Pourouma guianensis* y *Pera arborea*

Bosque de *Nectandra* sp., *Manilkara bidentata* y *Cecropia* cf. *peltata*

Bosque alto de *Pseudolmedia laevigata*, *Pouteria caimito* y *Luehea seemannii*

Bosque de *Caraipa guianensis* y *Caraipa llanorum*

Bosques de *Protium tenuifolium*, *Tabebuia serratifolia*, *Spondias mombin* con *Himatanthus articulatus*, *Socratea durissima* y *Astrocaryum chambira*

Bosque de *Laetia corymbulosa* e *Inga bonplandiana*

Bosque bajo de *Caraipa llanorum* y especies de *Aspidosperma* y *Pouteria*

Pastizal de *Paspalum carinatum*, *P. convexum* e *Ipomoea schomburgkii*

Palmar de *Acrocomia aculeata*

Pastizal húmedo de *Andropogon* (*A. selloanus*; *A. virgatus*).

Pastizal-arbustivo de *Trachypogon spicatus* (*ligularis*) y *Paspalum carinatum*.

Pastizal de *Trachypogon spicatus*, *Paspalum hyalinum* y *Mesosetum loliiforme*.

Pastizal (sabana) de *Anthaenantia lanata*

En la llanura aluvial y en áreas especiales asociadas con zonas encharcadas o en las orillas de ríos y caños, se establecen los palmares mixtos con restos de bosque dominados por *Mauritia flexuosa* (moriche), que juegan un papel muy importante en el mantenimiento de la economía hídrica regional. También se pueden encontrar variados pastizales y herbazales.

En las depresiones del terreno “bajos” y en los esteros se establecen comunidades acuáticas y de pantanos que incluyen a los herbazales de *Echinodorus tenellus*, de *Eleocharis minima*, de *Cabomba furcata* (sumergido) y a los pastizales de *Leersia hexandra*, *Paspalum repens* (gramalote) y *Ludwigia inclinata* (clavito). En las orillas de las madre viejas flotan los tapetes de *Eichhornia crassipes* (taruya).

Finalmente en el extremo Oriental de la región, se presentan afloramientos del escudo guayanés (andén orinocense). Sus herbazales y rosetales están dominados entre otras especies, por *Vellozia tubiflora* y *Pepinia pruinosa* y presentan afinidad con los de los “tepuyes” o macizos guayaneses inmersos en la planicie amazónica.

Ecosistemas

Se diferenciaron diez ecosistemas que tiene como esqueleto vegetal a diversos tipos de bosque (pedemonte); tres son palmares puros o mixtos (pedemonte, llanura aluvial); uno tiene como esqueleto vegetal a un matorral-bosque bajo (altillanura) y ocho tienen como esqueleto vegetal a pastizales (altillanura-llanura aluvial-eólica), a saber:

Ecosistema de los bosques de *Swartzia macrophylla* y *Pseudolmedia laevigata*, se establece en el pedemonte y en la llanura aluvial.

Ecosistema de los bosques de *Pouteria caimito* y *Pseudolmedia laevigata*, en la llanura aluvial.

Ecosistema de los bosques de *Crepidospermum rhoifolium* y *Pera arborea*, en la llanura aluvial y en la altillanura.

Ecosistema de los bosques de *Faramea occidentalis* y *Terminalia amazonia*, en la llanura aluvial

Ecosistema de los matorrales – bosques bajos dominados por *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*, en la altillanura

Ecosistema de los palmares de *Mauritia flexuosa*, en la llanura aluvial y en la altillanura

Ecosistema de los bosques con *Bocageopsis multiflora*, *Parkia pendula* y *Sclerobium bracteosum*, en la altillanura

Ecosistema de bosques de *Billia rosea* y *Brosimum utile*, en el pedemonte y en la altillanura

Ecosistema de los bosques de *Cassia moschata*, en el pedemonte

Ecosistema de los palmares con *Socratea exorrhiza* e *Iriarteia deltoidea*, en el pedemonte

Ecosistema de los bosques de *Batocarpus orinocensis* y *Senefeldera verticillata*, en el pedemonte de la serranía La Macarena

Ecosistema de los bosques de *Amaioua guianensis* y *Virola elongata*, en el pedemonte de la serranía La Macarena

Ecosistema de los bosques de *Laetia corymbulosa* e *Inga bonplandiana*, en el pedemonte de la serranía La Macarena y en la llanura aluvial

Ecosistema del bosque - palmar de *Guarea guidonia*, *Cecropia membranacea* y *Socratea exorrhiza*, en la llanura aluvial

Ecosistema de los pastizales-herbazales de *Trachypogon spicatus*, *Rhynchospora ciliata* y *Bulbostylis junciformis*, en la altillanura y en la llanura aluvial

Ecosistema del pastizal de *Trachypogon spicatus* y *Mesosetum lofiforme*, en la llanura aluvial

Ecosistema del pastizal de *Andropogon leucostachyus* y *Otachyrium versicolor*, en la altillanura

Ecosistema del pastizal en zanjas de zuros de *Steinchisma (P.) laxa* y *Cyperus haspan*, en la llanura aluvial

Ecosistema del pastizal en terraza baja de *Aristida capillacea* y *Paspalum multicaule*, en la llanura aluvial y en el pedemonte

Ecosistema del pastizal *Anthaenantia (Leptocoryphium) lanata*, *Axonopus purpusii* y *Andropogon virgatus*, en la llanura aluvial y en la altillanura

Ecosistema del pastizal de *Paspalum carinatum*, en la llanura aluvial, en la altillanura y en el pedemonte

Ecosistema del pastizal - matorral de *Andropogon bicornis* y *Lippia alba*, en la altillanura

La particularidad que exhibe la Orinoquia en cuanto al papel importante de los ecosistemas cuyo esqueleto vegetal son pastizales, es única para Colombia. Solamente en la alta montaña, en la región del páramo, se presentan igualmente numerosos ecosistemas cuyo esqueleto vegetal está dominado por las especies de pastos.

Aunque no se tiene información sobre la riqueza de los componentes de la biota referida a superficies plenamente delimitadas, los inventarios de las áreas geográficas en las cuales están representados, permiten diferenciar ecosistemas muy ricos en flora y en fauna asociada, como los de la Serranía de La Macarena (pedemonte) que incluyen al ecosistema del bosque - palmar de *Guarea guidonia*, *Cecropia membranacea* y *Socratea exorrhiza* con una riqueza de especies de plantas con flores entre 662-1000; 29 especies de reptiles, 24 de anfibios, 43 de mamíferos y 213 de aves. También figura, el ecosistema de la gran formación de los bosques de *Batocarpus orinocensis* y *Senefeldera verticillata* con cerca de 1134 especies de plantas con flores, 35 especies de reptiles, 30 de anfibios, 67 de mamíferos y 181 de aves. El ecosistema de los bosques de *Billia rosea* y *Brosimum utile* tiene 943 especies de plantas con flores, 25 especies de reptiles, 25 de anfibios, 35 de mamíferos y 181 de aves.

En la llanura aluvial en el ecosistema de los bosques de *Pouteria caimito* y *Pseudolmedia laevigata* se encontraron registros de 529 especies de plantas con flores, 14 especies de reptiles, 22 de anfibios, 49 de mamíferos y 44 de aves.

Los ecosistemas con esqueleto vegetal de tipo pastizal, en general fueron los que presentaron valores más bajos en los diferentes componentes de la biodiversidad, aunque el ecosistema del pastizal-herbazal de *Trachypogon spicatus*, *Rhynchospora ciliata* y *Bulbostylis junciformis* mostró valores parecidos a los de ecosistemas boscosos con 619 especies de plantas con flores, 29 especies de reptiles, 22 de anfibios, 18 de mamíferos y 56 de aves. Igualmente figura el

ecosistema del pastizal - matorral de *Andropogon bicornis* y *Lippia alba* con una riqueza de especies de plantas con flores entre 183-300, 35 especies de reptiles, 22 de anfibios, 25 de mamíferos y 60 de aves (Rangel, 2014).

Distribución de la precipitación y de la biodiversidad (riqueza) en las unidades fisiográficas

Según los montos anuales de precipitación, el piedemonte presenta los valores más altos (1637 – 4664), con tipos de clima según Thortnthwaite, superhúmedos y húmedos, seguido por la altillanura (1592 - 3100) con tipos de clima muy húmedos hasta medianamente húmedos. La casi totalidad de los regímenes de distribución de las lluvias son unimodales-biestacionales, aunque se presentan excepciones con regímenes bimodales-tetraestacionales, especialmente en áreas cercanas a mesas, mesetas o macizos.

El patrón de riqueza regional en las plantas con flores a nivel de familia que encabezan Rubiaceae, Poaceae, Fabaceae, Melastomataceae y Asteraceae, se repite en las unidades fisiográficas. El mayor número de especies se presenta en el piedemonte con 3150 especies y el más bajo en la llanura aluvial con 1131. Entre las particularidades que se detectaron, figura la mayor riqueza de Rubiaceae y Cyperaceae en la altillanura.

En grupos de fauna como reptiles (98 especies) y mamíferos (117 especies), en el piedemonte se presenta mayor riqueza, le sigue la altillanura. Entre las particularidades de la concentración de riqueza de fauna, figura el elevado número de especies de aves en la llanura aluvial (528 especies) y el de reptiles (101 especies) en la altillanura.

Región cordillerana o andina (sin incluir al páramo)

Los análisis se fundamentan en los resultados de transectos altitudinales desarrollados en los tres ramales andinos (ECOANDES, Van der Hammen, 1984) y en las investigaciones detalladas siguiendo la misma aproximación metodológica desarrolladas en el macizo central (P.N.N. Puracé – valle del Magdalena) y en localidades aledañas (Rangel y Lozano, 1986).

Riqueza de la flora y de la fauna: El número más probable de especies de plantas con flores se estima en 11500, que significa el 43% de la riqueza total del país. En la Tabla 5, aparecen las familias con mayor número de especies en los macizos montañosos con inventarios detallados a lo largo de su gradiente altitudinal.

Las familias más ricas son Asteraceae, Orchidaceae, Rubiaceae, Poaceae y Melastomataceae. En la cordillera central, transecto del Parque Nacional Natural Los Nevados, son importantes los valores de las familias Solanaceae y Lauraceae. En la c. Oriental – Transecto del Sumapaz, alcanzaron valores altos en la riqueza Clusiaceae y Rosaceae. En la c. Occidental - Transecto del Tatamá, las familias Araceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Bromeliaceae y

Ericaceae alcanzaron valores altos cuando se les compara con los de los otros macizos.

En helechos, se encontraron registros de 1050 especies, 69% de la riqueza total del grupo en Colombia. En musgos se cuenta con registros de 800 especies, es decir el 82% de la riqueza global; en líquenes 1300 (83%) y en hepáticas 756 (90%). En grupos de la fauna, se cuenta con registros de 329 especies de mamíferos (Solari *et al.*, 2013, 71% del país), en aves 974 especies (52% de la riqueza del país), en anfibios (Roa y Ruiz, 1993; Ruiz *et al.*, 1996; Acosta, 2000) 484 especies (69% del país) y en reptiles 274 especies (54% del país).

Tipos de vegetación

Tomando como base la documentación inicial de Rangel *et al.* (1997) y los trabajos detallados de ECOANDES en las tres cordilleras (Cleef *et al.*, 2003; Rangel *et al.*, 2005b, 2008) y contribuciones en otras áreas como el macizo central, transecto valle del Magdalena – volcán del Puracé (Rangel y Lozano 1986) y otras localidades de los Andes (Cantillo & Rangel, 2011; Rangel y Avella, 2011; Avella y Rangel, 2014), se presentan los tipos de bosque caracterizados con base en el enfoque fitosociológico en los tres ramales cordilleranos de Colombia.

Cordillera Occidental (Macizo del Tatamá)

Los bosques achaparrados de la franja altoandina entre 3300 y 3700 m en las dos vertientes del macizo, se agrupan en el orden fitosociológico Myrsino dependentis-Escallonietales myrtilloides que incluye la formación a nivel de alianza fitosociológica Desfontaineo parvifoliae-Ilicion supremae igualmente presente en las dos vertientes del macizo. La alianza agrupa a los bosques de *Weinmannia engleriana* y *Miconia gleasoniana* (Weinmannio englerianae-Miconietum gleasonianae) entre 3520 y 3700 m y a los bosques de *Clusia clusioides* y *Clethra fagifolia* (Clusio clusioides-Clethretum fagifoliae) entre 3300 y 3500 m. También se encuentran en la vertiente Occidental, los bosques de *Schefflera ferruginea* y *Miconia latifolia* (Schefflerio ferrugineae y Miconietum latifoliae) entre 3300 y 3440 m y los bosques de *Ocotea calophylla* y *Clusia multiflora* a 2860 m.

En la región andina entre 2500 y 3200 m en las dos vertientes, se establecen los bosques de la alianza fitosociológica de *Geonoma weberbaueri* y *Drimys granadensis* (Geonomo weberbauerii-Drimion granadensis) que incluye a los bosques de *Hedyosmum bonplandianum* y *Prunus integrifolia* (Hedyosmo bonplandiani-Prunetum integrifoliae) entre 2700 y 3130 m en las dos vertientes y a los de *Weinmannia trianaea* (Arthrostylidio venezuelae-Weinmannietum trianaea) entre 2910 y 3100 m en la vertiente Oriental. En la vertiente Oriental se encuentran los bosques de *Quercus humboldtii* (Pouterio lucumae-Quercetum humboldtii) entre 2100 y 2500 m.

Tabla 5. Familias de plantas con flores con mayor número de especies en macizos montañosos de la región Andina de Colombia

Familia	Cordillera Central Parque Nacional Natural los Nevados	Cordillera Oriental Macizo Sumapaz	Macizo Central Puracé	Cordillera Occidental Macizo Tatamá
Asteraceae	161	190	75	106
Orchidaceae	41	94	76	61
Rubiaceae	76	63	38	90
Poaceae	47	71	21	42
Melastomataceae	52	75	40	99
Leguminosae	55	46	5	52
Solanaceae	53	38	38	37
Piperaceae	55	30	40	49
Ericaceae	27	37	57	62
Euphorbiaceae	21	32	5	30
Araceae	40	29	12	40
Lauraceae	43	34	7	23
Bromeliaceae	10	35	10	36
Clusiaceae	20	38	5	37
Gesneriaceae	6	12	6	60
Moraceae	26	12	6	25
Rosaceae	26	32	14	12
Suma de las 17 familias más ricas	759 (47,3%)	868 (57,8%)	455 (43,8%)	861 (54,3%)
Resto de familias	844 (52,7%)	633 (42,2%)	583 (56,2%)	725 (45,7%)
Total	1603	1501	1038	1586
Área del macizo km ²	110.000*	>130.000*	ND	76.000*

* Superficie de toda la cordillera; no se tienen datos concretos sobre el área cubierta en los transectos.

En las regiones de vida subandina y tropical (2300 a 550 m) en las dos vertientes, se establece la vegetación de la gran formación a nivel de orden de los bosques dominados por *Elaeagia utilis* y *Ossaea bracteata* (Elaegio utilis-Ossaetalia bracteatae). Se diferencian las formaciones de palmares mixtos dominados por *Calatola costaricensis* y *Wettinia kalbreyeri* de la alianza fitosociológica Calatolo costaricensis-Wettinion kalbreyeri, entre 1350 y 2500 m en las dos vertientes, donde se reúnen a los bosques de *Guettarda chiriquensis* y *Weinmannia balbisiana* (Guettardo chiriquensis-Weinmannietum balbisiana) entre 1350 y 2500 m en la vertiente Occidental y a los palmares mixtos de *Aiphanes simplex* y *Ocotea ira* (Aiphano simplici-Ocoteetum irae) entre 1700 y 2150 m en la vertiente Oriental. La otra alianza fitosociológica es la de los bosques de *Cecropia peltata* y *Brosimum utile* (Cecropio peltatae-Brosimion utile) entre 550 y 1200 m en la vertiente Occidental, que incluye a los bosques de *Jacaranda hesperia* e *Inga pavonia* (Jacarando hesperiae e Ingetum pavoniae) entre 550 y 800 m; y a los bosques de *Trichipteris procera* y *Nectandra reticulata* (Trichiptero procerae-Nectandretum reticulatae) entre 800 y 1200 m.

En la región tropical de la vertiente Oriental, se encuentran los bosques de *Callicarpa acuminata* y *Ficus hartwegii* (Callicarpo acuminatae-Ficetum hartwegii) entre 1150 y 1700 en la vertiente Oriental.

Cordillera Central (Parque Nacional Natural Los Nevados)

Los bosques achaparrados de la franja altoandina entre 3250 y 3750 en la vertiente Occidental del macizo se agrupan en la alianza fitosociológica Neurolepido aristatae-Oreopanacion nitidi, que incluye a los bosques de *Gordonia speciosa* y *Weinmannia pubescens* (Gordonio speciosae-Weinmannietum pubescentes) entre 3250 y 3450 m; a los bosques de *Monochaetum lindenianum* y *Weinmannia mariquitae* (Monochaeto lindeniani-Weinmannietum mariquitae) entre 3450 y 3650 m y a los bosques de *Gynoxys baccharoides* y *Hesperomeles lanuginosa* (Gynoxyo-Hesperomeletum lanuginosae) entre 3550 y 3700 m.

En la vertiente Oriental, la vegetación entre 3300 y 3750 m, se agrupa en la alianza fitosociológica Diplostephio bicoloris-Hesperomelion lanuginosae, donde se incluyen a los bosques de *Hedyosmum bonplandianum* (Chusqueo

scandentis-Hedyosmetum bonplandiani) entre 3300 y 3500 m y a los bosques bajos-matorrales de *Gynoxys baccharoides* y *Diplostegium floribundum* (Gynoxyo baccharoides-Diplostegietum floribundi) entre 3600 y 3750 m. En la región andina entre 2800 y 3250 m se establecen los bosques de *Weinmannia rollottii*, alianza fitosociológica (Chusqueo scandentis-Weinmannion rollottii), que incluye a los bosques de *Tovomita guianensis* y *Clusia multiflora* (Tovomito guianensis-Clusietum multiflorae) entre 2800 y 3050 m y a los de *Brunellia goudotii* (Chusqueo scandentis-Brunellietum goudotii) entre 3050 y 3250 m.

Entre 2500 y 3110 m se establecen los bosques de *Quercus humboldtii*, alianza fitosociológica (Monotropo uniflorae-Quercion humboldtii) que incluye a los bosques de *Quercus humboldtii* con *Clusia minor* (Clusio minoris-Quercetum humboldtii) entre 2500-2800 m y a los de *Quercus humboldtii* con *Weinmannia magnifolia* (Weinmannio magnifoliae-Quercetum humboldtii) entre 2940 y 3110 m.

En la vertiente Occidental en la región de vida subandina entre 1125 y 2400 (2600) m se establecen los bosques de *Palicourea angustifolia* y *Hedyosmum racemosum* (Palicourea angustifoliae-Hedyosmion racemosi) que incluye a los bosques de *Ocotea discolor* y *Huetea glandulosa* (Ocoteo discoloris-Hueteetum glandulosae) entre 1000 y 1800 m y a los de *Brunellia occidentalis* y *Morus insignis* (*Brunellio occidentalis- Moretum insignis*) entre 1850 y 2400-2600 m.

En la vertiente Oriental, entre 1400 y 2400 m se establecen los bosques de *Hedyosmum racemosum* y *Nectandra caucana* alianza fitosociológica (Hedyosmo racemosi-Nectandron caucanae) entre 1400 y 2500 m, donde se agruparon a los bosques de *Chrysochlamys dependens* y *Nectandra globosa* (Chrysochlamydo dependentis-Nectandretum globosae) entre 1400 y 1760 m y a los bosques de Lauraceas con *Nectandra acutifolia* y *Nectandra caucana* (Nectandretum acutifolio-caucanae) entre 1750 y 2500 m.

En la región de vida tropical entre 300 (vertiente Oriental) y 1000 m (vertiente Occidental), se establecen los bosques de *Casearia corymbosa* y *Randia aculeata*, formación fitosociológica del Caseario corymbosae-Randion aculeatae, con los bosques de *Amyris pinnata* y *Croton glabellus* (Amyro pinnatae-Crotonetum glabellae) a 1000 m en la vertiente Occidental y los de *Mayna suaveolens* y *Casearia corymbosa* (Mayno suaveolentis-Casearietum corymbosae) entre 300 y 600 m en la Oriental. También se presenta en esta región de vida y parcialmente en franjas de la región de vida subandina en la vertiente Oriental, la formación de los bosques de *Acalypha villosa* y *Carludovica palmata* de la alianza fitosociológica (Carludovico palmatae-Acalyphion villosae) entre 600 y 1400 m con los bosques de *Ardisia foetida* y *Cupania latifolia* (Ardisio foetidae-Cupanietum latifoliae) entre 600 y 1050 m y los de *Protium macrophyllum* y *Rheedia madruno* (Protio macrophyllae-Rheedietum madruñae) entre 1050 y 1400 m.

Cordillera Oriental (Macizo del Sumapaz)

Los bosques y selvas entre 470 y 3500 m en las dos vertientes del macizo, se agrupan en la gran formación (clase fitosociológica) Palicourea leuconerae- Cybianthetea iteoidis que incluye dos formaciones a nivel de orden fitosociológico:

Orden uno (1) Alchorneo glandulosae-Cybianthetalia iteoidis entre 470 y 2100 m en las dos vertientes, que engloba en la vertiente Occidental a la alianza fitosociológica Astronio graveolentis-Malpighion glabrae entre 470 y 1625 m, con los bosques de *Randia acuminata* y *Machaerium capote* (Randio acuminatae-Machaerietum capotae) entre 470 y 650; los bosques de *Cordia polycephala* - *Matayba* cf. *elegans* (Cordio polycephalae-Mataybetum elegantis) entre 900 y 1050 m y los bosques de *Oreopanax acerifolius* (Anthurio crassinervi-Oreopanecetum acerifolii) entre 1540 y 1625 m.

También se encuentra en esta vertiente (Occidental), la formación de los boques de roble de *Alchornea glandulosa* y *Quercus humboldtii* (Alchorneo glandulosae-Quercetum humboldtii) entre 1200 y 2100 m de altitud. Otros tipos de bosque que igualmente se establecen en esta vertiente, son los de *Mauria biringo* (Thibaudio rigidiflorae-Maurietum cf., birringae) entre 2180 y 2300 m; el palmar mixto de *Ceroxylon alpinum* y *Calatola costaricensis* a 2450 m; los bosques de *Clusia elliptica* e *Ilex pernervata* (Clusio elipticae-Ilicetum pernervati) entre 2730 y 3300 m y los bosques de *Polylepis quadrijuga* y *Weinmannia reticulata* a 3500 m.

En la vertiente Oriental se establece la alianza fitosociológica Chamaedoreo pinnatifrondis-Matision cornucopiae entre 930 y 2450 m donde se agrupan a los bosques de *Corytoplectus capitatus* y *Matisia cornu-copiae* (Corytoplecto capitati-Matisietum cornucopiae) entre 930 y 1900 m y a los bosques de *Drimys granadensis* y *Weinmannia rollottii* (Drimo granadensis-Weinmannietum rollottii) entre 2100 y 2450 m. Entre 550 y 700 m se encuentran los bosques tropicales de *Cassia moschata* (Costo-Cassietum moschatae).

Orden dos (2) Clusio magnifoliae-Cybianthetalia iteoides en la vertiente Oriental, entre 2900 y 3800 m con la formación (alianza fitosociológica) Neurolepido apertae-Miconion jahnii entre 2900 y 3800 m, donde se agrupan los bosques de *Weinmannia reticulata* y *Weinmannia rollottii* entre 2900 y 3100 m y los bosques de *Neurolepis aperta* y *Myrsine dependens* (Neurolepido apertae-Myrsinetum dependentis) entre 3200 y 3800 m.

Ecosistemas

Cordillera Occidental – Macizo del Tatamá (Van der Hammen, 2005).

Vertientes Occidental y Oriental

Ecosistema de los palmares mixtos de *Calatola costaricensis* y *Wettinia kalbreyeri* (Calatolo-Wettinon) entre 1350 y 2500 m de altitud.

Ecosistema de los palmares mixtos de *Geonoma weberbaueri* y *Drimys granadensis* (Geonoma-Drimion) entre 2500 y 3200 m de altitud.

Ecosistema de los bosques achaparrados de *Ilex suprema* y *Desfontainia parvifolia* (complejo de ecosistemas del Desfontainio-Ilicion) entre 3300 y 3700 m de altitud.

Ecosistema de los bosques de *Clusia clusioides* y *Clethra fafifolia* (Clusio-Clethretum) entre 3300 y 3500 m de altitud.

Ecosistema de los bosques achaparrados de *Miconia gleasoniana* y *Weinmannia engleriana* (Weinmannio englerianae-Miconietum) entre 3520 y 3700 m de altitud.

Vertiente Occidental.

Ecosistema de los bosques de *Cecropia* sp. y *Brosimum utile* (Cecropio-Brosimion utilis) entre 450 y 1250 m de altitud.

Ecosistema de los bosques de *Ocotea calophylla* y *Clusia multiflora* (Ocoteo-Clusion) entre 2500 y 2860 m de altitud.

Ecosistema de los bosques enanos de *Schefflera bejucosa* y *Miconia latifolia* (Schefflero-Miconietum) entre 3300 y 3400 m .

Vertiente Oriental.

Ecosistema de los bosques de *Ficus hartwegii* con *Callicarpa acuminata* (Callicarpo-Ficetum) entre 1150 y 1700 m de altitud.

Ecosistema de los bosques de *Quercus humboldtii* con *Pouteria lucuma* (Pouterio-Quercetum) entre 2100 y 2500 m.

Cordillera Central-Parque Nacional Natural Los Nevados (Van der Hammen, 2003)

Vertientes Occidental y Oriental

Ecosistema de los bosques de *Casearia corymbosa* y *Randia aculeata* (Caseario-Randion) entre 300 y 1100 m de altitud.

Vertiente Occidental.

Ecosistema de los bosques de *Palicourea angustifolia* y *Hedyosmum racemosum* (Palicoureo-Hedyosmion) entre 1125 y 2800 m.

Ecosistema de los bosques de *Weinmannia rollottii* con *Chusquea scandens* (Chusqueo-Weinmannion rollottii) entre 2800 y 3050 m.

Ecosistema de los bosques de *Oreopanax nitidus* y *Neurolepis aristata* (Neurolepido-Oreopanacion) entre 3400 y 3700 m.

Vertiente Oriental.

Ecosistema de los bosques de *Acalypha villosa* y *Carludovica palmata* (Carludovico-Acalyphion) entre 600 y 1400 m de altitud.

Ecosistema de los bosques de *Hedyosmum racemosum* y *Nectandra caucana* (Hedyosmo-Nectandron) entre 1400 y 2500 m de altitud.

Ecosistema de los boques de *Quercus humboldtii* y *Monotropa uniflora* (Monotropo-Quercion) entre 1800 y 2600 m de altitud.

Ecosistema de los bosques de *Clethra rugosa* y especies de *Weinmannia* (Clethrion) entre 2800 y 3300 m.

Ecosistema de los bosques de *Hesperomeles lanuginosa* y *Diplostephium bicolor* (Diplostephio-Hesperomelion) entre 3300 y 3750 m

Cordillera Oriental-Macizo del Sumapaz (Van der Hammen, 2008).

Vertiente Occidental

Ecosistema de los bosques de *Astronium graveolens* y *Malpighia glabra* (Astronio-Malpighion) entre 400 y 1750 m de altitud.

Ecosistema de los bosques de *Quercus humboldtii* con *Alchornea glandulosa* (Quercion) entre 1200 y 2100 m.

Ecosistema de los bosques de *Mauria biringo* y *Thibaudia rigidiflora* (Thibaudio-Maurietum) entre 2050 y 2400 m.

Ecosistema de los palmares mixtos de *Calatola costaricensis* y *Ceroxylon alpinum* a 2475 m.

Ecosistema de los bosques de *Clusia elliptica* e *Ilex pernervata* (Clusio-Iliceretum) entre 2730 y 3300 m.

Ecosistema de los bosques de *Polylepis quadrijuga* y *Weinmannia reticulata* a 3500m.

Vertiente Oriental

Ecosistema de los bosques de *Cassia moschata* y *Costus* sp. (Costo-Cassietum) entre 550 y 700 m de altitud.

Ecosistema de los bosques de *Matisia cornu-copiae* y *Corytoplectus capitatus* (Corytoplecto-Matisietum) entre 930 y 1900 m.

Ecosistema del bosque-palmar de *Matisia cornu-copiae* y *Chamaedorea pinnatifrons* (Chamaedoreo-Matision) entre 930 y 2450 m.

Ecosistema de los bosques de *Drimys granadensis* y *Weinmannia rollottii* (Drimo-Weinmannietum rollottii) entre 2100 y 2450 m.

Ecosistema de los bosques de *Weinmannia reticulata* y *Weinmannia rollottii* entre 2900 y 3100 m.

Ecosistema de los bosques achaparrados de *Miconia jahnii* y *Neurolepis aperta* entre 2900 y 3500 m.

Distribución de la precipitación y de la riqueza de las plantas con flores en el gradiente altitudinal

Hay diferencia en los montos anuales de lluvia según la vertiente y las regiones de vida. Las vertientes exteriores

en la cordillera Occidental (costado que mira al Pacífico) y Oriental (costado que mira a los llanos) y en la central (vertiente expuesta al río Magdalena), tienen valores mayores que los de las vertientes interiores. Entre las particularidades de la distribución de las lluvias, cabe resaltar los muy altos valores en las regiones de vida tropical y andina de la vertiente Occidental de la cordillera Occidental. En general hay tendencia a que la región de vida subandina (>1100 – 2200- 2400 m) presente los valores mayores de lluvia, excepto en la vertiente Occidental de la cordillera Occidental (Tatamá). En la región de vida tropical, la temperatura máxima es 32.2 °C, la mínima 15.2 y la media 22.4. Obviamente con el progreso en altitud disminuyen los valores y en la región Andina se presenta temperatura máxima de 18.6, mínima de 4 y promedio de 11.5. Los tipos de clima según Thornthwaite incluyen las clases seco, semihúmedo y muy húmedo hasta los muy húmedos y superhúmedos de la media y alta montaña (Rangel *et al.*, 2005c; Rangel y Arellano, 2008).

En los tres macizos considerados, el mayor número de especies de plantas con flores (1603) se encontró en el P.N.N. Los Nevados. La mayor expresión de la riqueza vegetal (600 especies) se encontró en la región subandina, seguida por la andina (490 especies) y por la tropical (120 especies). En el macizo del Tatamá (c. Occidental) se encontraron 1586 especies de plantas con flores, de las cuales la mayoría (697) se concentraban en la región subandina. En el Macizo de Sumapaz (c. Oriental) se registraron 1501 especies de plantas con flores, de las cuales la mayoría (921) crecían en la región subandina. Esta condición (concentración de la riqueza de plantas con flores) se asocia directamente con la mayor precipitación, no obstante que en esta región de vida(subandina), la pérdida de la cobertura vegetal (bosques originales) alcanza valores exageradamente altos (Rangel, 2000b, 2005/2006).

Región del páramo

Riqueza de las plantas con flores: La presentación de los resultados y la discusión se hacen en torno a la condición local (Colombia), que se compara con la de todos los países de la región biogeográfica, excepto Bolivia. Como fuente de referencia para las comparaciones figuran las contribuciones de Luteyn (1999), quien registró 3045 especies de plantas con flores para toda la región biogeográfica del páramo y de Rangel (2000c) quien mencionó para Colombia 3379 especies, cifra que se ha reducido a 3173 especies. Al combinar los dos inventarios se alcanza un número aproximado de 4696 especies. Sklenar *et al.* (2005) estimaron en 3595 el número de especies de plantas con flores para toda la región. Tomando en cuenta las diferencias de nuestras estimaciones en la riqueza de familias importantes con las de Sklenar *et al.* (2005), podríamos acercarnos a una cifra ponderada de 3700 especies para el páramo global desde Costa Rica

hasta el Perú. En la Tabla 6 se enumeran las familias y los géneros con mayor riqueza en Colombia y en toda la región biogeográfica.

La revisión más reciente de las cifras mencionadas por Rangel (2000c) permitió documentar la presencia de 3173 especies de plantas con flores de 566 géneros y 118 familias, de las cuales las que presentan mayor número de géneros y especies son Asteraceae (100 géneros / 711 especies), Orchidaceae (57/580), Poaceae (40/148), Melastomataceae (12/112) y Bromeliaceae (7/98). En el páramo colombiano, Orchidaceae es la segunda familia más rica con 580 especies, por el contrario para toda el área del páramo tiene valores bajos en la lista de Sklenar *et al.* (2005). Otros valores altos en Colombia se presentan en Bromeliaceae, Apiaceae, Rubiaceae, Lamiaceae y Piperaceae.

Los géneros con mayor número de especies son *Miconia*, *Diplostegium*, *Espeletia*, *Monticalia*, *Hypericum* y *Senecio*. Géneros de Orquídeas como *Epidendrum* y *Pleurothallis* muestran en el páramo colombiano valores altos en comparación con los del páramo global (Sklenar *et al.* 2005).

El patrón de riqueza a nivel de familia que se detectó en las 20 familias mejor representadas significa el 78% de la riqueza en el páramo colombiano y el 69% en el páramo global, mientras que el patrón de los 28 géneros más ricos alcanza el 29 y 31% respectivamente.

Riqueza en otros grupos de la flora y de la fauna (varios autores en Rangel-Ch., ed., 2000a): En helechos se encontraron registros de 317 especies que significan el 21% de la riqueza del grupo en Colombia. En hepáticas se poseen registros de 428 especies, 51% de la riqueza del país; en musgos de 457 especies, 47% de la riqueza del país y en líquenes de 361 especies, 23% de la riqueza del país.

En la fauna, los grupos con mayor número de especies son los mamíferos con 70 especies y los anfibios con 90 especies que representan el 14 y el 13% de la riqueza del país. Se cuenta con registros de 154 especies de aves, 8% de la riqueza del país. El grupo más pobremente representado es el de los reptiles con 16 especies, 3% de la riqueza del país.

Tipos de vegetación: Se estima en 295 los tipos de vegetación (Rangel, 2000c; Pinto, 2010; Pinto y Rangel, 2010a), con composición florística y distribución geográfica definida. Predominan los matorrales (96 tipos), los pajonales (42), los prados (40) y los frailejonales (32). Otros tipos incluyen a los bosques achaparrados (16), los chuscales (15), rosetales (6) y a la vegetación de las turberas, pantanos y acuática (48). El esbozo de la base de datos sobre la vegetación del páramo de Colombia y un ejemplo del enfoque fitosociológico con el esquema sintaxonómico que permitirá conocer en definitiva el arreglo de las comunidades vegetales del páramo, según la composición florística fue recientemente publicado por Rangel y Pinto (2012).

Tabla 6. Familias y géneros de plantas con flores más ricos en el área biogeográfica del páramo y en la región paramuna de Colombia.

Familia	Colombia (Rangel 2000c, 2006)	Páramo global (Sklenar et al., 2005)	Género	Colombia	Sklenar et al., (2005)
	Géneros/especies	Géneros/especies		Especies	
Asteraceae	100/711	113/973	<i>Epidendrum</i>	65	(>27) 65
Orchidaceae	57/580	27/>100	<i>Miconia</i>	61	54
Poaceae	40/148	47/231	<i>Diplostephium</i>	59	73
Melastomataceae	12/112	9/113	<i>Espeletia</i>	60*	67 - 77
Bromeliaceae	7/98	6/88	<i>Pleurothallis</i>	50	(>15) 50
Ericaceae	18/88	15/79	<i>Monticalia</i>	47	111
Scrophulariaceae	19/86	14/140	<i>Hypericum</i>	46	56
Apiaceae	19/73	15/62	<i>Senecio</i>	43	67
Cyperaceae	20/69	8/74	<i>Lupinus</i>	38	56
Rubiaceae	15/68	6/25	<i>Solanum</i>	30	43
Fabaceae	13/65	9/77	<i>Ageratina</i>	28	40
Rosaceae	11/62	10/76	<i>Baccharis</i>	28	52
Lamiaceae	10/53	8/42	<i>Carex</i>	27	32
Gentianaceae	5/50	4/94	<i>Weinmannia</i>	27	23
Solanaceae	10/47	8/59	<i>Gynoxys</i>	25	49
Hypericaceae	1/46	1/56	<i>Valeriana</i>	25	58
Brassicaceae	11/46	14/73	<i>Geranium</i>	24	46
Piperaceae	2/37	2/20	<i>Lachemilla</i>	24	34
Campanulaceae	6/30	6/23	<i>Calamagrostis</i>	21	35
Geraniaceae	2/26	3/49	<i>Calceolaria</i>	16	65
Suma de las (20) familias más ricas	2495 (78%)	2454 (69%)	Suma de los (20) géneros más ricos	744 (23%)	1086 (30%)
Resto de familias	678 (22%)	1141 (31%)	Total general	3173	3595

*Diazgranados, 2012.

Ecosistemas

Cordillera Occidental (Macizo del Tatamá, con base en Pinto y Rangel, 2010b)

Vertientes Occidental y Oriental

Ecosistema del pajonal de *Calamagrostis effusa* y *Rhynchospora aristata* entre 3500 y 3550 m de altitud.

Ecosistema del chuscal-matorral de *Chusquea tessellata* con *Diplostephium schultzii* entre 3420 y 3670 m.

Ecosistema del chuscal-matorral de *Chusquea tessellata* con *Diplostephium rupestre* entre 3400 y 4100 m.

Ecosistema del pajonal de *Calamagrostis effusa* y *Sphagnum magellanicum* entre 3600 y 3770 m.

Cordillera Central (Parque Nacional Natural Los Nevados, Van der Hammen, 2003)

Vertientes Occidental y Oriental

Ecosistema del pastizal-frailejónal de *Calamagrostis effusa*, *Calamagrostis recta* y *Espeletia hartwegiana* (Espeletio-

Calamagrostietalia effuso rectae) entre 3900 y 4200 m de altitud.

Ecosistema de los pajonales de *Festuca dolichophylla* y *Calamagrostis effusa* (Festuco-Calamagrostion effusae) entre 4000 y 4200 m.

Ecosistema del pastizal-herbazal de *Cerastium subspicatum* y *Calamagrostis recta* (Cerastio-Calamagrostion rectae) entre 3900 y 4250 m.

Ecosistema del pajonal de *Festuca breviaristata* y *Agrostis araucana* (Festuco-Agrostion) entre 4300 y 4470 m.

Ecosistema del pastizal-herbazal de *Agrostis foliata* y *Cerastium floccosum* (Agrostio-Cerastion) entre 4150 y 4600 m.

Cordillera Oriental (Macizo de Sumapaz, Van der Hammen, 2008)

Vertientes Occidental y Oriental

Ecosistema del matorral de *Baccharis macrantha* y *Rumex tolimensis* (Rumico-Baccharidetum) entre 3600 y 3650 m de altitud.

Ecosistema de las plantas en cojines y rosetas basales de *Oreomyrrhis andicola* y *Azorella multifida* (Oreomyrrido-Azorellion) entre 400 y 4200 m de altitud.

Ecosistema de los frailejonales de *Espeletia grandiflora* con *Rhynchospora macrochaeta* (Rhynchosporo-Espeletion grandiflorae) entre 3300 y 4200 m de altitud.

Ecosistema del chuscal-matorral de *Chusquea tessellata* con *Hypericum lancioides* (ecosistema del complejo de *Hypericum* y *Chusquea*) entre 3150 y 4000 m de altitud.

La distribución de la riqueza de las familias de las plantas con flores en los países de la región biogeográfica del páramo

En la Tabla 7 se muestran los valores del número de especies en las familias más ricas en la flora paramuna en los países que abarca su distribución geográfica. El país con mayor número de especies es Colombia (3173), seguido por Ecuador (1678). El país con menor representación es Panamá con 200 especies. Las familias más ricas en especies son Asteraceae, Orchidaceae, Poaceae y Melastomataceae. El patrón de riqueza de las diez familias más ricas supera en todos los casos más del 50%, con lo cual se configura un carácter bastante distintivo para esta flora de alta-montaña.

A nivel de géneros (Tabla 8) *Monticalia* (*Pentacalia*), *Lupinus*, *Hypericum*, *Miconia*, *Carex*, *Agrostis* y *Diplostephium* son los más ricos en todos los países, con una mayor expresión en el núcleo de páramos de Colombia, Venezuela y Ecuador. Otro grupo de géneros conformados por *Calceolaria*,

Valeriana, *Gentianella*, *Poa*, *Calamagrostis* y *Ageratina*, presentes en todos los países muestran valores mayores en el núcleo de páramos del Sur (Ecuador y Perú). *Espeletia* alcanza su máxima riqueza en los páramos colombianos y está presente también en Venezuela y en Ecuador.

Riqueza-distintividad de las plantas con flores del páramo según países

La mayor concentración de especies 3173 (86% de la riqueza total del páramo) se presenta en Colombia (16204 Km² de superficie); le sigue Ecuador (20000 Km²) con 1678 especies, que representan el 45% de la riqueza global. En distintividad biológica, la condición nacional está relacionada con la relación entre el número de especies restringidas y la riqueza a nivel de país. La mayor expresión de la distintividad biológica se presenta en los páramos de Colombia, 47% a nivel nacional y 41% a nivel global, seguido por Ecuador 42% a nivel nacional y 45% a nivel global (Rangel, 2006).

Cuando se comparan los inventarios de las plantas con flores de los diferentes países, los valores más altos en cuanto a similitud se encuentran entre Colombia y Venezuela, que comparten 840 especies (16%); Colombia y Ecuador comparten 777 especies (15%). En la condición Ecuador-Perú-Colombia, páramos del Sur, se comparten 333 especies (6%), valor mayor que la condición Colombia-Costa Rica-Panamá páramo del Norte, con 48 especies (0.9%). Entre Colombia y Perú se comparten 430 especies (8.3%) y entre Ecuador-Perú 493 especies (9%).

Tabla 7. Patrón de la riqueza según familias en los diferentes países de la región biogeográfica del páramo

	Costa Rica	Panamá	Colombia	Venezuela	Ecuador	Perú	Páramo global
	72 familias	54 familias	118 familias	95 familias	92 familias	103 familias	127 familias
Familias	Especies	Especies	Especies	Especies	Especies	Especies	Especies
Asteraceae	73	25	711	261	339	282	973
Orchidaceae	18	3	580	200	123	23	101
Poaceae	52	21	148	179	148	121	231
Melastomataceae	8	2	112	49	82	24	113
Bromeliaceae	7	5	98	42	23	28	88
Ericaceae	12	7	88	32	43	14	79
Scrophulariaceae	18	12	86	34	75	91	140
Cyperaceae	19	10	69	39	44	29	74
Rubiaceae	11	8	68	26	31	14	25
Apiaceae	16	10	73	29	34	23	62
Suma de las 10 familias	234 (56%)	103 (51%)	2033 (64%)	891 (62%)	942 (56%)	679 (53%)	1886 (52%)
Resto	182	97	1140	546	736	558	1814
Totales	416	200	3173	1437	1678	1207	3700

Fuentes: Brako y Zaruchi (1993); Jorgensen y León (1999); Luteyn (1999), Dorr *et al.* (2000), Vargas y Sánchez (2005), Briceño y Morillo (2002, 2006); Rangel (2000c, 2006).

Tabla 8. Riqueza a nivel genérico en los países del área biogeográfica del páramo.

	Costa Rica 216 g 416 sp	Panamá 133 g 200 sp	Colombia 572 g 3173 sp	Venezuela 390 g 1437 sp	Ecuador 388 g 1678 sp	Perú 376 g 1207 sp	Páramo global
<i>Monticalia (Pentacalia)</i>	2	2	47	35	16	6	111
<i>Lupinus</i>	3	2	38	16	26	10	56
<i>Hypericum</i>	8	3	46	21	16	10	56
<i>Miconia</i>	3	1	61	22	51	12	54
<i>Carex</i>	8	2	27	16	17	12	32
<i>Agrostis</i>	5	1	18	19	14	8	24
<i>Gaultheria</i>	2	2	14	10	15	6	19
<i>Gnaphalium</i>	6	2	16	11	11	6	18
<i>Diplostegium</i>	1	1	59	10	22	13	73
<i>Lachemilla</i>	6	2	24	21	24	16	34
<i>Espeletia</i>	0	0	60	13	1	0	67
<i>Senecio</i>	5	1	43	5	10	98	67
<i>Calceolaria</i>	6	2	16	7	35	50	65
<i>Valeriana</i>	3	2	25	15	25	38	58
<i>Gentianella</i>	0	0	10	2	28	55	51
<i>Poa</i>	4	2	9	8	10	33	20
<i>Calamagrostis</i>	3	2	21	22	21	40	35
<i>Baccharis</i>	0	0	28	8	27	20	52
<i>Ageratina</i>	8	6	28	9	17	12	40
<i>Festuca</i>	8	4	14	11	12	35	40
<i>Oritrophium</i>	0	0	3	8	5	5	19
<i>Ranunculus</i>	4	1	13	8	10	7	16
<i>Rubus</i>	5	2	16	3	13	8	14
<i>Castilleja</i>	4	3	9	6	7	8	13
<i>Chusquea</i>	5	2	11	3	4	2	12
<i>Rhynchospora</i>	5	3	12	9	2	2	10
<i>Vaccinium</i>	4	3	3	3	2	2	8
Suma de los géneros mas ricos	108 (26%)	51 (29%)	671 (21%)	321 (22%)	641 (38%)	514 (42%)	

Fuentes: Luteyn (1999), Dorr *et al.* (2000), Jorgensen y León (1999), Brako y Zaruchi (1993), Briceño y Morillo (2002, 2006), Rangel (2000c), Sklenar *et al.* (2005), Diazgranados (2012).

Tipos de páramos según los montos de la precipitación en Colombia.

Rangel (2000b) con base en la caracterización de los montos anuales de precipitación en 80 estaciones climatológicas, propuso las siguientes clases de páramos en Colombia: Pluviales: monto anual de precipitación >4061 mm, localidad representativa Torre de San Francisco, macizo colombiano departamento del Putumayo. Superhúmedo: monto anual de precipitación entre 2919 mm y 3492 mm, localidad representativa, La Cumbre en el departamento de Antioquia, cordillera Central. Muy húmedos: monto anual de precipitación entre 2345 mm y 2918 mm, localidad

representativa Chuza en la cordillera Oriental departamento de Cundinamarca. Húmedos: monto anual de precipitación entre 1771 mm y 2344 mm, localidad representativa Laguna San Rafael departamento del Cauca. Semihúmedos: monto anual de precipitación entre 1197 mm y 1770 mm, localidad representativa Palacios Guasca en la cordillera Oriental departamento de Cundinamarca. Secos: monto anual de precipitación entre 623.5 mm y 1196.5 mm, localidad representativa Boqueron departamento de Tolima, cordillera Central y Berlín departamento de Santander, cordillera Oriental con 623.5 mm, probablemente uno de los valores más bajos en todo el páramo colombiano.

La precipitación y la distribución de la riqueza en las franjas del páramo colombiano

Los valores mayores en la riqueza en plantas con flores (1783), en los tipos de vegetación (75) y en los grupos de la fauna como aves (117), en anfibios (49) y en mamíferos (44), junto con mayor valor en el monto anual de precipitación (1716 mm), se presentan en el subpáramo (3201-3500 m de altitud). Los menores valores (455 especies) de plantas con flores, 87 tipos de vegetación, aves (46), anfibios (5) y mamíferos (1), junto con un monto anual de precipitación de 1229 mm, se presentan en el superpáramo, áreas con situaciones muy contrastes, extensas superficies desprovistas de vegetación y fluctuaciones marcadas de temperatura, congelación durante la noche y valores muy altos durante el día (Sturm y Rangel, 1985; Rangel, 2000b).

Discusión - consideraciones finales

Riqueza de la flora: Entre las regiones naturales de Colombia, la Andina o cordillerana es la que presenta mayor concentración de la biodiversidad con cerca de 11.500 especies de plantas con flores, 914 de musgos, 756 de hepáticas,

1396 de líquenes y 1050 de helechos. Le sigue la región de la Amazonía con cerca de 7.600 especies de plantas con flores, 510 de helechos, 322 de líquenes, 174 de musgos y cerca de 100 de hepáticas. En el Chocó biogeográfico se cuenta con 4525 especies de plantas con flores, además de 132 de musgos, 189 de líquenes, 170 de hepáticas y 425 de helechos. Los valores menores de riqueza, se presentan en la Orinoquia con 4347 especies de plantas con flores, 254 de helechos, 130 de líquenes y 86 de musgos.

En las plantas con flores (Tabla 9) las familias Orchidaceae (205 géneros / 3588 especies), Asteraceae (202/1420), Rubiaceae (109/1214), Melastomataceae (68/948) y Poaceae (183/907) muestran que el patrón de riqueza a nivel mundial, igualmente se repite en Colombia. Las 40 familias más ricas representan el 62.9% de la riqueza a nivel del país y a nivel del mundo 62.1%.

Riqueza de la fauna: Los registros de 974 especies de aves, 484 de anfibios, 274 de reptiles y 329 de mamíferos posicionan a la región andina en el primer lugar. Le sigue en importancia, la región del Caribe con 917 especies de aves, 104 de anfibios, 198 de reptiles y 188 de mamíferos.

Tabla 9. Las familias de plantas con flores más ricas en Colombia y en el mundo

		Colombia		Mundo			Colombia		Mundo
Familias		Géneros	Especies	Especies	Familias		Géneros	Especies	Especies
1	Orchidaceae	205	3588	30000	22	Acanthaceae	32	202	2500
2	Asteraceae	202	1420	20000	23	Caesalpiniaceae	39	200	2700
3	Rubiaceae	109	1214	6500	24	Ericaceae	23	200	4000
4	Melastomataceae	68	948	4000	25	Sapindaceae	18	200	1700
5	Poaceae	183	907*	11000	26	Bignoniaceae	50	194	800
6	Araceae	22	650*	1800	27	Myrtaceae	15	165*	3000
7	Piperaceae	7	604	1700	28	Passifloraceae	1	154	650
8	Gesneriaceae	34	520	2500	29	Scrophulariaceae	33	130	3000
9	Fabaceae	97	510	12000	30	Sapotaceae	12	130	800
10	Bromeliaceae	22	502	2000	31	Verbenaceae	19	120	2600
11	Euphorbiaceae	75	438	7000	32	Chrysobalanaceae	6	116	525
12	Solanaceae	42	405	3000	33	Araliaceae	4	105	1400
13	Cyperaceae	37	363	5000	34	Convolvulaceae	18	105	1700
14	Lauraceae	15	350	2600	35	Moraceae	22	101	1000
15	Mimosaceae	32	345	2500	36	Heliconiaceae	1	100	100
16	Annonaceae	27	280	2300	37	Cactaceae	26	82	2000
17	Apocynaceae	55	260	1600	38	Lecythidaceae	6	77	300
18	Clusiaceae	20	245	1200	39	Apiaceae	23	56	3000
19	Arecaceae	44	231	1500	40	Amaranthaceae	14	49	900
20	Malpighiaceae	35	204	1200	Suma 40 familias			16673 (62,9%)	155275 (62,1%)
21	Lamiaceae	23	203	3200	Total			26500	250000

Fuentes: *Natalia Castaño; Carlos Parra (cp), Giraldo-C. (2011).

Variabilidad climática: De las tierras bajas, cálidas o regiones extra-andinas, la que presenta valores mayores en precipitación es el Chocó biogeográfico, mientras que los valores menores se presentan en el Caribe. Los promedios mensuales de lluvia varían entre 437.2 mm en el Chocó, 259.9 mm en la Amazonia, hasta 185 mm en el Caribe, donde se presentan los valores mayores en temperatura media (27.4 °C), mientras que en las otras regiones los valores fluctúan entre 25.3 °C en la Amazonia y 25.9 °C en el Chocó biogeográfico. La evaporación (mm) mensual es mayor en el Caribe (166 mm) y en el Chocó se presenta el valor más bajo con 24 mm. Los tipos de clima según Thornthwaite que predominan en el Chocó y la Amazonia son húmedos, muy húmedos y superhúmedos. En la Orinoquia superhúmedos, húmedos y moderadamente húmedos y en el Caribe el mosaico es más variado con climas desde superhúmedos hasta áridos.

En el gradiente topográfico, la región subandina es la más húmeda y una característica distintiva, es que en las partes altas en la región del páramo en Colombia, los montos de precipitación son relativamente altos cuando se les compara con otras montañas neotropicales. En todas las regiones naturales de Colombia es muy clara la existencia de patrones latitudinales y altitudinales muy bien definidos en cada una de las regiones naturales.

Riqueza de la vegetación

En la Figura 1, se muestra de manera esquemática la riqueza a nivel beta o de los tipos de vegetación. De los cerca de 1200 tipos de vegetación descritos o mencionados en la literatura, en la región cordillerana (Andina) se concentra la mayor riqueza con 571 tipos. En el páramo hay una mayor variabilidad (295 tipos), resultado que probablemente se asocia con las variaciones en la fisiografía y en las

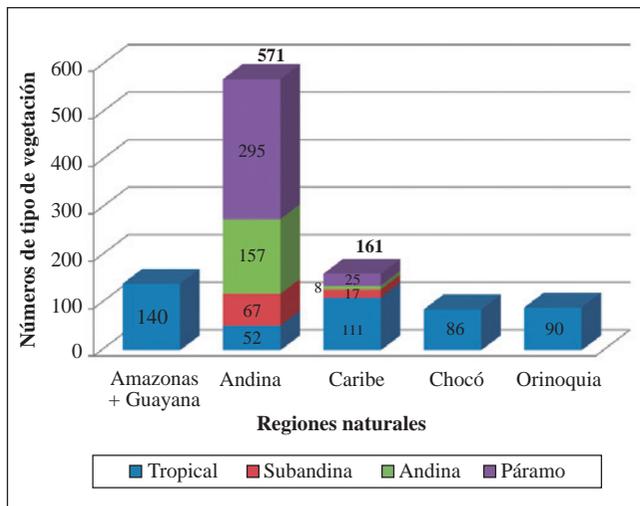


Figura 1. Distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia

condiciones climáticas. De las regiones naturales extra-andinas, la más rica es el Caribe, en donde la presencia de macizos montañosos altos incrementa la riqueza de la vegetación de la planicie donde se presentan climas desde el árido (La Guajira) hasta los superhúmedos pluviales del Sur del departamento de Córdoba.

Ecosistemas

Para todo el país excepto la región amazónica, hasta ahora se han caracterizado 140 ecosistemas; en el Caribe (54) se presenta la mayor riqueza seguida por la región Andina o cordillerana (44), en la Orinoquia se definieron 22 y en el Chocó biogeográfico 20.

Significado de la Biodiversidad de Colombia

A nivel regional

Los valores que se han registrado para las diferentes regiones naturales de Colombia son más altos que los de áreas geográficas similares, por ejemplo cuando comparamos la riqueza vegetal y animal de la Orinoquia con la de los llanos venezolanos o cuando solamente comparamos aspectos de la flora y la vegetación con áreas con características generales similares como las sabanas del Beni y del Espíritu santo en Bolivia o con las zonas de tierras bajas en áreas de Centroamérica como Costa Rica e inclusive México (Rangel & Minorta, 2014).

El Chocó biogeográfico de Colombia es más rico que las áreas de esta región biogeográfica en Centroamérica y en el Ecuador.

Las áreas del Caribe de Colombia incluyen buena parte de la riqueza biológica de otros países de la cuenca como Venezuela e inclusive sus valores superan a los de diversos países del globo (Rangel, 2012b).

En la región paramuna de Colombia está representada el 85% de la riqueza de las plantas con flores, de la cual cerca del 41% está restringida en su distribución a Colombia.

A nivel global.

A nivel del globo, Colombia es uno de los dos países con mayor expresión de la biodiversidad. En las plantas con flores hay registros de aproximadamente 26.500 especies, que le sitúan a continuación de Brasil con 28.000. Los valores de riqueza en helechos (1600), musgos (976) y en líquenes (1.700), colocan a nuestro país como el más rico en cada uno de estos grupos en el concierto neotropical. La riqueza de los bosques y otros tipos de vegetación como selvas, matorrales, pastizales, rosetales, en Colombia alcanza cerca de 1.200 tipos diferentes, lo cual le confiere una característica singular como uno de los países con mayor variabilidad en esta condición a nivel mundial.

En la Tabla 10, se muestran los valores de biodiversidad en diferentes países calificados como megadiversos y a manera de comparación los valores de Colombia. Aunque

Tabla 10. Riqueza en plantas con flores y en grupos de la fauna en los países megadiversos del globo.

País	Superficie (Km ²)	Plantas con flores	Fauna			
			Mamíferos	Aves	Reptiles	Anfibios
Colombia	1'141.748	26500	492	1834	512	700
Perú	1'285.216	17200	508	1770	298	241
Indonesia	1'919.443	20-25000	515	1683	511	270
México	1'958.201	23400	535	1098	804	361
Brasil	8'511.996	28000	652	1786	468	502
Ecuador	270.670	16000	404	1607	404	464
China	9'571.300	22000	510	1373	282	190
Venezuela	916.445	15820	351	1373	651	284

Fuente: Venezuela; plantas con flores: Hokche & Berry (2008), mamíferos: Ochoa & Aguilera (2003), anfibios: La Marca (2003a), reptiles: La Marca (2003b). Indonesia; http://www.ran.org/indonesia_s_rainforests_biodiversity_and_endangered_species

en varios casos no hay documentos de acceso fácil que permitan confrontar los estimativos, al comparar los valores absolutos, Colombia alcanza mayores valores en los grupos de tetrapoda incluidos en nuestras investigaciones, que los otros países. Es el país más rico en aves (1834 especies) y en anfibios (700 especies) y alcanza valores muy importantes en otros grupos como reptiles (512 especies) y mamíferos (492 especies).

Conclusiones-razones de la expresión alta en la biodiversidad

Colombia es uno de los dos países del globo con mayor biodiversidad. Es el segundo en especies de plantas con flores. En helechos, en musgos y en líquenes es el país más rico a nivel neotropical.

Cerca 1.200 tipos diferentes de selvas, matorrales, pastizales, rosetales, le confieren característica singular como uno de los países con mayor variedad en hábitats a nivel mundial.

Es el país más rico en aves y en anfibios y alcanza valores muy importantes en reptiles y mamíferos.

En nuestras regiones naturales, la cordillerana o Andina es la que presenta mayor concentración de la biodiversidad.

La biodiversidad del Chocó biogeográfico y del páramo, no tienen comparación con la de otras regiones geográficas del mundo. El Chocó biogeográfico representa la mayor concentración de riqueza en flora de todos los biomas terrestres húmedos del globo.

El páramo colombiano representa el 60% de la riqueza de la flora del bioma de alta montaña de Centroamérica y el Norte de Suramérica.

Entre las razones que sirven para explicar esta expresión tan alta de riqueza, figuran: La posición geográfica (radiación) y la influencia de dos mares (precipitación).

La historia geológica (Paleogeno-Pleistoceno) que permitió la dispersión, intercambio y especiación de la biota

La variabilidad y la riqueza que significa cinco extensas regiones naturales continentales con heterogeneidad topográfica y variabilidad del hábitat muy altas.

La variabilidad climática en las regiones naturales: paisajes contrastantes, planicies y extensos valles separados por mesas, mesetas, sierras, serranías e imponentes macizos montañosos que se relacionan directamente con mosaico de climas, la mayoría calificados como húmedos.

A manera de ejemplo cabe retomar el caso de la región Caribe con sus extensas planicies aledañas a las orillas del mar y separadas por macizos y serranías que han significado la profusión de 14 unidades climáticas, desde las casi desérticas en la alta Guajira con menos de 250 mm de lluvia anuales, hasta las muy húmedas pluviales del Sur del departamento de Córdoba con montos superiores a los 3.000 mm anuales de lluvia. Este patrón topográfico, extensos valles y planicies separados por macizos montañosos se repite en todas nuestras regiones naturales, produciendo un mosaico de climas, la mayoría calificados como húmedos.

Agradecimientos

Al instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional, donde ha transcurrido toda mi carrera docente. A mis profesores Thomas van der Hammen (+) y Helmut Sturm (+) y a mis colegas A.M. Cleef, Jaime Aguirre y Olga Castaño, por su fabulosa colaboración de toda la vida. A mis colegas del grupo de investigación biodiversidad y conservación del Instituto de Ciencias Naturales por su constante compañía y apoyo que han sido decisivas para alcanzar logros importantes en la meta de liderar el inventario de la biodiversidad de Colombia. A mis estudiantes por sus inquietudes y por la estrecha colaboración que me ha permitido ayudarles en su formación y enriquecerme con sus opiniones y cuestionamientos.

Conflicto de intereses

El autor declara no tener ningún conflicto de intereses.

Bibliografía

- Acosta-G., A.R. 2000.** Ranas, Salamandras y Caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota Colombiana* **1** (3): 289-319.
- Avella-M., A. & Rangel-Ch., J.O. 2012.** Composición florística y aspectos estructurales de la vegetación boscosa del sur del departamento de Córdoba. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). *Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia: 477-537.* Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá D.C.
- Avella-M., A. & Rangel-Ch., J.O. 2014.** Oak forests types of *Quercus humboldtii* in the Guantiva - La Rusia - Iguaque corridor (Santander-Boyacá, Colombia): Their conservation and sustainable use. *Colombia Forestal* **17** (1): 100-116.
- Brako, L. & Zarucchi, J.L. 1993.** Catálogo de las angiospermas y gimnospermas del Perú. *Monographs in Systematic Botany. Mo. Bot. Garden.* 1286 pp. St. Louis, Missouri. USA.
- Briceño, B. & Morillo, G. 2002.** Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezuelica* **25** (1): 1-46.
- Briceño, B. & Morillo, G. 2006.** Catálogo de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte II. Monocotiledóneas (Liliopsida). *Acta Botánica Venezuelica* **29** (1): 89-134.
- Cantillo, E.E. & Rangel-Ch., J.O. 2011.** Los patrones de la estructura y de la riqueza de la vegetación boscosa de Colombia-síntesis-. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). *Colombia Diversidad Biótica XI. Patrones de la estructura y de la riqueza de la vegetación en Colombia: 435-461.* Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá D.C.
- Cleef, A.M., Rangel-Ch., J.O., Van der Hammen, T. & Jaramillo-M., R. 1984.** La vegetación de las selvas del Transecto Buritaca, Sierra Nevada de Santa Marta. En: T. van der Hammen y P. Ruiz-C. (eds). *La Sierra Nevada de Santa Marta, Transecto Buritaca-La Cumbre. Estudios de ecosistemas tropandinos* **2**: 267-406 J. Cramer, Vaduz.
- Cleef, A.M., Rangel-Ch., J.O. & Salamanca-V., S. 2003.** The andean rain forests of the parque Los Nevados transect, cordillera Central. In: T. Van der Hammen & A. Dos-Santos (eds). *Estudios de Ecosistemas Tropandinos. Ecoandes 5.* J. Cramer (BORNTRAEGER) Berlin-Stuttgart.
- Cortés-C., D.V. & Rangel-Ch., J.O. 2011.** Los bosques de mangle en un gradiente de salinidad en la bahía de Cispatá – Boca tinajones, departamento de Córdoba – Colombia. *Caldasia* **33** (1): 155-176.
- Cortés-C., D.V. & Rangel-Ch., J.O. 2012.** Flora y estructura de la vegetación estuarina en la bahía de Cispatá-boca tinajones (Córdoba-Colombia). En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). *Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia: 539-573.* Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales.
- Cuatrecasas, J. (1958).** Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Col. Ci. Ex. Fis. Nat.* **10** (40): 221-268.
- Diazgranados, M. (2012).** A nomenclator for the frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae). *Phytokeys* **16**: 1-52.
- Dorr, J.L., Stergios, B., Smith, A. & Cuello, N.L. 2000.** Catalogue of the vascular plants of Guaramacal National Park, Portuguesa and Trujillo States, Venezuela. Smithsonian Institution. Contributions from the United States National Herbarium Volume **40**: 1-155. Department of Botany, National Museum of Natural History. Washington D.C.
- Dugand-G., A. 1970.** Observaciones botánicas y geobotánicas en la costa colombiana del Caribe. *Rev. Acad. Col. Cienc.* **13** (52): 415-465.
- Etter, A. 1997.** Sabanas. En: M.E. Chaves & N. Arango (eds). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Instituto de Investigación y de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente. Tomo I: 76-95 pp. Bogotá D.C.
- Giraldo-Cañas., D. 2011.** Catálogo de la familia Poaceae de Colombia. *Darwiniana* **49** (2): 139-147.
- Hokche, O. & Berry P. 2008.** Análisis florístico. En: O. Hokche, P. Berry & O. Huber (eds). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. 69-110. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Fondo nacional de ciencia, tecnología e información. National Science Foundation NSF. Caracas, Venezuela.
- Izco J. & del Arco, M. 2003.** Código Internacional de Nomenclatura Fitosociológica. Servicio de Publicaciones, Universidad de La Laguna. 156 pp. Santa Cruz de Tenerife.
- Jorgensen, P.M. & León-Y., S. (eds). 1999.** Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* **75**: 43-106. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri.
- La Marca, E. 2003a.** Anfibios. En: M. Aguilera, A. Azócar & E. González-J. (eds). *Biodiversidad en Venezuela.* 582-595. Fundación Polar. Ministerio de ciencia y tecnología, FONACIT. Caracas, Venezuela.
- La Marca, E. 2003b.** Reptiles. En: M. Aguilera, A. Azócar & E. González-J. (eds). *Biodiversidad en Venezuela.* 596-608. Fundación Polar. Ministerio de ciencia y tecnología, FONACIT. Caracas, Venezuela.
- Lozano-C., G. 1984.** Comunidades vegetales del flanco Norte del cerro “El Cielo” y la flora vascular del Parque Nacional Natural Tayrona. En: T. Van der Hammen & P. Ruiz (eds). *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Transecto Buritaca-La Cumbre. Estudios de ecosistemas tropandinos* **2**: 407-422. J. Cramer, Vaduz. Berlín.
- Luteyn, J.L. 1999.** Páramos a checklist of plant Diversity, geographical distribution, and botanical literatura. *Mem. New York Bot. Gard.* **84**: 278 pp. New York.
- Mann, O. 1964.** Bases ecológicas para la explotación agrícola en América Latina. *Monografías de la OEA.* 2. Washington, D.C.
- McCune, B. & Mefford, M.J. 1999.** PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.41 (electronic manual). MjM Software. Gleneden Beach. EUA.
- Ochoa-G., J. & Aguilera M. 2003.** Mamíferos. En: M. Aguilera, A. Azócar & E. González-J. (eds). *Biodiversidad en*

- Venezuela. 650-672. Fundación Polar. Ministerio de ciencia y tecnología, FONACIT. Caracas, Venezuela.
- Pinto-Z., J.H. 2010.** La vegetación de la región de vida paramuna colombiana con especial referencia a la cordillera Occidental y los páramos del norte de Colombia. Tesis de Magister Posgrado en Biología. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C.
- Pinto-Z., J.H. & Rangel-Ch., J.O. 2010a.** La vegetación de los páramos del norte de Colombia (Sierra Nevada de Santa Marta, Serranía de Perijá). En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica X: Cambios global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano: 289-410. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Pinto-Z., J.H. & Rangel-Ch., J.O. 2010b.** La vegetación paramuna de la cordillera Occidental colombiana I: las formaciones zonales. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica X: Cambios global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano: 181-287. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O., A.M. Cleef., T. Van der Hammen & R. Jaramillo M. 1982.** Tipos de vegetación en el transecto Buritica La Cumbre Sierra Nevada de Santa Marta (entre 0 y 4100 m) Colombia Geográfica **10** (1): 1-18. IGAC. Bogotá. ISSN: 01205366.
- 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. 1995.** (ed.) Colombia Diversidad Biótica I. Clima, Centros de concentración de especies, fauna. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia. 442 pp. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. & Velázquez, A. 1997.** Métodos de estudio de la vegetación. En: J.O. Rangel-Ch., P. Lowy-C. & M. Aguilar-P. Colombia Diversidad Biótica II. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia & IDEAM: 59-87 pp. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O., Lowy-C., P., Aguilar-P., M. & Garzón-C., A. 1997.** Tipos de vegetación en Colombia. En: J.O. Rangel-Ch., P. Lowy-C. & M. Aguilar-P. Colombia Diversidad Biótica II. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia & IDEAM: 367-389 pp. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. 2000a. (ed.).** Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Instituto de Ciencias Naturales – Instituto Alexander von Humboldt. 902 pp. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. 2000b.** Clima. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. 85-125. Instituto de Ciencias Naturales-Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. 2000c.** La Diversidad Beta: Tipos de vegetación. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. 658-719. Instituto de Ciencias Naturales-Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. 2004a. (ed.).** Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica. Instituto de Ciencias Naturales – Conservación Internacional. 997 pp. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. 2004b.** Ecosistemas del Chocó biogeográfico: síntesis final. En: Rangel-Ch., J.O. (ed.). Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica: 937-976. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, D.C.
- Rangel-Ch., J.O. & Arellano, H. 2004.** Clima del Chocó biogeográfico. En: Rangel-Ch., J.O. (ed.). Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica: 39-82. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O., Cleef, A.M., Salamanca, S. & Ariza, C.L. 2005b.** La vegetación de los bosques y selvas del Tatamá. En: T. Van der Hammen, J.O. Rangel-Ch. & A.M. Cleef (eds). Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 6. La cordillera Occidental, transecto de Tatamá: 469-644. J. Cramer, (BORNTRAEGER) Berlin-Stuttgart.
- Rangel-Ch., J.O., M. Aguilar & A. Florez. 2005c.** Clima en el área del transecto Tatamá. En: T. Van der Hammen, J.O. Rangel-Ch. & A.M. Cleef (eds). Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 6. La cordillera Occidental, transecto de Tatamá: 47-104. J. Cramer, (BORNTRAEGER) Berlin-Stuttgart. ISBN: 3-443-50028-5.
- Rangel-Ch., J.O. 2005/2006.** La biodiversidad de Colombia. *Palimpsestos* **5**: 292-304.
- Rangel-Ch., J.O. 2006.** The biodiversity of the Colombian paramo region and its relation to antropogenic impact: 103-118. In: E. Spehn, M. Liebermann & C. Korner (eds). Land use change and mountain biodiversity. CRC Press. Taylor & Francis Group. Boca Raton.
- Rangel-Ch., J.O. & H. Arellano. 2008.** El clima en el área del transecto Sumapaz (cordillera Oriental). En: T. Van der Hammen, J.O. Rangel-Ch. & A.M. Cleef (eds). Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 7. La cordillera Oriental, transecto de Sumapaz: 143-184. J. Cramer, (BORNTRAEGER) Berlin-Stuttgart.
- Rangel-Ch., J.O., Cleef, A.M. & Arellano, H. 2008.** La vegetación de los bosques y selvas del transecto del Sumapaz. En: T. Van der Hammen, J.O. Rangel-Ch. & A.M. Cleef (eds). Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 7. La cordillera Oriental, transecto de Sumapaz: 695-798. J. Cramer, (BORNTRAEGER) Berlin-Stuttgart.
- Rangel-Ch., J.O. 2009. (ed.).** Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía de Perijá. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. 708 pp. Bogotá.
- Rangel-Ch., J.O. & H. Arellano-P. 2009.** La vegetación de las selvas y los bosques de la serranía de Perijá. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía de Perijá: 245-298. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales-CORPOCESAR. Bogotá.
- Rangel-Ch., J.O. & Avella, A. 2011.** Oak forests of *Quercus humboldtii* in the Caribbean region and distribution patterns related with environmental factors in Colombia. *Plant Biosystems* **145** (suppl 1): 186-198.
- Rangel-Ch., J.O. 2012a. (ed.).** Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. 1018 pp. Bogotá.

- Rangel-Ch., J.O. 2012b.** La vegetación de la región Caribe de Colombia: composición florística y aspectos de la estructura. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia: 365-476. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. 2012c.** Ecosistemas del Caribe colombiano. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia: 963-1009. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. & Carvajal-C., J.E. 2012.** Clima de la región Caribe colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia: 67-129. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. & Pinto-Z., J.H. 2012.** Colombian Páramo Vegetation Database (CPVD) – the database on high Andean páramo vegetation in Colombia. *Biodiversity & Ecology* **4**: 275–286.
- Rangel-Ch., J.O. 2014.** Ecosistemas de la Orinoquia de Colombia. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.) Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia: 807-847. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. ed. 2014.** Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. 895 pp. Bogotá D.C.
- Rangel-Ch., J.O. & V. Minorta-C. 2014.** Los tipos de vegetación de la Orinoquia colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia: 533-612. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Real Academia Española 2001.** Diccionario de la lengua española. Fascículo 6. Madrid.
- Rieger, W. (1976).** Vegetations Kundliche untersuchungen auf Guajira-Halbinsel (Nordost-Kolumbien). *Giess. Geogr. Schr.* **40**: 142 pp.
- Rincón-E., A.J., J.O. Rangel-Ch. & Aguirre-C., J. 2014.** Musgos, líquenes, helechos y afines de la Orinoquia colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia: 419-446. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Rivera-D., O. & Rangel-Ch., J.O. 2012.** Diversidad de espermatofitos de la región Caribe colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia: 199-317. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C.
- Roa, S. & Ruiz-C., P. 1993.** Anfibios. Contribución al Proyecto Estudio de la diversidad biótica de Colombia. Convenio Inderena-Universidad Nacional de Colombia (Documento interno). Bogotá D.C.
- Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M. C. & Lynch, J.D. 1996.** Lista actualizada de la fauna Amphibia de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* **20** (77): 365-415.
- Sánchez-P., H., Álvarez-L., R., Pinto-N., F., Sánchez-A., A., Renjifo, J.C., García-H., I. & Acosta-P., M.T. 1997.** Diagnóstico y zonificación preliminar de los manglares del Caribe Colombiano. Ministerio del Medio Ambiente, OIMT. 511 pp. Bogotá D.C.
- Sklenar, P., Luteyn, J.L., Ulloa-U., C., Jorgensen, P.M. & Dillon, M.O. 2005.** Flora generica de los páramos. Guía ilustrada de las plantas vasculares. *Memoirs of The New York Botanical Garden* **92**: 1-499.
- Solari, S., Muñoz-S., Y., Rodríguez-M., J.V., Defler, T.R., Ramírez-C., H.E. & Trujillo, F. (2013).** Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* **20** (2): 301-365. Mendoza.
- Sturm, H. & Rangel-Ch., J.O. 1985.** Ecología de los páramos andinos. Una visión preliminar integrada. Biblioteca J. Jerónimo Triana. Instituto de Ciencias Naturales. 250 pp. Bogotá D.C.
- Trojer, H. (1958).** Meteorología y Climatología de la vertiente del Pacífico Colombiano. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* **10** (40): 199-219.
- Van der Hammen, T. 1984.** Ecosistemas zonales en el flanco Norte de la Sierra Nevada de Santa Marta (transecto Buritaca-La Cumbre). En: T. Van der Hammen & P.M. Ruiz (eds). La Sierra Nevada de Santa Marta (transecto Buritaca-La Cumbre). Estudio de ecosistemas tropandinos **2**: 589-603. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- Van der Hammen, T. 2003.** Ecosistemas zonales en los flancos oeste y este de la cordillera Central (transecto Parque los Nevados). En: T. Van der Hammen & Alice G. Dos Santos (eds). La Cordillera Central Colombiana Transecto Parque los Nevados. Estudio de ecosistemas tropandinos **5**: 503-545. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- Van der Hammen, T. 2005.** Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian Western Cordillera (Tatamá transect). En: T. Van der Hammen., J. Orlando Rangel & A.M. Cleef. (eds). La Cordillera Occidental Colombiana Transecto Tatamá. Estudio de ecosistemas tropandinos **6**: 935-972. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- Van der Hammen, T. 2008.** Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian eastern t Cordillera (Sumapaz transect). En: T. Van der Hammen (ed.). La Cordillera Occidental Colombiana Transecto Tatamá. Estudio de ecosistemas tropandinos **6**: 935-972. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.
- Vargas, G. & J.J. Sánchez. 2005.** Plantas con flores de los páramos de Costa Rica y Panamá: el páramo ístmico. En: M. Kappelle & S.P. Horn (eds). Páramos de Costa Rica: 397-436. INBio, Ministerio del Ambiente y Energía, Wotro, The Nature Conservancy. San José de Costa Rica.
- Zuluaga-R., S. 1987.** Observaciones fotoecológicas en el Darién colombiano. *Perez-Arbelaezia* **1** (4-5): 86-145.

Sobre el calentamiento y la acidificación del océano mundial y su posible expresión en el medio marino costero colombiano

Paula Judith Rojas-Higuera*, José Daniel Pabón-Caicedo

Grupo “Tiempo, clima y sociedad”, Departamento de Geografía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Resumen

Con base en el análisis de datos de la temperatura superficial del mar y del pH en sectores marinos costeros del mar Caribe y el océano Pacífico colombianos, se identificaron las tendencias de largo plazo que constituyen una expresión regional de los fenómenos globales de calentamiento y acidificación del océano. A partir del establecimiento de estos cambios se infirió su potencial impacto en los ecosistemas marinos de los sectores analizados. Se evidenció un incremento en la temperatura superficial del mar del orden de 0,23 °C por decenio en el Mar Caribe y de 0,18 °C por decenio en el océano Pacífico. Se encontró una disminución en el pH de una magnitud de -0,071 unidades por decenio y -0,090 unidades por decenio para el Caribe y el Pacífico, respectivamente. Se estimó que hacia finales del siglo XXI habría un aumento de la temperatura superficial del mar de hasta 2 °C en relación con la observada a comienzos de siglo en los sectores analizados del Caribe y el Pacífico. El pH, por su parte, habría disminuido hasta en 0,5 sus valores en las regiones de estudio hacia finales del siglo XXI con el escenario A2, el más drástico de los analizados en este trabajo. Con base en la revisión de las evidencias publicadas por otros autores sobre los impactos causados en los ecosistemas por el reciente aumento de la temperatura del mar y la reducción del pH, es de suponer que los ecosistemas marinos colombianos se verán dramáticamente afectados, toda vez que sufrirán cambios en el ambiente físico mayores que los reportados hasta hoy, una situación que se hará más aguda en la medida que transcurra el siglo XXI.

Palabras clave: calentamiento del océano, acidificación del océano, temperatura superficial del mar, pH, impacto de ecosistemas marinos, mar Caribe colombiano, océano Pacífico colombiano.

On the warming and acidification of the global ocean and their possible expression in Colombian marine and coastal environment

Abstract

Based on the analysis of the data on sea surface temperature and pH recorded in sectors of the Colombian Caribbean and Pacific coast, we identified the long term trends which locally represent the global ocean warming and acidification phenomena. Based on these changes we deduced the potential impacts on the marine ecosystems. A rise of about 0.23°C/decade in the sea surface temperature for the Caribbean Sea and of 0.18°C/decade for the Pacific Ocean was evidenced. We also found a reduction of approximately 0,071 units/decade in the pH for the Caribbean Sea, and of 0,090 units/decade for the Pacific Ocean in the sectors under study. The estimation of the change in the sea surface temperature for the end of the 21st century suggests an increase of about 2°C compared to the temperature observed at the beginning of this century. At the end of the 21st century the pH might be 0,5 units lower under the conditions of the A2 extreme scenario. Based on the review of the evidences published by other authors about the impacts caused on ecosystems by the recent sea temperature increase and the pH reduction, it can be assumed that Colombian ecosystems will be dramatically impacted given that changes in the physical environment are greater than those reported up today, a situation that will worsen with time.

Key words: Ocean warming, ocean acidification, sea surface temperature, pH, marine ecosystems impact, Colombian Caribbean Sea, Colombian Pacific Ocean.

Introducción

El cambio global que se está presentando en la actualidad y que podría acentuarse en los próximos decenios (Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC, 2013) afectará el ecosistema planetario e impactará sensiblemente los sistemas socioeconómicos de los países del mundo. Diversos autores (IPCC, 2013) han señalado que

el ambiente marino, uno de los grandes componentes del ecosistema planetario en donde se desarrollan procesos físicos, químicos, biológicos y ecológicos de los cuales

*Corresponding author:

Paula Judith Rojas Higuera, pjrojash@unal.edu.co

Recibido: 12 de octubre de 2014

Aceptado: 13 de mayo de 2015

depende en alto grado el desarrollo de la sociedad mundial, está presentando cambios en sus características físico-químicas. La incidencia del cambio global en los procesos físicos, químicos y biogeoquímicos de los océanos y costas ha modificado la biodiversidad marina y la estructura ecológica, así como las funciones, beneficios y servicios de los ecosistemas marinos (Fischlin, *et al.*, 2007). Este fenómeno planetario se ha evidenciado en los océanos por el aumento de la temperatura del agua, la acidificación y el aumento del nivel del mar (IPCC, 2013).

Los espacios marinos y costeros son el motor del desarrollo y la base de la supervivencia de las comunidades de diversos países del mundo. En Colombia, cerca de la mitad del territorio está constituida por espacios marinos con una rica variedad de ecosistemas de gran importancia ecológica, socioeconómica y cultural; estos espacios se ven afectados por el cambio global que se presenta en el océano. Los principales efectos de dicho cambio, el calentamiento y la acidificación del agua, así como el ascenso del nivel del mar, constituyen amenazas potenciales para los ecosistemas en las áreas marítimas colombianas. Sin embargo, el grado de amenaza y vulnerabilidad con respecto a los dos primeros son muy poco conocidos en el contexto nacional.

Dada esta situación, es necesario producir conocimiento sobre la expresión regional del calentamiento y la acidificación del océano y su impacto en los ecosistemas marinos y costeros colombianos. Específicamente se debería responder a las siguientes preguntas: ¿Cómo se expresan regionalmente el calentamiento y la acidificación del océano? ¿Cómo afectarían estos fenómenos los ecosistemas marinos y costeros en las áreas marítimas colombianas? ¿Cuáles serían las consecuencias en la sociedad colombiana de este impacto en el medio marino? En este contexto, el propósito del presente estudio fue contribuir a la exploración de las señales de calentamiento y de acidificación del océano y de su impacto en los ecosistemas marinos y costeros en el territorio marítimo colombiano.

El estado del conocimiento en el tema

El cambio global incide en los procesos físicos, químicos y biogeoquímicos de los océanos y costas, pues modifica su estructura ecológica y sus funciones, así como los beneficios y servicios de los ecosistemas marinos (Fischlin, *et al.*, 2007). Los patrones de distribución de las variables oceánicas (temperatura, salinidad, pH, entre otras) y de circulación marina están asociados al clima predominante en la región. Por ello, el cambio en las variables climatológicas tiene efectos en los procesos biológicos y geofísicos del océano e impacta los ecosistemas. El cambio global en el medio oceánico se manifiesta, entre otros fenómenos, a través del calentamiento y la acidificación del océano, esta última incentivada por el incremento de CO₂ atmosférico. Para una revisión detallada sobre estos dos fenómenos globales véase a Rojas (2013).

El calentamiento del océano

El conocimiento sobre el calentamiento de los océanos, así como sobre el estado y la dinámica del medio marino, se ha incrementado aceleradamente en los decenios recientes con los resultados de las mediciones y estimaciones en todo el mundo (Lyman, *et al.*, 2010; IPCC, 2013); igualmente, se ha progresado en el modelado de la incidencia del factor antrópico en el calentamiento del océano (Pierce, *et al.*, 2006). Así mismo, se han hecho observaciones del calentamiento de las aguas profundas del océano, con lo que se han evidenciado cambios en la circulación termohalina global (Fukasawa, *et al.*, 2004), en particular en el océano Atlántico norte, donde el calentamiento del océano tiene grandes implicaciones para el sistema climático global (Dmitrenko, *et al.*, 2008). Con base en estas observaciones se ha podido establecer que el calentamiento de las aguas marinas es global y afecta los 700 m superiores de la columna de agua. Este fenómeno ha ocurrido a un ritmo cercano a 0,1 °C por decenio durante los últimos 40 años y se prevé que hacia finales del siglo XXI haya alcanzado entre 0,6 y 2,0 °C en la capa superior de 100 metros (IPCC, 2013).

El calentamiento de las aguas marinas ha tenido diversos efectos en las comunidades ecológicas marinas, en particular en los organismos y ecosistemas marinos, costeros y estuarinos (Kordas, *et al.*, 2011; Madeira, *et al.*, 2012). Los arrecifes coralinos son los ecosistemas marinos más propensos a verse afectados por el aumento de la temperatura del mar, lo cual disminuye su resistencia al blanqueamiento, ocasionando la pérdida de cobertura y la disminución de tasas de crecimiento en algunas zonas (Brierley & Kingsford, 2009; Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” –Invemar, 2009; Lough & Cooper, 2011; Putnam & Edmunds, 2011). Los corales se desarrollan normalmente entre los 17 y los 34 °C, pero la mayoría vive dentro de su límite máximo; por lo tanto, los cambios en la temperatura pueden deteriorar sus especies y comunidades (Díaz, *et al.*, 2000). Igualmente, las praderas de pastos marinos se desarrollan bien entre los 28 y los 30 °C, y la temperatura límite es de 37 °C, por lo que las alteraciones bruscas y prolongadas de la temperatura pueden afectarlos (Díaz, *et al.*, 2003). Otro de los ecosistemas más afectados por el calentamiento del océano son los manglares, según lo han establecido Brierley & Kingsford (2009) y Gomes-Soares, *et al.* (2012), quienes detectaron cambios en la solubilidad química, la disponibilidad de nutrientes y la degradación de la materia orgánica que afectaban la cadena trófica y los organismos marinos asociados a este ecosistema.

La acidificación del océano

En la actualidad se dispone de conocimiento sobre la distribución espacial global del pH y se han hecho estimaciones de la acidificación de los océanos del mundo (Feely, *et al.*, 2009). Además de usar los datos de mediciones

puntuales efectuadas en diversos períodos y lugares, para el conocimiento de la distribución espacial del pH y el estudio de la acidificación del océano se han reconstruido series de datos de pH a partir de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila-*a* en el Pacífico norte (Nakano & Watanabe, 2005).

El pH del agua de mar está relacionado con diversos factores, entre los cuales las concentraciones de CO₂ atmosférico y de CO₂ disuelto en el agua desempeñan un papel importante. La absorción oceánica de CO₂ atmosférico proveniente de la quema de combustibles fósiles podría generar grandes cambios del pH en el agua de mar en los próximos siglos, comparado con los registros geológicos de los pasados 300 millones de años (Caldeira & Wickett, 2003). Igualmente, Khatiwala, *et al.* (2009) sugieren que la absorción de CO₂ antropogénico por parte del océano desde la revolución industrial ha aumentado notablemente a partir de 1950 y que la biosfera terrestre ha sido una fuente neta de CO₂ durante este periodo, lo que también contribuye a su absorción por el océano. Según el IPCC (2013), desde la revolución industrial el pH ha disminuido en 0,1 unidades, tendencia que en los últimos decenios se ha mantenido con un ritmo de -0,0014 a -0,0024 por año. Según Marsh (2005), el pH podría disminuir en 0,5 unidades hacia el 2100, no obstante, el IPCC (2013) señala que tal reducción podría estar entre 0,065 y 0,31 unidades.

Gledhil, *et al.* (2008) han encontrado que el proceso de acidificación en el Caribe en el período de 1998 al 2006 generó una fuerte disminución del estado de saturación de la aragonita en la región. Asimismo, con base en un modelado, Friedrich, *et al.* (2012) señalaron que ya a comienzos del siglo XXI el proceso de acidificación del océano ha provocado que la señal de la reducción del estado de saturación de la aragonita sobrepase en cinco veces su variabilidad natural.

La acidificación del océano ha tenido impacto en los ecosistemas marinos, incluidos los corales tropicales constructores de arrecifes, los corales de agua fría, las algas coralinas incrustantes y los pastos marinos, entre otros, ocasionando cambios en sus funciones (Widdicombe & Spicer, 2008; Kleypas & Yates, 2009). La acidificación del océano ha afectado los arrecifes coralinos, causando la reducción de su biodiversidad, el blanqueamiento y, en algunas ocasiones, su muerte (Crabbe, 2009; Veron, *et al.*, 2009), así como la disminución del crecimiento del esqueleto (Krief, *et al.*, 2010), la reducción de la densidad de las zooxantelas (Anlauf, *et al.*, 2011), la disminución de la calcificación (Iguchi *et al.*, 2012) y cambios en las comunidades marinas asociadas (Ishimatsu, *et al.*, 2008). No obstante, Idso & Ferguson (2009) señalan que, aunque durante el siglo pasado el pH disminuyó en 0,1 unidades, las tasas de calcificación de los corales ha aumentado, al igual que la temperatura y la concentración de CO₂, por lo

tanto, la disminución potencial del pH oceánico no parece haber causado un detrimento en los corales y otras formas de vida marina.

La acidificación del océano también ha afectado las comunidades de macroalgas, disminuyendo la riqueza de algunas especies y alterando sus hábitats (Porzio, *et al.*, 2011). Las praderas de pastos marinos también pueden verse afectadas por la acidificación del océano, cuyo impacto varía según la especie y las condiciones ambientales y causa perturbación en la distribución al alterar la competencia entre las especies de pastos marinos y entre sus poblaciones y las de algas (Waycott, *et al.*, 2007; Brierley & Kingsford, 2009).

La acidificación del océano afecta igualmente a los ecosistemas de manglares, ya que la reducción del pH incide en la solubilidad química, la disponibilidad de nutrientes, la descomposición de la materia orgánica, la mineralización diagenética de la materia orgánica, y ocasiona alteraciones en la cadena trófica de los estuarios asociados a este ecosistema (Comeaux, *et al.*, 2012; Jennerjahn, 2012).

El ascenso del nivel medio del mar

Otro fenómeno asociado al cambio global en el océano es el ascenso del nivel medio del mar, el cual ha sido del orden de 1 a 2 mm por año durante el siglo XX, más exactamente $1,7 \pm 0,2$ mm según lo señala el IPCC (IPCC, 2013), debido principalmente a la expansión térmica del agua y a su intercambio con la criosfera; además, la circulación oceánica y la presión atmosférica pueden producir cambios regionales en la magnitud y el signo diferentes al cambio global. El IPCC (2013) proyecta un aumento de 0,25 a 0,82 metros hacia el 2100 en comparación con lo observado entre 1961 y 1990. Este ascenso relativamente acelerado del nivel medio del mar afectará ecosistemas marinos como los estuarios y los manglares, ya que, entre otros efectos adversos, se produciría la inundación de los suelos causando la muerte de la flora por estrés salino. También los sistemas de playa y los sistemas humanos asentados en las costas se verán afectados por el avance paulatino del nivel del mar (Kennedy, *et al.*, 2002), y dado que los estuarios y manglares contribuyen a la productividad biológica de los sistemas costeros, su agotamiento o su pérdida podría afectar el flujo de nutrientes, la circulación de energía y el hábitat esencial de gran cantidad de especies (Hoegh-Guldberg, 2005).

Los ecosistemas marinos y costeros y sus bienes y servicios

Los ecosistemas marinos y costeros ofrecen bienes y servicios esenciales a la sociedad y están siendo afectados (positiva o negativamente) por el cambio global, ya que la alteración de los patrones de las corrientes y la disposición de nutrientes modifica la productividad y transforma, en general, organismos y ecosistemas marinos, afectando de diversas formas las poblaciones humanas costeras. A su vez, este impacto en el ambiente marino puede ocasionar problemas económicos y sociales en las regiones costeras,

pues afecta las pesquerías, la comercialización de recursos marinos, el turismo, la acuicultura y la identidad cultural, entre otros (Cooley, *et al.*, 2009; Madin, *et al.*, 2012). Es importante tener en cuenta que el impacto en los bienes y servicios de los ecosistemas marinos no solo se debe al cambio global; existen otros factores de alteración como la explotación intensiva de los recursos marinos, la contaminación del ambiente acuático, los eventos climáticos extremos, los métodos inapropiados de pesca, la modificación de los sistemas bióticos por parte de los humanos y el turismo excesivo, entre otros (Martínez, *et al.*, 2007; Mooney, *et al.*, 2009; Laurans, *et al.*, 2013). De acuerdo con Malone, *et al.* (2010), los bienes y servicios de los ecosistemas marinos se ven especialmente afectados por el calentamiento y la acidificación del océano, que afectan la regulación natural y la calidad del agua, la productividad primaria, el hábitat de la biodiversidad, los ciclos biogeoquímicos y la salud de los habitantes. El aumento de la temperatura y la disminución del pH en el océano generan el desplazamiento de las especies demersales y pelágicas hacia los polos, reduciendo las poblaciones de peces locales, afectando la pesca y, por lo tanto, la economía de las regiones costeras en el mundo (Perry, *et al.*, 2010b). El deterioro de los ecosistemas marinos como los arrecifes coralinos, las praderas de pastos marinos y los manglares causado por el calentamiento y la acidificación del océano tiene un gran impacto en los organismos asociados, reduciendo la población de organismos de uso comercial, lo cual incide en la economía de las regiones costeras, pues su pesca representa el sustento de la mayoría de sus habitantes (Cooley, *et al.*, 2009; Remoundou, *et al.*, 2009; Barange, *et al.*, 2010; Barbier, 2012; Madin, *et al.*, 2012), afectando la seguridad alimentaria y la generación de empleo en las regiones costeras (Cooley, *et al.*, 2009; Perry, *et al.*, 2010b; Madin, *et al.*, 2012).

Dada la magnitud del impacto que los cambios en el medio marino producen en la economía mundial, el tema pasó de ser de interés netamente científico a constituirse en una preocupación para los sectores económicos y políticos de diferentes países, lo que ha impulsado la realización de estudios aplicados en sectores y regiones específicas, con el fin de disponer de estrategias para la mitigación y la adaptación al cambio global futuro (McNeil, 2006). Se han llevado a cabo estudios sobre el manejo de las pesquerías y su adaptación al cambio global (Grafton, 2010; Arnason, 2012; Ruckelshaus, *et al.*, 2013); la sinergia entre la gobernanza y la ciencia integral para facilitar el desarrollo de una política en pesquerías más efectiva (Miller, *et al.*, 2010); el manejo socioecológico de los ecosistemas marinos (Barange, *et al.*, 2010; Perry, *et al.*, 2010a; Perry, *et al.*, 2010b), y sobre la inclusión de la actividad humana en el manejo de los ecosistemas marinos (Barange, *et al.*, 2010), entre otros.

En Colombia el conocimiento sobre el tema aún es incipiente, razón por la cual se exploran aquí los cambios en la temperatura de la superficie del mar y del pH a largo plazo

en el sector de la zona costera del mar Caribe y el océano Pacífico colombianos.

Área de estudio

El área de estudio se concentró en la franja costera de las áreas marítimas colombianas, las cuales representan el 48 % del territorio colombiano y se localizan en el mar Caribe y el océano Pacífico (Figura 1). La zona de uso económico exclusivo en el mar Caribe tiene 1.800 km de línea costera y un área superficial aproximada de 589.560 km², mientras que en el océano Pacífico ésta tiene 1.300 km de línea costera y un área superficial de 339.100 km², aproximadamente (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia, IDEAM, 1998; Departamento Nacional de Planeación, DNP, 2007).

En las áreas marítimas colombianas se presenta una rica diversidad de ecosistemas marinos y costeros, incluidas lagunas costeras, estuarios, arrecifes de coral, manglares, praderas de pastos marinos, costas arenosas, litorales rocosos y fondos sedimentarios. Las lagunas costeras y los manglares se consideran ecosistemas costeros y las praderas de pastos marinos y las áreas coralinas, ecosistemas béticos marinos (IDEAM-IGAC-IAvH-INVEMAR-I.SINCHI-IIAP, 2007). Entre las clasificaciones de los ambientes marinos y costeros colombianos basadas en sistemas de clasificación y regionalización internacionalmente reconocidos, se destaca la establecida por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM, el Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, IAvH, el Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon von Neumann, IIAP, el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andrés, Invemar, y el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI (2007).

Materiales y métodos

Con el fin de establecer la expresión regional e inferir los posibles impactos en el medio marino y costero de los fenómenos marinos globales asociados al calentamiento y acidificación del océano, se definieron las variables para los ámbitos global y regional, y para los impactos. Estos fenómenos se representaron con las variables de temperatura superficial del mar y pH.

Para establecer las posibles condiciones futuras de la temperatura de la superficie del mar (TSM) y el pH, se procedió de la siguiente manera: a) se establecieron las relaciones de estas variables con la temperatura del aire (TSA) y las concentraciones de CO₂ atmosférico; b) se hallaron los valores de TSA y de CO₂ futuros para el mar Caribe y el océano Pacífico a partir de lo planteado por el IPCC (2000) en los escenarios A2 y B2, y c) utilizando las ecuaciones establecidas inicialmente y los valores futuros de TSA y de CO₂, se calcularon la TSM y el pH futuros para las dos regiones.

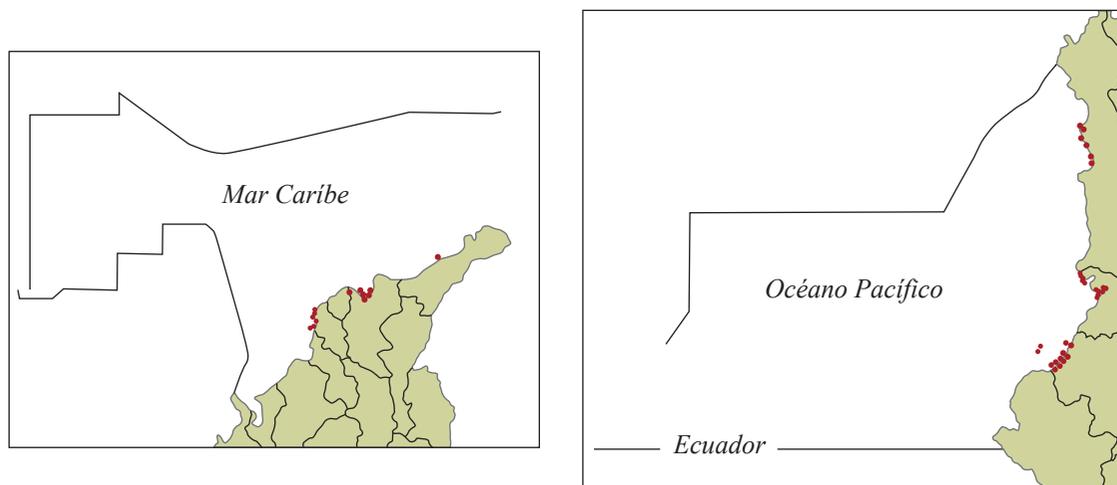


Figura 1. Área de estudio con la localización de los puntos con registros de la temperatura de la superficie del mar y del pH en el mar Caribe (izquierda) y en el océano Pacífico (derecha) colombianos.

Una vez establecida la magnitud de los posibles cambios en la TSM y el pH en el 2025, 2050, 2075 y 2100 para los sectores del Caribe y del Pacífico bajo estudio, se infirieron los impactos que dichas condiciones podrían tener en los ecosistemas marinos costeros de las respectivas regiones.

Datos e información

La información sobre la TSM y el pH para el Caribe colombiano fue suministrada en archivo digital por el Invermar, cuyos datos fueron recolectados en diferentes estaciones costeras, oceánicas y estuarinas en el período 1993-2011. Para el Pacífico, los datos de las variables mencionadas se tomaron del Sistema de Información de la Red de Vigilancia de la Calidad Ambiental Marina de Colombia (REDCAM) para el período 1993-2011 mediante consulta en la página de internet del Invermar. Los sitios sobre los que se dispone de información se distribuyeron según se muestra en los mapas de la Figura 1.

El IDEAM facilitó los datos sobre la temperatura mensual del aire y la TSM en algunos sitios del área de estudio durante el período 1993-2011. Los datos de concentración de CO_2 atmosférico se tomaron de la base de datos de la National Ocean and Atmosphere Administration (NOAA) para el mismo período, disponible sin costo en el sitio ftp://ftp.cmdl.noaa.gov/ccg/co2/trends/co2_annmean_mlo.txt.

Los valores futuros de la TSA se obtuvieron de los escenarios elaborados por Ruiz (2010) y Pabón (2012), y los datos de las futuras concentraciones de CO_2 se obtuvieron del informe de escenarios del IPCC (2000).

Organización y procesamiento de datos

La información procedente de la base de datos del Invermar se organizó en una tabla que incluyó la fecha (día-mes-año), la latitud y la longitud, la TSM y el pH. Se calcularon los

promedios diarios (entre 12:00 m y 5:00 pm), y los nocturnos (0 y 5 am), para así estimar los promedios diarios. Estos datos se verificaron con el fin de construir los promedios anuales por área (mar Caribe u océano Pacífico).

Los procesos de largo plazo asociados al cambio global se analizaron a partir de los promedios anuales de la TSM por área (Caribe y Pacífico), filtrando así la estacionalidad y la variabilidad espacio-temporal de alta y media frecuencia para enfocarse en los procesos de largo plazo.

Al verificar las series de datos anuales, se encontró que en el período 1993-1995 los valores de la TSM y del pH fueron atípicamente altos y no se mantuvieron dentro del rango característico de las dos variables para la región; por ello en el análisis se consideraron solamente los datos a partir de 1996.

Metodología para el análisis de las tendencias y el establecimiento de las relaciones entre variables

Para el análisis de tendencias de largo plazo se calcularon las tendencias lineales en las dos variables con base en los datos anuales del período 1996-2011. Con las series de datos anuales de las dos variables se exploraron las relaciones entre TSM y TSA, pH y TSM y pH y CO_2 , con el fin de estimar los cambios que podrían ocurrir en la TSM y en el pH debido a los cambios en la TSA y en las concentraciones de CO_2 atmosférico, los cuales generarían diferentes escenarios climáticos. Para el establecimiento de la relación entre pH y TSM se exploraron diversas formas de regresión (lineal y polinomial) entre las variables correspondientes.

La relación entre TSM y TSA se calculó utilizando la temperatura media anual del aire por área (calculada a partir de datos suministrados por el IDEAM), y la TSM media anual por área, cálculo que se utilizó en la estimación de la magnitud del calentamiento futuro.

En cuanto a la relación entre pH y TSM, se exploró la dependencia del pH de la TSM utilizando las series de valores anuales medios por área de la TSM y las de los valores anuales de pH medio por área.

Para establecer la relación entre pH y CO₂ se tomaron los datos de las concentraciones de CO₂ en la atmósfera medidas en la estación de Mauna Loa (Hawái), a los cuales se accedió a través de la página ftp://ftp.cmdl.noaa.gov/ccg/co2/trends/co2_annmean_mlo.txt.

Sobre la calibración, la validación y el ajuste de los modelos de relación

Las relaciones polinomiales obtenidas como modelo arrojaron resultados que diferían de la realidad, por lo cual fue necesario tratarlas para acercar los resultados de los modelos de regresión a la realidad reflejada por los datos registrados.

Inicialmente, se hizo una calibración que consistió en sintonizar manualmente la constante de cada ecuación hasta obtener valores cercanos. También se aplicó un coeficiente k_{ajuste} (ecuación 1):

$$k_{ajuste} = \frac{pH_{observado}}{pH_{modelado}} \quad (1)$$

Así, los resultados obtenidos del modelo se ajustaron de la siguiente manera (ecuación 2):

$$pH_{modelado}^{ajustado} = k_{ajuste} * pH_{modelado} \quad (2)$$

La validación se efectuó con base en el cálculo del error cuadrático medio (RMSE) obtenido de la comparación de los valores de pH modelados con los valores observados.

Método de estimación y análisis de los posibles cambios futuros

La posible magnitud del calentamiento del mar hacia el 2050 y el 2100 se estimó utilizando los escenarios A2 y B2 de calentamiento de la atmósfera sobre la región obtenidos por Ruiz (2010) y Pabón (2012), y aplicando la relación establecida entre la TSA y la TSM descrita en el punto anterior. Tal relación supone que el calentamiento de la atmósfera induce un aumento de la TSM dados los cambios que habría en los flujos que desde la atmósfera van hacia la superficie, en particular la radiación de onda larga, el calor sensible y el calor latente; los cambios en la cantidad de radiación de onda larga incidente estarían asociados a la modificación de la humedad del aire o de la nubosidad.

La tarea de establecer con exactitud la proporción del calentamiento de la superficie del mar debido al calentamiento de la atmósfera es compleja y está fuera de los alcances del presente trabajo. Por ello, para efectos de este trabajo se utilizó la diferencia directa entre TSM y TSA, que según Jackson & Wick (2010) se ubica con mayor frecuencia entre los 0,5 y 0,6 °C (un análisis similar se ha publicado en <http://bobtisdale.blogspot.com/2010/12/toa-project-sea-air-and-sea-surface.html>). No obstante, tal diferencia tiene

particularidades regionales (ver, por ejemplo, a Galbraith, *et al.*, 2012), por lo que aquí se analizaron las diferencias a partir de los datos anuales de TSM y de TSA obtenidos para el Caribe y el Pacífico colombianos.

Para estimar los posibles cambios futuros del pH regional, se utilizó la relación establecida entre pH y TSM en la que se introdujeron los cambios de la TSM que los escenarios A2 y B2 generarían hacia el 2050 y el 2100 (IPCC, 2000) en las concentraciones de los gases de efecto invernadero.

Determinación del impacto en los ecosistemas marinos

Este trabajo se enfocó en los ecosistemas marinos más sensibles a los cambios de las características físicas y químicas del océano, como son los arrecifes coralinos, las praderas de pastos marinos y los manglares (Kennedy, *et al.*, 2002; Fischlin, *et al.*, 2007).

El estudio del impacto de los cambios futuros de la TSM sobre los ecosistemas marinos colombianos se efectuó a partir de situaciones análogas pasadas, que están suficientemente documentadas. En el caso del océano Pacífico, por ejemplo, los eventos de El Niño y La Niña son análogos de calentamiento y de enfriamiento, respectivamente. Para el Caribe se analizaron las descripciones publicadas sobre el efecto de las condiciones especiales en el campo térmico en los ecosistemas regionales.

El impacto de los cambios en el pH en los ecosistemas marinos se infirió a partir de información secundaria sobre los resultados de investigaciones efectuadas hasta ahora por diferentes autores. Igualmente, el impacto de estos fenómenos del cambio global en el ámbito socioeconómico de los ecosistemas marinos seleccionados, se analizó a partir de reportes y publicaciones especializados.

Resultados y discusión

A continuación se exponen los resultados del análisis de las tendencias de largo plazo en las variables de estudio; se presenta la cuantificación de las relaciones entre las variables, con lo que se buscaba estimar condiciones futuras; se plantean los escenarios de cambio en la TSM y en el pH, y finalmente se señalan cuáles podrían ser los impactos de los cambios en los ecosistemas marinos.

Comportamiento de la temperatura superficial del mar y el pH en el mar Caribe y el océano Pacífico colombianos

El comportamiento de la TSM y el pH expresado en promedios anuales por área en el mar Caribe y el océano Pacífico colombianos se presenta en la Figura 2 a y b, respectivamente (ver síntesis en la Tabla 1).

Las tendencias de largo plazo de la TSM (Figura 2a) mostraron en los dos casos calentamiento cercano a los 0,2 °C por decenio, siendo un tanto mayor en el mar Caribe (0,23 °C por decenio) que en el océano Pacífico (0,18 °C por decenio), lo que coincide con las tendencias mundiales

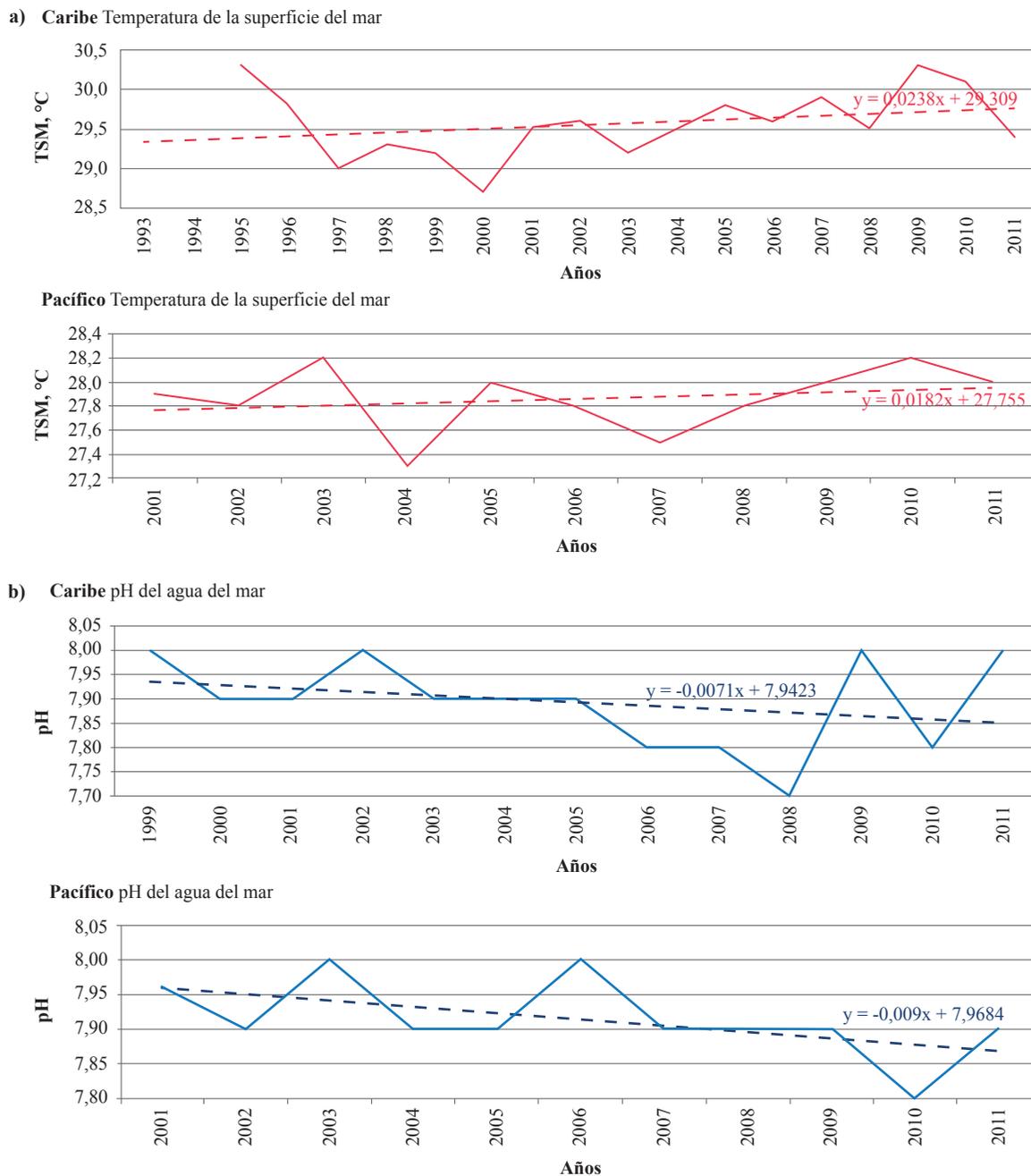


Figura 2. Comportamiento de la temperatura media anual del mar (a) y del pH (b) en el Caribe y el Pacífico colombianos

(Lyman, *et al.*, 2010). La tendencia de largo plazo de los promedios anuales de pH por área (Figura 2b) evidenció que en el mar Caribe esta variable está disminuyendo en un rango de -0,0071 unidades por año, lo que indica un ritmo de acidificación mayor que el promedio mundial (entre -0,015 y -0,024 unidades por decenio, según el IPCC, 2013). En el área marítima de Colombia en el océano Pacífico la tendencia del pH es negativa (-0,009 unidades por año), igual o ligeramente mayor que el promedio global. En los dos casos la tendencia negativa indica una acidificación del océano que es mayor en el océano Pacífico que en el mar Caribe.

Relaciones entre el pH y la temperatura superficial del mar

La Figura 3a presenta los modelos de la relación entre el pH y la TSM para el mar Caribe y el océano Pacífico colombianos. En los dos casos el modelo que mejor se ajustó ($R^2=0,65$ y $R^2=0,91$) fue el basado en el polinomio de quinto orden.

El modelo para el mar Caribe se calibró modificando la constante que aparece al final de la fórmula del polinomio de quinto orden (azul en la Figura 3a), como se expresa en la siguiente ecuación:

Tabla 1. Tendencia por decenio de la temperatura superficial del mar (TSM) y el pH en el mar Caribe y en el Océano Pacífico colombianos

Variable	Tendencia por decenio en el mar Caribe	Tendencia por decenio en el océano Pacífico
TSM	0,23 °C	0,18 °C
pH	-0,071	-0,090

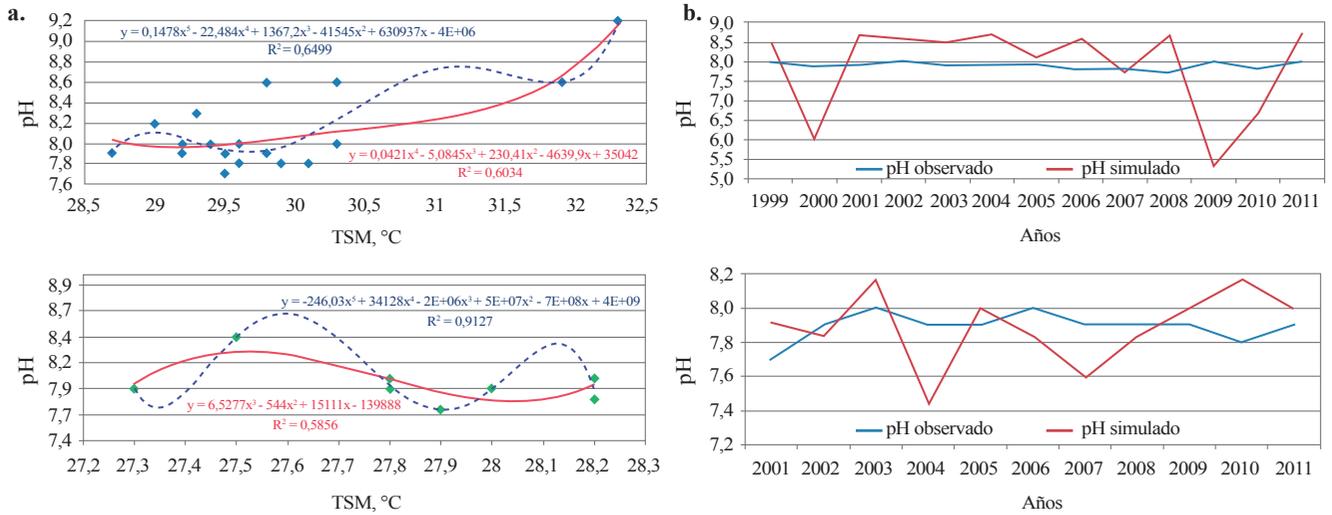


Figura 3. a) Modelos de relación entre la temperatura media anual del mar y el pH medio anual en el mar Caribe (arriba) y el Pacífico (abajo) colombianos (el color de las líneas corresponde al color de los polinomios señalados en la gráfica). b) Comparación de las series de los valores de pH observados y de los modelados para el mar Caribe (arriba) y el océano Pacífico (abajo) colombianos

$$pH(TSM) = 0,1478 * TSM^5 - 22,484 * TSM^4 + 1367,2 * TSM^3 - 41545 * TSM^2 + 630937 * TSM - 3831502,738 \quad (3)$$

Para el Pacífico, la fórmula señalada en el gráfico correspondiente de la Figura 3a se ajustó mediante la aplicación de un coeficiente $k_{ajuste} = -2,24638 * 10^{-9}$, con lo que el modelo para esta región quedó así:

$$pH(TSM) = -2,24638 * 10^{-9} [-246,03 * TSM^5 + 34128 * TSM^4 - 2000000 * TSM^3 + 50000000 * TSM^2 - 700000000 * TSM + 4000000000] \quad (4)$$

La comparación de los resultados generados por estos modelos y los datos de las observaciones reales (Figura 3b) permitió establecer que para el océano Pacífico lo aproximación fue mejor que para el mar Caribe. Para validar los resultados de los modelos de relación entre pH y TSM, se compararon los datos de pH observados y los modelados mediante el cálculo del error cuadrático medio (RMSE). Como resultado se obtuvieron RMSE del orden de 1,11 y 0,29 para los modelos del mar Caribe y el océano Pacífico, respectivamente, lo que representa un 14 % y un 3,6 % del valor promedio de las series de pH correspondientes. Con un mayor muestreo se podrá mejorar el modelo y reducir el error a valores por debajo del 10 % para utilizarlo en diversos cálculos en el futuro.

Los resultados de los valores de pH obtenidos para el Caribe y el Pacífico colombianos mediante estas fórmulas tuvieron un orden de magnitud similar a los valores reales observados en estas dos regiones del océano mundial. En los sectores analizados del mar Caribe, los valores de pH promedio por área oscilan entre 8,0 y 8,1, en tanto que en el océano Pacífico, el pH varía entre 7,95 y 8,0. Las ecuaciones (3) y (4) se podrían utilizar, entonces, para hacer cálculos con valores de TSM de otro período y establecer su promedio de pH, aunque habría que tener cuidado con el uso de dichas ecuaciones dado que en los dos casos se presentó una alta sensibilidad a los cambios de la TSM, debido a que los cambios de décimas de grado producen grandes cambios en el pH.

Relación entre la temperatura de la superficie del mar (TSM) y la temperatura del aire en superficie (TSA)

La relación entre la TSA y la TSM para el mar Caribe y el océano Pacífico colombianos, se muestra en la Figura 4. En el mar Caribe (Figura 4a, arriba), se observó una relación directa entre la temperatura del aire y de la superficie del mar; la diferencia entre las dos variables fue de 1,5-1,6 °C, que se mantuvo prácticamente uniforme a través de los años. Para el Pacífico, la relación fue un tanto más compleja (por la diferencia en la amplitud de la variabilidad interanual de las dos variables debida a la posición de las corrientes marinas y a la localización de las anomalías de la

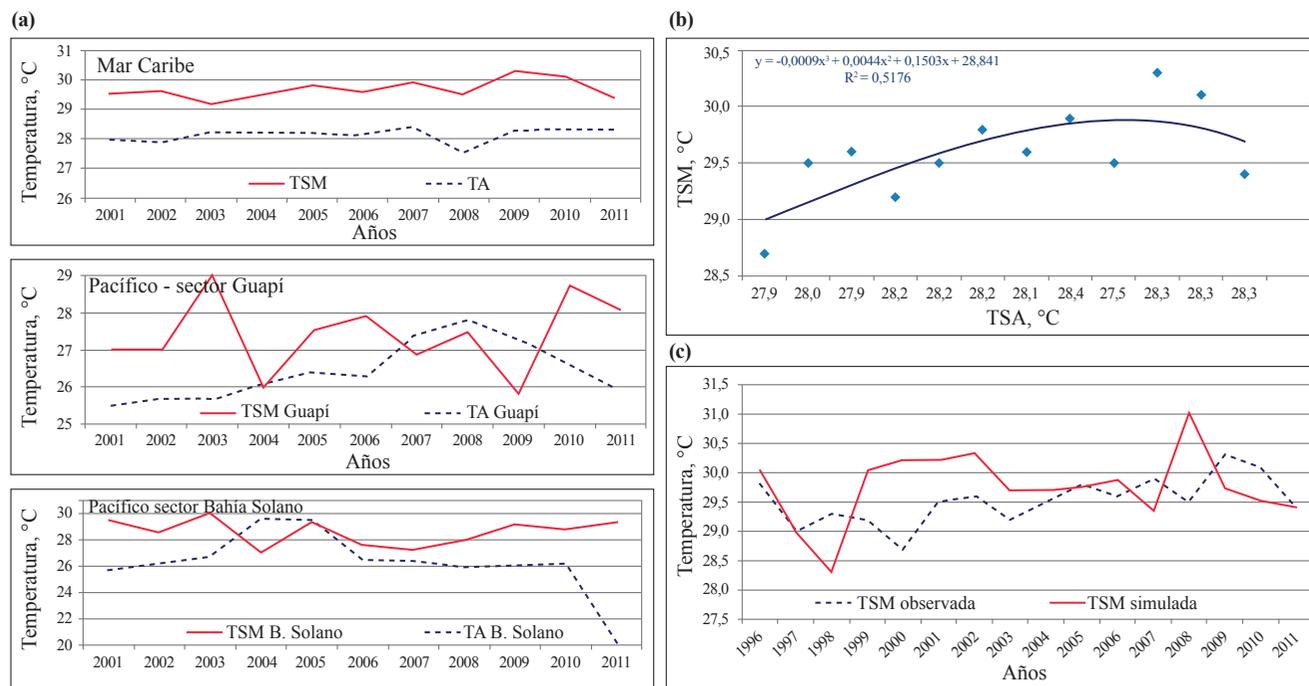


Figura 4. (a) Comparación del comportamiento interanual de la temperatura del aire (TA) y la temperatura superficial del mar (TSM) en el mar Caribe (arriba) y el océano Pacífico (centro y abajo). **(b)** Cuantificación de la relación existente entre la TSM y la TSA en el Caribe colombiano. **(c)** Comparación de la TSM observada y la TSM simulada para el área analizada del mar Caribe.

TSM asociadas a los fenómenos de El Niño y de La Niña), y difícilmente se podría establecer un modelo de relación entre la TSM y la TSA para estos sectores del estudio.

La relación entre la TSA y la TSM en el Caribe se cuantificó según se muestra en la Figura 4b, y en ella la TSM se pudo obtener con un alto grado de precisión ($R^2=0,72$) empleando la fórmula señalada en el gráfico, la que una vez calibrada y ajustada es la siguiente:

$$TSM(TSA) = 1,09 * [- 0,0009 * TSA^3 - 0,0044 * TSA^2 + 0,1503 * TSA + 39,5] \quad (5)$$

Con esta fórmula se obtuvieron los resultados que se ilustran en la Figura 4c. En este caso se registró un RMSE=0,77, es decir cerca del, 2,5 % del valor promedio de la TSM observada, lo que permitiría elaborar las proyecciones futuras de la TSM a partir de la que se calcule en diferentes escenarios de cambio climático.

Para el océano Pacífico (Figura 4a, centro y abajo), el patrón de la relación entre la TSA y la TSM se vio afectado por la variabilidad interanual asociada a los fenómenos de El Niño y de La Niña (o el ciclo El Niño-Oscilación del Sur, ENOS), siendo ésta más marcada en el sector sur (Guapí), donde la TSM mostró claramente los valores máximos asociados a los fenómenos de El Niño en los periodos 2002-2003 (en el gráfico se ve un pico en el 2003) y 2009-2010 (con un pico en el 2010), los cuales no incidieron en el comportamiento de la TSA, pero sí se reflejaron en un aumento de la diferencia entre la TSA y

la TSM. También se observaron las condiciones frías que predominaron entre el 2007 y el 2009 asociadas al evento de La Niña; en este periodo la TSA estuvo por encima de la TSM en esta región. En el sector de Bahía Solano el efecto del ciclo ENOS no fue tan marcado y solo se ven los picos asociados a los eventos cálidos (El Niño) cortos de 2002-2003 y de 2004-2005, que no generaron una señal en la TSA. Según se observa en la Figura 4a, abajo, en este sector de Bahía Solano hubo un enfriamiento en el 2004, que tal vez pudo ser un proceso subregional, dado que en ese año no ocurrió el fenómeno de La Niña. En este enfriamiento la TSA se ubicó por encima de la TSM. Por esta diversidad de situaciones en la expresión subregional de la variabilidad interanual, no fue posible establecer un patrón de relación (una ecuación o fórmula) entre la TSM y la TSA para el Pacífico colombiano. **Friedrich, et al.** (2012) han señalado esta particularidad de la variabilidad interanual del Pacífico oriental (tomando como referencia las Islas Galápagos) en comparación con el Caribe, y plantean que tal heterogeneidad en los procesos influye en las tendencias regionales de la acidificación y en la calcificación en algunos organismos de los ecosistemas marinos.

Relaciones entre el pH del agua marina regional y el CO₂ atmosférico global

La exploración de la relación entre el pH y el CO₂ se hizo con las series de pH correspondientes a los sectores del mar Caribe y del océano Pacífico analizados y las concentraciones de CO₂ medidas en Mauna Loa (Hawaii). En la Figura 5a se

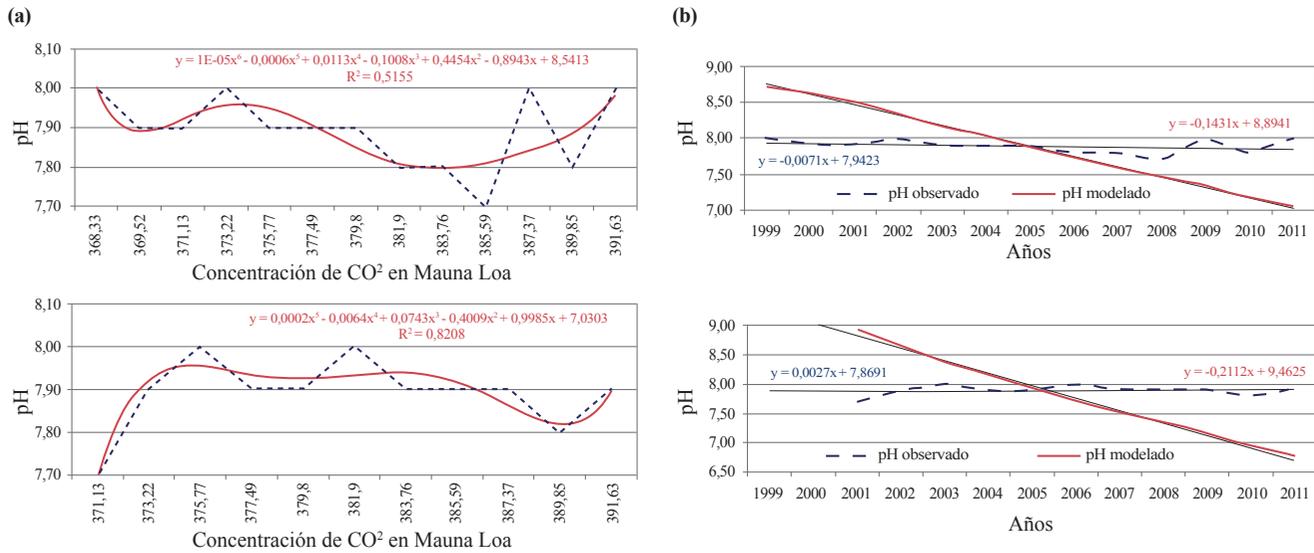


Figura 5. (a) Cuantificación de la relación entre el pH y el CO₂ para el Caribe (arriba) y el Pacífico (abajo) colombianos. **(b)** Comparación del comportamiento del pH observado y el obtenido a partir de las relaciones (6) y (7) para el Caribe (arriba) y para el Pacífico (abajo).

presenta esta relación en las ecuaciones sobre los gráficos (ecuaciones 6 y 7). Allí se señalan los polinomios con los que se obtuvo el máximo R² en cada caso.

Una vez calibrados, estos modelos de relación entre el pH y el CO₂ resultaron así:

$$pH(CO_2) = 3,58184 * 10^{11} / [0,00001 * CO_2^6 - 0,0006 * CO_2^5 + 0,0113 * CO_2^4 - 0,1008 * CO_2^3 + 0,4454 * CO_2^2 - 0,8943 * CO_2 + 20000000000,541] \quad (6)$$

$$pH(CO_2) = 11503689098 / [0,0002 * CO_2^5 - 0,0064 * CO_2^4 + 0,0743 * CO_2^3 - 0,4009 * CO_2^2 + 0,9985 * CO_2 + 7,0303] \quad (7)$$

La fuerte tendencia lineal de las concentraciones de CO₂ imprimió una tendencia exagerada a la disminución del pH modelado (Figura 5b). Esto implicó hacer un ajuste de tendencia, que consistió en multiplicar la tendencia de la serie modelada por 3,6x10¹¹ para el mar Caribe (ecuación 6) y por 1150368908 para el océano Pacífico (ecuación 7). Los promedios de las series de mediciones del pH para el período analizado en el mar Caribe y en el océano Pacífico fueron de 7,9 en los dos casos; de acuerdo con Doney (2006), el pH es más bajo en el Pacífico que en el Caribe. Los promedios de los modelados fueron de 7,9 y 7,8, respectivamente.

Los resultados obtenidos después del ajuste resultaron similares a los propuestos por otros autores (The Royal Society, 2005; Feely, et al., 2009), lo que sugiere que un incremento de aproximadamente 100 ppmv de CO₂ atmosférico conlleva a una reducción de 0,1 unidades de pH en el agua marina superficial. En el período de 1999 a 2011 analizado, y de acuerdo con las mediciones en Mauna Loa (Hawaii), el incremento del CO₂ atmosférico fue del orden

de 20 ppmv, lo que generó una disminución del pH de 0,07 unidades por decenio y de 0,09 unidades por decenio en los sectores marino-costeros analizados en el mar Caribe y el océano Pacífico, respectivamente. La aplicación de los modelos ajustados de la relación entre el pH y el CO₂ generó tendencias similares.

En las estaciones con ambientes estuarinos también se presenta una acidificación de sus aguas; no obstante, de acuerdo con Feely, et al., (2010) esta acidificación es ocasionada no solo por el proceso global, sino que también puede ser inducida por procesos costeros como la surgencia, rica en CO₂, y por los flujos de agua dulce, sedimentos, materia orgánica, nutrientes y contaminantes provenientes del continente. Las tendencias del pH establecidas son el promedio para la franja marina costera, por lo que incluirían tanto el efecto del proceso global de acidificación como el generado por los procesos regionales. Así las cosas, estas tendencias solo son evidencia de un proceso de acidificación en estas zonas que no puede atribuirse exclusivamente al proceso global. A esto hay que agregar lo señalado por Friedrich, et al., (2012) con relación a la heterogeneidad de los procesos en diferentes regiones.

Los posibles cambios futuros en la temperatura superficial del mar (TSM) y el pH

En la metodología se propuso que para establecer los cambios futuros de la TSM se usarían los valores de temperatura media anual del aire provenientes de escenarios futuros y su inclusión en el modelo de relación entre la TSM y la TSA establecido. Para los cambios de pH se utilizaría la relación entre el pH y la TSA y entre el pH y el CO₂; infortunadamente, la relación entre el pH y la TSM no

funcionó lo suficientemente bien, por lo que se optó por estimar el pH futuro con base en los datos de CO₂ de Mauna Loa (Hawaii).

En la tabla 2a se presentan las concentraciones de CO₂ bajo los escenarios A2 y B2 del IPCC (2000), mientras que en la tabla 2b se presentan los cambios que habría en la TSA en dos

Tabla 2. Valores de las concentraciones de CO₂ y de la temperatura media anual del aire proyectados a diferentes períodos del siglo XXI y empleados para el cálculo de escenarios de temperatura media anual de la superficie del mar y del pH para el Caribe y el Pacífico colombianos. **(a)** Concentraciones de CO₂ atmosférico (en ppmv) para diferentes cortes en el siglo XXI en los escenarios A2 y B2 del IPCC (2000). **(b)** Cambios en el promedio multianual (norma de 30 años) en la temperatura media anual del aire sobre el Caribe y el Pacífico bajo varios escenarios futuros comparados con la norma observada a finales de siglo XX (1971-2000), según lo establecido por Pabón (2012).

(a)

Año	Escenario A2	Escenario B2
2025	450	425
2050	550	500
2075	625	550
2100	850	600

(b)

Región	2011-2040		2070-2100	
	A2	B2	A2	B2
Caribe	1,5	1	3	2
Pacífico	1,2	1	2,5	2

ventanas temporales del siglo XXI bajo los escenarios A2 y B2 del IPCC (2000); los datos regionales de la TSA en estos escenarios se extractaron de Pabón (2012).

Con la información de las Tablas 2a y 2b y las fórmulas de las relaciones arriba establecidas, se calcularon los cambios que habría en la TSM en los períodos 2011-2040 y 2070-2100, y los posibles valores futuros del pH en el 2025, 2050, 2075 y 2100 bajo los escenarios A2 y B2. La referencia de los cambios de la TSM es la norma observada en el periodo de 1971-2000. Los resultados para la TSM en los sectores analizados del mar Caribe y del océano Pacífico se muestran en la Tabla 3a. Es posible constatar que en ambos casos que hacia finales del siglo XXI los valores promedio de la TSM sobrepasarían los 30 °C.

Los resultados para el pH en diferentes períodos del siglo XXI se exponen en la Tabla 3b. Como se puede apreciar, en el escenario A2 hacia finales del siglo XXI se tendrían valores 0,5 por debajo de los registrados a comienzos del siglo, en tanto que bajo el escenario B2 la reducción del pH sería del orden de 0,3.

Possible impacto en los ecosistemas marinos colombianos

Los resultados expuestos sugieren que en el mar Caribe y en el océano Pacífico colombianos hay calentamiento y acidificación de las aguas marinas, lo que constituye una amenaza para sus ecosistemas, en particular los arrecifes coralinos, las praderas de pastos marinos y los manglares. Estos ecosistemas son particularmente sensibles a los cambios en las características físicas y químicas del océano (Kennedy, *et al.*, 2002; Fischlin, *et al.*, 2007).

Tabla 3. Proyecciones de la temperatura media del mar y el pH en el Caribe y el Pacífico para diferentes períodos del siglo XXI. **(a)** Temperatura media del mar (TSM) bajo los escenarios A2 y B2. **(b)** pH (en unidades) en el 2025, el 2050, el 2075 y el 2100 bajo los escenarios A2 y B2

(a)

Región	TSM promedio en 2000-2010	2011-2040		2070-2100	
		A2	B2	A2	B2
Caribe	29,6	31,0	30,5	32,0	31,4
Pacífico	27,9	29,2	28,6	30,4	29,8

(b)

Región	pH promedio en 2000-2010	Años			
		2025	2050	2075	2100
Escenario A2					
Caribe	7,892	7,812	7,712	7,637	7,412
Pacífico	7,891	7,811	7,711	7,636	7,411
Escenario B2					
Caribe	7,892	7,837	7,762	7,712	7,662
Pacífico	7,891	7,836	7,761	7,711	7,661

Impacto del aumento de la temperatura del mar (TSM)

Según se estableció en el análisis, el aumento actual de la TSM en el mar Caribe y el océano Pacífico colombianos es de cerca de 0,2 °C, y se proyecta que en el siglo XXI este calentamiento puede alcanzar los 2 °C. Estos cambios indudablemente producirán impactos en los ecosistemas de las áreas marítimas colombianas, los cuales se pueden inferir a partir de la evidencia de los impactos encontrados por diversos autores en otras regiones o para la misma región pero en otros períodos (Alvarado, *et al.*, 1986; Solano, 1994; Díaz, *et al.*, 2000; Díaz, *et al.*, 2003; Vargas-Ángel, *et al.*, 2001; Garzón-Ferreira, *et al.*, 2002; Sheppard & Rioja-Nieto, 2005; Echavarría-Heras, *et al.*, 2006; Barreto, 2008; Invemar, 2009; Invemar, 2011; Gomes-Soares, *et al.*, 2012). Estos casos análogos pueden ayudar a prever lo que podría ocurrir en la región de análisis. Por ejemplo, en el Pacífico colombiano se ha observado un calentamiento de tal magnitud durante los eventos de El Niño, por lo que, para esta región, lo que ocurre temporalmente en el ambiente marino colombiano en esas condiciones anómalas podría tomarse como escenario para inferir los posibles impactos del calentamiento en el océano en el siglo XXI. La Tabla 4 resume los posibles efectos del calentamiento del mar inferidos a partir de diversas investigaciones llevadas a cabo por diversos autores en el Caribe, el Atlántico tropical occidental y el Pacífico tropical oriental.

Según esta revisión, a medida que transcurra el siglo XXI la cobertura de los arrecifes coralinos colombianos presentaría una paulatina disminución, ya que el aumento de la temperatura del agua reduce su resistencia y su resiliencia, lo que posibilita la reducción de las tasas de calcificación y el blanqueamiento. Esta reducción de los arrecifes coralinos implica una disminución de los organismos y comunidades asociados (Alvarado, *et al.*, 1986; Solano, 1994; Díaz, *et al.*, 2000; Vargas-Ángel, *et al.*, 2001; Garzón-Ferreira, *et al.*, 2002; Sheppard & Rioja-Nieto, 2005; Invemar, 2009; Invemar, 2011).

El calentamiento del medio marino también propiciará la disminución en la extensión de las praderas de pastos marinos en el mar Caribe colombiano debido a los cambios en sus tasas de crecimiento y funciones fisiológicas y a la reducción de su capacidad fotosintética (Díaz, *et al.*, 2003; Echavarría-Heras, *et al.*, 2006).

Otro de los ecosistemas marinos colombianos impactados por el calentamiento del agua de mar son los manglares, ya que este fenómeno podría ocasionar un aumento en la salinidad y una reducción de los nutrientes, disminuyendo así la productividad primaria del estuario y la densidad de algunas especies de manglar. Estos cambios en el ecosistema significarían, a su vez, una reducción de la abundancia de los organismos asociados (Barreto, 2008; Gomes-Soares, *et al.*, 2012).

Impacto de la disminución del pH

De acuerdo con los resultados obtenidos, se está presentando una disminución del pH en el territorio marítimo colombiano del orden de -0,071 en el mar Caribe y de -0,090 en el océano Pacífico, en tanto que la acidificación del océano podría alcanzar 0,5 unidades a finales del siglo XXI. Estas alteraciones pueden afectar significativamente los ecosistemas marinos de Colombia y podrían deducirse de los estudios de varios autores en diferentes regiones del planeta. La Tabla 5 sintetiza los posibles efectos de la acidificación del océano inferidos a partir de diversas investigaciones realizadas sobre el tema en la región. Sería posible inferir otros efectos a partir de lo que está ocurriendo en otras regiones, pero en la Tabla 5 se incluyen solamente las evidencias en torno a esta región y los resultados de algunos experimentos realizados por investigadores en el tema.

Los ecosistemas de arrecifes coralinos localizados en los mares colombianos podrían ver reducida su biodiversidad durante el siglo XXI, ya que la disminución del pH disminuye

Tabla 4. Posibles efectos del aumento de la temperatura superficial del mar (TSM) en los ecosistemas marinos colombianos

Ecosistema marino costero	Posible efecto	Evidencia a partir de la que se infiere el posible efecto
Arrecifes coralinos	Blanqueamiento de coral	Blanqueamiento del coral causado por el fenómeno de El Niño (Alvarado, <i>et al.</i> , 1986; Solano, 1994; Díaz, <i>et al.</i> , 2000; Vargas-Ángel, <i>et al.</i> , 2001; Garzón-Ferreira, <i>et al.</i> , 2002; Invemar, 2009; Invemar, 2011).
	Pérdida de la cobertura	Disminución de la cobertura coralina en Colombia (Díaz, <i>et al.</i> , 2000; Invemar, 2009; Invemar, 2011).
	Mortalidad de algunas especies y áreas coralinas	Mortalidad de áreas coralinas (Sheppard & Rioja-Nieto, 2005)
Praderas de pastos marinos	Disminución de la tasa de crecimiento y de la cobertura	Disminución de la cobertura ocasionada por el evento de El Niño (Echavarría-Heras, <i>et al.</i> , 2006).
	Cambio en las funciones fisiológicas de las plantas	Cambio en la floración y maduración causado por el evento de El Niño en Colombia (Díaz, <i>et al.</i> , 2003).
Manglar	Cambio en la fisiología de las especies	Efecto del calentamiento del océano en los manglares (Gomes-Soares, <i>et al.</i> , 2012).
	Disminución de la densidad	Manglares en Venezuela (Barreto, 2008)

la densidad de las zooxantelas y las tasas de calcificación, ocasionando el blanqueamiento e incluso la muerte de algunas especies. La reducción de la cobertura de los arrecifes de coral significa, a su vez, la disminución de los organismos y comunidades asociados (Anthony, et al., 2008; Bak, et al., 2009; Kleypas & Yates, 2009; Veron, et al., 2009; Krief, et al., 2010; Anlauf, et al., 2011). Igualmente, la acidificación del océano afectará la distribución de las especies de las praderas de pastos marinos en el mar Caribe colombiano debido a la disminución de su productividad y la competencia con otras especies de pastos marinos y con poblaciones de algas asociadas a este ecosistema (Short & Neckles, 1999).

Los manglares del territorio marítimo colombiano también serán impactados por la disminución del pH, la cual ocasiona cambios en la solubilidad química, la disponibilidad de nutrientes y la degradación de la materia

orgánica, afectando la cadena trófica y los organismos marinos asociados a los estuarios del manglar (Feely, et al., 2010).

Impacto socioeconómico del cambio global en los ecosistemas marinos

Los posibles efectos socioeconómicos del calentamiento y la acidificación del océano se resumen en la Tabla 6.

Con base en el conocimiento de los impactos registrados y analizados por diferentes investigadores de la región, en especial de instituciones colombianas, es posible inferir los impactos del calentamiento y la acidificación del océano en las regiones costeras del mar Caribe y el océano Pacífico colombianos, los cuales afectarían las pesquerías, la comercialización de recursos marinos, el turismo y otras actividades comerciales.

Tabla 5. Posibles efectos de la disminución del pH en los ecosistemas marinos colombianos

Ecosistema marino costero	Posible efecto	Evidencia a partir de la que se infiere el posible efecto
Arrecifes coralinos	Blanqueamiento	Anthony, et al., 2008 (en general, experimentalmente)
	Reducción del crecimiento	Bak, et al., 2009 (corales en Curazao)
	Disminución en la densidad de las zooxantelas	Disminución de la densidad de zooxantelas en <i>Porites sp</i> y <i>Stylophora pistillata</i> (Krief, et al., 2010, experimentalmente en condiciones de acuario controlado) y en <i>Porites panamensis</i> (Anlauf, et al., 2011, experimentalmente para el Pacífico tropical oriental)
	Reducción de las tasas de calcificación	Disminución de las tasas de calcificación en especies de coral (Anthony, et al., 2008; experimentalmente); Kleypas & Yates, 2009, síntesis en la que se citan los corales del Caribe; Krief, et al., 2010)
	Mortalidad de algunas especies	Mortalidad de corales causada por la acidificación del océano (Veron, et al., 2009).
Praderas de pastos marinos	Cambio en la distribución de las especies	Impacto de la acidificación del océano en pastos marinos (Short & Neckles, 1999).
	Aumento de la productividad	Aumento de la productividad de <i>Thalassia testudinum</i> en el mar Caribe (Short & Neckles, 1999).
Manglar	Alteraciones en la cadena trófica y organismos asociados de aguas estuarinas	Impacto de la acidificación del océano en estuarios de manglares de Estados Unidos (Feely, et al., 2010).

Tabla 6. Posibles impactos socioeconómicos identificados en los ecosistemas marinos colombianos

Sector	Posible impacto	Evidencia a partir de la que se infiere el posible impacto
Pesca	Reducción de la pesca por desplazamiento de especies comerciales	Migración de plumuda del Pacífico colombiano hacia el norte durante el evento El Niño 1997 – 1998 (Zapata, 2002)
	Reducción de las poblaciones de organismos comerciales	Reducción de especies comerciales en Colombia (Díaz, et al., 2000; Zapata, 2002; Invemar, 2011)
	Afectación de la seguridad alimentaria	Impacto socioeconómico de la acidificación del océano (Rodríguez, et al., 2013).
Turismo	Problemas de salud en los turistas	Impacto socioeconómico de la acidificación del océano (Rodríguez, et al., 2013)
	Disminución del buceo ecológico y recreacional	Impacto socioeconómico de la acidificación del océano (Rodríguez, et al., 2013).
	Efectos económicos en actividades asociadas	Impacto socioeconómico de la acidificación del océano en ecosistemas marinos (Rodríguez, et al., 2013).

En este contexto, es posible prever que el deterioro de los bienes y servicios de los ecosistemas marinos colombianos traería efectos negativos, principalmente en la pesca (artesanal e industrial) y en el turismo, renglones económicos que generan seguridad alimentaria, empleo y sustento económico para los habitantes de estas regiones del país. De acuerdo con la **Corporación Colombiana Internacional - CCI** (2006), en el mar Caribe colombiano se desarrolla la pesca industrial de camarón, atún y pesca blanca, así como la pesca artesanal por parte de comunidades de pescadores en las diferentes regiones; así mismo, en el océano Pacífico se desarrolla la pesca industrial (camaronera, atunera, pesca blanca y pequeños pelágicos), la pesca artesanal y la pesca tradicional de piangua (CCI, 2006; Díaz, *et al.*, 2011).

Dado que en años anteriores se evidenció en el océano Pacífico colombiano la migración de la plumuda, *Opisthonema sp.*, hacia el norte del Pacífico durante el evento de El Niño de 1997–1998 (Zapata, 2002), lo que disminuyó la abundancia de esta especie, con el calentamiento del agua marina en la región podría darse el desplazamiento definitivo de su hábitat, impactando negativamente y de manera significativa la pesquería artesanal de los habitantes de esta región.

Igualmente, el deterioro de los ecosistemas marinos colombianos debido al calentamiento y la acidificación del océano ocasiona un impacto significativo en los organismos asociados, disminuyendo la población de especies comerciales, lo cual se evidencia con la reducción de la cobertura de los arrecifes de coral (Díaz, *et al.*, 2000), así como de pargos, meros, chernas, langostas, cangrejo y caracoles, entre otros (Díaz, *et al.*, 2000; Invemar, 2011).

El turismo en las regiones costeras del territorio colombiano también podría verse afectado por el calentamiento y la acidificación del océano, ya que ocasionarían problemas de salud en los turistas, disminuirían el buceo ecológico y recreacional y afectarían negativamente la economía de otras actividades asociadas.

Conclusiones

Según el análisis de las series de datos de la TSM y del pH recolectadas por el **Invemar** en diferentes sectores de la zona costera del Caribe y del Pacífico colombiano, se estableció lo siguiente.

- Hay una tendencia al incremento a largo plazo de la temperatura media del mar del orden de 0,23 °C por decenio en Caribe y de 0,18 °C por decenio en el Pacífico, lo que corrobora la presencia del calentamiento del océano en estos sectores.
- Hay una tendencia a la disminución largo plazo del pH en los sectores marinos costeros del Caribe y del Pacífico analizados, la cual se estimó en -0,071 y -0,090 unidades por decenio, respectivamente, lo que evidencia un ritmo de acidificación ligeramente mayor que el promedio mundial. No obstante, dado que algunas estaciones de

medición estaban localizadas en ambientes estuarinos, dicha acidificación no se podría atribuir completamente al proceso global, ya que puede ser inducida por procesos que se estén desarrollando en la costa y en el continente.

En lo que se refiere a las condiciones marinas en los sectores de estudio durante el siglo XXI, se encontró que:

- La TSM hacia finales del siglo tendría un aumento de hasta 2 °C en relación con la observada a comienzos de siglo en los sectores analizados del Caribe y del Pacífico.
- Hacia finales del siglo XXI, en el escenario más drástico de los analizados en este trabajo (A2), el pH habría disminuido hasta en 0,5 sus valores.

Dado que según la síntesis bibliográfica llevada a cabo para el presente trabajo, estos cambios en el ambiente marino son mayores a los que han impactado hasta ahora los ecosistemas en diferentes regiones del mundo, es muy probable que durante el siglo XXI, con la agudización del calentamiento y la acidificación del océano (lo que de acuerdo a **Friedrich, et al.** (2012), se reducirá la calcificación de los organismos marinos en magnitudes que regionalmente podrían superar hasta en 30 veces la tendencia global), los ecosistemas marinos costeros colombianos se vean fuertemente afectados, así como sus bienes y servicios, con el consecuente impacto socioeconómico desastroso para el país.

Reconocimientos y agradecimientos

El presente trabajo se desarrolló en el marco de la línea de investigación “Dimensión biogeofísica y socioeconómica del cambio global” del Programa de Postgrados de Geografía del Departamento de Geografía, Facultad de Ciencias Humanas, de la Universidad Nacional de Colombia, a cargo del grupo de investigación “Tiempo, clima y sociedad”. Agradecemos a la Dirección de Investigación de la Sede Bogotá de la Universidad por su apoyo a través del Quinto Corte, Modalidad 1 (Apoyo a proyectos de tesis y trabajos de investigación), así como al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés” (Invemar) y al Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), entidades que suministraron los datos necesarios para el desarrollo de la investigación.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

Bibliografía

- Alvarado E. M., Duque, F., Flórez, L., Ramírez, R.** 1986. Evaluación cualitativa de los arrecifes coralinos de Islas del Rosario (Cartagena-Colombia). Boletín Ecotrópica: Ecosistemas Tropicales. **15**: 1-30.
- Anlauf, H., D’Croz, L., O’Dea, A.** 2011. A corrosive concoction: The combined effects of ocean warming and acidification on the early growth of a stony coral are multiplicative. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. **397**: 13-20.

- Anthony, K. R. M., Kline, D. I., Díaz-Pulido, G., Dove, S., Hoegh-Guldberg, O.** 2008. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. **105** (45): 17442-17446.
- Arnason, R.** 2012: Global warming: New challenges for the common fisheries policy? Ocean and Coastal Management, **70**: 4-9.
- Bak R.P.M., Nieuwland, G., Meesters, E. H.** 2009. Coral growth rates revisited after 31 years: what is causing lower extension rates in *Acropora palmata*? Bulletin of Marine Science. **84**, p. 287-294.
- Barange, M., Cheung, W. W. L., Merino, G., Perry, R. I.** 2010. Modeling the potential impacts of climate change and human activities on the sustainability of marine resources. Current Opinion in Environmental Sustainability. **2**: 326-333.
- Barbier, E. B.** 2012. A spatial model of coastal ecosystem services. Ecological Economics. **78**: 70-79.
- Barreto, M. B.** 2008. Diagnostics about the state of mangroves in Venezuela: Case studies from The National Park Morrocoy and Wildlife Refuge Cuare. In: Mangroves and Halophytes: Restoration and utilization. p. 51-64.
- Brierley, A. S. & Kingsford, M. J.** 2009. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. Current Biology. **19**: R602-R614.
- Caldeira, K. & Wickett, M. E.** 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature. **425**: 365-365.
- Comeaux, R. S., Allison, M. A., Bianchi, T. S.** 2012. Mangrove expansion in the Gulf of Mexico with climate change: Implications for wetland health and resistance to rising sea levels. Estuarine, Coastal and Shelf Science. **96**: 81-95.
- Cooley, S. R., Kite-Powell, H. L., Doney, S. C.** 2009. Ocean acidification's potential to alter global marine ecosystem services. Oceanography **12** (4): 172-181.
- Corporación Colombiana Internacional – CCI.** 2006. Pesca y Acuicultura Colombia 2006. Bogotá, D. C., Colombia. 138 p.
- Crabbe, M. J. C.** 2009. Modelling of geoengineering options in response to climate change and global warming: Implications for coral reefs. Computational Biology and Chemistry. **33**: 415-420.
- Departamento Nacional de Planeación – DNP.** 2007. Visión Colombia II Centenario 2019: Aprovechar el territorio marino-costero en forma eficiente y sostenible. Excelsior Impresores. Bogotá, DC. Colombia. 100 p.
- Díaz, J. M., Barrios, L. M., Cendales, M. H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., Ospina, G. H., Parra-Velandia, F., Pinzón, J., Vargas-ángel, B., Zapata, F. A., Zea, S.** 2000. Áreas coralinas de Colombia. Invemar. Serie de Publicaciones Especiales No. 5. Santa Marta, Colombia. 176 p.
- Díaz, J. M., Barrios, L. M., Gómez-López, D. I.** (Editores). 2003. Las praderas de pastos marinos en Colombia: estructura y distribución de un ecosistema estratégico. Invemar. Serie de Publicaciones Especiales No. 10. Santa Marta, Colombia. 160 p.
- Díaz, J. M., Vieira, C. A., Melo, G. J.** (Editores). 2011. Diagnóstico de las principales pesquerías del Pacífico colombiano. Fundación Marviva – Colombia. Bogotá, D. C. 242 p.
- Dmitrenko, I. A., Polyakov, I. V., Kirillov, S. A., Timokhov, L. A., Frolov, I. E., Sokolov, V. T., Simmons, H. L., Ivanov, V. V., Walsh, D.** 2008. Toward a warmer Arctic Ocean: Spreading of the early 21st century Atlantic Water warm anomaly along the Eurasian Basin margins. Journal of Geophysical Research – Oceans. **113**: C05023.
- Doney S. C.** 2006. The dangers of ocean acidification. Scientific American, March. p. 58-65.
- Echavarría-Heras, H. A., Solana-Arellano, E., Franco-Vizcaíno, E.** 2006. The role of increased sea surface temperature on eelgrass leaf dynamics: Onset on El Niño as a proxy for global climate change in San Quintín Bay, Baja California. Bulletin Southern California Academy of Sciences. **105** (3): 113-127.
- Feely, R. A., Doney, S. C., Cooley, S. R.** 2009. Ocean acidification: Present conditions and future changes in a high-CO₂ world. Oceanography. **22** (4): 36-47.
- Feely, R. A., Alin, S. R., Newton, J., Sabine, C. L., Warner, M., Devol, A., Krembs, C., Maloy, C.** 2010. The combined effects of ocean acidification, mixing and respiration on pH and carbonate saturation in an urbanized estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science. **88**: 442-449.
- Fischlin, A., Midgley, G. F., Price, J. T., Leemans, R., Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M. D. A., Dube, O. P., Tarazona, J., Velickho, A. A.** 2007. Ecosystems, their properties, goods, and services. In: Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Parry, M. L., O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden and C. E. Hanson (Eds.). Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom and New York, USA. p. 211-272.
- Friedrich, T., Timmermann, A., Abe-Ouchi, A., Bates, N.R., Chikamoto, M.O., Church, M.J., Dore, J.E., Gledhill, D.K., González-Dávila, M., Heinemann, M., Ilyina, T., Jungclauss, J. H., McLeod, E., Mouchet, A., Santana-Casian, J.M.** 2012. Detecting regional anthropogenic trends in ocean acidification against natural variability. Nature Climate Change. 20. Publicado en línea: 22 de enero, 2012. Doi: 10.1038/NCLIMATE1372
- Fukasawa, M., Freeland, H., Perkin, R., Watanabe, T., Uchida, J., Nishina, A.** 2004. Bottom water warming in the North Pacific Ocean. Nature. **427** (6977): 825-827.
- Galbraith, P. S., Larouche, P., Chassé, J., Petrie, B.** 2012. Sea-surface temperature in relation to air temperature in the Gulf of St. Lawrence: Interdecadal variability and long term trends. Deep Sea Research II, **77-80**: 10-20.
- Garzón-Ferreira, J., Cortés, J., Croquer, A., Guzmán, H., Leao, Z., Rodríguez-Ramírez, A.** 2002. Status of coral reefs in Southern Tropical America in 2000-2002: Brazil, Colombia, Costa Rica, Panamá and Venezuela. In: Status of coral reef of the world. Australian Institute of Marine Science. p. 343-360.

- Gledhill, D. K., Wanninkhof, R., Millero, F. J., Eakin, M.** 2008. Ocean acidification of the Greater Caribbean Region 1996-2006. *J. Geophys. Res.* **113**: C10031; doi:10.1029/2007JC004629.
- Gomes Soares, M. L., Duque-Estrada, G. C., Fernández, V., Pereira-Tognella, M. M.** 2012. Southern limit of the Western South Atlantic mangroves: Assessment of the potential effects of global warming from a biogeographical perspective. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* **101**: 44-53.
- Grafton, R. Q.** 2010. Adaptation to climate change in marine capture fisheries. *Marine Policy.* **34** (3): 606-615.
- Hoegh-Guldberg, O.** 2005. Climate change and marine ecosystems. En: *Climate change and biodiversity*. Lovejoy, T. and L. Hannah, editors. Yale University. United States of America. p. 256-273.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon von Neumann, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andrés, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas.** 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. IDEAM, IGAC, IAvH, INVEMAR, SINCHI, IIAP. Bogotá, D. C., 276 p. + 37 hojas cartográficas.
- Idso, C. & Ferguson, E. H.** 2009. Effects of ocean acidification on marine ecosystems. Science and Public Policy Institute. USA. 43 p.
- Iguchi, A., Ozaki, S., Nakamura, T., Inoue, M., Tanaka, Y., Suzuki, A., Kawahata, H., Sakai, K.** 2012. Effects of acidified seawater on coral calcification and symbiotic algae on the massive coral *Porites australiensis*. *Marine Environmental Research.* **73**: 32-36.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM.** 1998. El medio ambiente en Colombia. Primera edición. OP Gráficas S. A. Bogotá, D. C., Colombia. 495 p.
- Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – Invemar.** 2009. Lineamientos para un plan de manejo de arrecifes coralinos del Área Marina Protegida Corales del Rosario, San Bernardo e Isla Fuerte en el contexto de cambio climático. Informe técnico final. Proyecto INAP: Diseño e implementación de un programa de adaptación al cambio climático en las áreas insulares del Caribe continental colombiano. Santa Marta, Colombia. 91 p.
- Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – Invemar.** 2011. Análisis de las condiciones ambientales históricas del Área Marina Protegida Corales del Rosario, San Bernardo e Isla fuerte y sus implicaciones en el mantenimiento de los arrecifes coralinos. Informe técnico final. Proyecto INAP: Diseño e implementación de un programa de adaptación al cambio climático en las áreas insulares del Caribe continental colombiano. Santa Marta, Colombia. 54 p.
- Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC.** 2000. Special Report on Emissions Scenarios. Edited by N. Nakicenovic and R. Swart. Cambridge University Press. Cambridge, UK and New York, NJ, USA.
- Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC.** 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 1535 p.
- Ishimatsu, A., Hayashi, M., Kikkawa, T.** 2008. Fishes in high-CO₂ acidified oceans. In: *Effects of ocean acidification on marine ecosystems*. Marine Ecology Progress Series. **373**: 295-302.
- Jackson D. L. & Wick, G. A.** 2010. Near-surface air temperature retrieval derived from AMSU-A and sea surface temperature observations. *J. Atmos. Oceanic Techno.* **27**: 1769-1776.
- Jennerjahn, T. C.** 2012. Biogeochemical response of tropical coastal systems to present and past environmental change. *Earth Science Reviews,* **114**: 19-41.
- Kennedy, V. S., Twilley, R. R., Kleypas, J. A., Cowan Jr., J. M., Hare, S. R.** 2002. Coastal and marine ecosystems & global climate change. PEW Center on Global Climate Change. Arlington, USA. 64 p.
- Khatiwala, S., Primeau, F., Hall, T.** 2009. Reconstruction of the history anthropogenic CO₂ concentration in the ocean. *Nature,* **462**: 346-U110.
- Kleypas, J. A. & Yates, K. K.** 2009. Coral reefs and ocean acidification. *Oceanography.* **22** (4): 108-117.
- Kordas, R. L., Harley, C. D. G., O'Connor, M. I.** 2011. Community ecology in a warming world; the influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* **400**: 218-226.
- Krief, S., Hendy, E. J., Fine, M., Yam, R., Meibom, A., Foster, G. L., Shemesh, A.** 2010. Physiological and isotopic responses of scleractinian corals to ocean acidification. *Geochimica et Cosmochimica Acta,* **74**: 4988-5001.
- Laurans, Y., Pascal, N., Binet, T., Brander, L., Clua, E., David, G., Rojat, D., Seidl, A.** 2013. Economic valuation of ecosystem services from coral reefs in the South Pacific: Taking stock of recent experience. *Journal of Environmental Management.* **116**: 135-144.
- Lough, J. M. & Cooper, T. F.** 2011. New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth-Science Reviews.* **108**: 170-184.
- Lyman, J. M., Good, S. A., Gouretski, V. V., Ishii, M., Johnson, G. C., Palmer, M. D., Smith, D. G., Willis, J. K.** 2010. Robust warming of the global upper ocean. *Nature.* **465**: 334-337.
- Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H. N., Vinagre, C.** 2012. Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *Journal of Sea Research.* **70**: 32-41.
- Madin, E. M. P., Ban, N. C., Doubleday, Z. A., Holmes, T. H., Pecl, G. T. Smith, F.** 2012. Socio-economic and management implications of range-shifting species in marine systems. *Global Environmental Change.* **22**: 137-146.

- Malone, T., Davidson, M., DiGiacomo, P., Gonçalves, E., Knap, T., Muelbert, J., Parslow, J., Sweijd, N., Yanagai, T., Yap, H.** 2010. Climate change, sustainable development and coastal ocean. Information needs. *Procedia Environmental Sciences*. **1**: 324-341.
- Martínez, M. L., Intralawan, A., Vásquez, G., Pérez-Maqueo, O., Sutton, P., Landgrave, R.** 2007. The coasts of our world: Ecological, economic and social importance. *Ecological Economics*. **63**: 254-272.
- Marsh G.** 2005. Seawater pH and anthropogenic carbon dioxide. Argonne National Laboratory. University of Chicago. USA. 15 p.
- McNeil B.I.** 2006. Oceanic implications for climate change policy. *Environmental Science & Policy*. **9**: 595-606.
- Miller, K., Charles, A. C., Barange, M., Brander, K., Gallucci, V. F., Gasalla, M. A., Khan, A., Munro, G., Murtugudde, R., Ommer, R. E., Perry, R. I.** 2010. Climate change, uncertainty, and resilient fisheries: Institutional responses through integrative science. *Progress in Oceanography*. **87** (1-4): 338-346.
- Mooney, H., Larigauderie, A., Cesario, M., Elmquist, T., Hoegh-Guldberg, O., Lavorel, S., Mace, G. M., Palmer, M., Scholes, R., Yahara, T.** 2009. Biodiversity, climate change and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. **1**: 46-54.
- Nakano, Y. & Watanabe, Y. W.** 2005. Reconstruction of pH in the surface seawater over the North Pacific Basin for all seasons using temperature and chlorophyll-*a*. *Journal of Oceanography*. **61**: 673-680.
- Pabón, J. D.** 2012. Cambio climático en Colombia: tendencias en la segunda mitad del siglo XX y escenarios posibles para el siglo XXI. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **36** (139): 127-144.
- Perry, R. I., Barange, M., Ommer, R. E.** 2010a. Global changes in marine systems: A social-ecological approach. *Progress in Oceanography*. **87** (1-4): 331-337.
- Perry, R. I., Ommer, R. E., Barange, M., Werrner, F.** 2010b. The challenge of adapting marine social-ecological systems to the additional stress of climate change. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **2**: 356-363.
- Pierce, D. W., Barnett, T. P., AchutaRao, K. M., Glecker, P. J., Gregory, J. M., Washington, W. M.** 2006. Anthropogenic warming of the ocean: Observations and model results. *Journal of Climate*. **19**: 1873-1900.
- Porzio, L., Buia, M. C., Hall-Spencer, J. M.** 2011. Effects of ocean acidification on macroalgal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **400** (1-2): 278-287.
- Putnam, H. M. & Edmunds, P. J.** 2011. The physiological response of reef corals to diel fluctuations in seawater temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **396** (2): 216-223.
- Remoundou, K., Koundouri, P., Kontogianni, A., Nunes, P. A. L. D., Skourtos, M.** 2009. Valuation of natural marine ecosystems: An economic perspective. *Environmental Science & Policy*. **12**: 1040-1051.
- Rojas, P. J.** 2013. La expresión del cambio global en las variables físico-químicas del medio marino regional y su impacto en los ecosistemas marino-costeros colombianos. Tesis para optar al título de Magister en Geografía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia. 118 p.
- Rodrigues, L. C., van den Bergh, J. C. J. M., Ghermandi, A.** 2013. Socio-economic impacts of ocean acidification in the Mediterranean Sea. *Marine Policy*. **38**: 447-456.
- Ruckelshaus, M., Doney, S. C., Galindo, H. M., Barry, J. P., Chan, F., Duffy, J. E., English, C. A., Gaines, S. D., Grebmeier, J. M., Hollowed, A. B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N. N., Sydeman, W. J., Talley, L. D.** 2013. Securing ocean benefits for society in the face of climate change. *Marine Policy*. **40**: 154-159.
- Ruiz, F.** 2010. Cambio climático en temperatura, precipitación y humedad relativa para Colombia usando modelos meteorológicos de alta resolución (panorama 2011-2100). Nota Técnica de IDEAM, No. IDEAM-METEO/005-2010, Bogotá D.C., 91 p.
- Sheppard, C. & Rioja-Nieto, R.** 2005. Sea surface temperature 1871–2099 in 38 cells in the Caribbean region. *Marine Environmental Research*. **60** (3): 389-396.
- Short, F. T. & Neckles, H. A.** 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany*. **63** (3-4): 169-196.
- Solano, O. D.** 1994. Corales, formaciones arrecifales y blanqueamiento de 1987 en Bahía Portete (Guajira, Colombia). *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín*. **23**: 149-163.
- The Royal Society.** 2005. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. Policy document. The Clyvedon Press Ltd. Cardiff, UK. 60 p.
- Vargas-Ángel, B., Zapata, F. A., Hernández, H., Jiménez, J. M.** 2001. Coral and coral responses to the 1997-98 El Niño event on the Pacific coast of Colombia. *Bulletin of Marine Science*. **69** (1): 111-132.
- Veron, J. E. N., Hoegh-Guldberg, O., Lenton, T. M., Lough, J. M., Obura, D. O., Pearce-Kelly, P., Sheppard, C. R. C., Spalding, M., Stafford-Smith M. G., Rogers, A. D.** 2009. The coral reef crisis: The critical importance of <350 ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*. **58**: 1428-1436.
- Waycott, M., Collier, C., McMahon, K., McKenzie, R. P., Udy, L., Alana, J., Alana, G.** 2007. Vulnerability of seagrasses in the Great Barrier Reef to climate change. In: *Climate Change and the Great Barrier Reef: A vulnerability assessment*. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office. Townsville, QLD, Australia. p. 193-236.
- Widdicombe, S. & J. I. Spicer.** 2008. Predicting the impact of ocean acidification on benthic biodiversity: What can animal physiology tell us? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **366**: 187-197.
- Zapata, L. A.** 2002. Effects of El Niño and La Niña on the Fisheries of the Colombian Pacific. *Investig. Mar.* **30** (1): 205-206.

Diversidad, densidad poblacional y distribución espacial de *Columnea* (Gesneriaceae) en la Reserva Natural Río Ñambí, Nariño, Colombia

Oscar Humberto Marín-Gómez*, Marisol Amaya-Márquez

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

Resumen

Se estudió la diversidad, la densidad poblacional y la distribución espacial y vertical de las especies de *Columnea* (Gesneriaceae) en la Reserva Natural Río Ñambí en el suroccidente de Colombia. Se ubicaron 100 cuadrantes (10 x 10 m) con el fin de cuantificar la diversidad alfa, la densidad y los patrones de distribución vertical y espacial de las especies de *Columnea*. La diversidad y la densidad poblacional de cada especie se analizaron con relación a la elevación. Se encontraron 15 especies de *Columnea* entre los 1.100 y los 1.500 msnm. La densidad de las especies varió con la elevación y fue mayor entre los 1.100 y los 1.300 msnm, con un patrón de distribución espacial agregado. La riqueza varió entre 10 y 12 especies por franja altitudinal, mientras que la diversidad alfa se redujo entre los 1.400 y los 1.500 msnm. La similitud en la composición de especies entre los sitios fue baja, lo que indica una gran diversidad beta para este ensamble. Los resultados de este estudio indican que la Reserva Natural Río Ñambí presenta la riqueza de *Columnea* más alta registrada para cualquier localidad hasta el momento. Se discuten las diferencias en la densidad y la distribución vertical de las especies y su relación con sus polinizadores y dispersores.

Palabras clave: Chocó biogeográfico, *Columnea*, densidad, diversidad, distribución espacial.

Diversity, population density and spatial distribution of *Columnea* (Gesneriaceae) in the Río Ñambí natural reserve, Nariño, Colombia

Abstract

We studied the diversity, population density and vertical and spatial distribution of the species of *Columnea* in the Río Ñambí natural reserve, southwestern Colombia. We divided the area under study in 100 plots (10 x 10 m) in order to quantify the alpha diversity, the density, and the vertical and spatial distribution pattern of *Columnea* species. The diversity and population density of each species were analyzed according to the elevation. Fifteen species of *Columnea* were recorded in altitudes ranging from 1100 to 1500 m.a.s.l. Species density varied with elevation and was highest between 1100 and 1300 m.a.s.l., showing a clumped spatial distribution pattern. Species richness varied between 10 and 12 species per altitudinal belt, while the alpha diversity decreased between 1400 and 1500 m.a.s.l. The similarity of species composition was low among sites indicating a high beta diversity for this assemblage. The results of this study showed that the Río Ñambí natural reserve exhibits the highest *Columnea* richness recorded for a locality to date. We discuss here the differences in density and vertical distribution of *Columnea* species and their relationship with pollinators and dispersers.

Key words: Biogeographic Chocó, *Columnea*, density, diversity, spatial distribution.

Introducción

El Chocó biogeográfico constituye uno de los centros de endemismos de flora más importantes del planeta (Barthlott, *et al.*, 2005), y en él predomina una gran diversidad y abundancia de epifitas vasculares (Gentry & Dodson, 1987; Galeano, *et al.*, 1998; Köster, *et al.*, 2013), las cuales son elementos característicos de los bosques neotropicales (Gentry & Dodson, 1987; Benavides, *et al.*, 2006). Las epifitas usan a sus hospederos o forofitos únicamente como soporte mecánico y son importantes en la estructura

y función de los ecosistemas debido a la captación y flujo de nutrientes, la regulación hídrica y el mantenimiento de la humedad del dosel (Benzing, 1990; Cavalier, *et al.*, 1997), así como al suministro de recursos alimenticios y reproductivos para aves, anfibios y artrópodos (Nadkarni & Matelson, 1989; Benzing, 1990; Stuntz, *et al.*, 2002).

*Correspondencia:

Oscar Humberto Marín-Gómez, ohmaring@unal.edu.co

Recibido: 18 de noviembre de 2014

Aceptado: 13 de mayo de 2014

Las epifitas vasculares constituyen entre el 10 y el 25 % de la flora local en las franjas de bosque tropical lluvioso a premontano (Nieder, *et al.*, 2001; Wester, *et al.*, 2011), mientras que en los bosques montanos pueden alcanzar el 50 % (Kelly, *et al.*, 1994). Estas plantas están representadas por 27.614 especies, 913 géneros y 73 familias (Zotz, 2013), de las cuales las Orchidiaceae, Araceae, Bromeliaceae, Piperaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae y Ericaceae son las más diversas (Gentry & Dodson, 1987; Benavides, *et al.*, 2006). Las gesneriáceas epifitas alcanzan hasta el 5 % de la flora vascular en los bosques lluviosos tropicales de zonas bajas (Wester, *et al.*, 2011), y junto con las Ericaceae y Bromeliaceae constituyen recursos importantes para las comunidades de colibríes, los cuales son sus principales polinizadores (Amaya-Márquez, *et al.*, 2001; Gutiérrez, *et al.*, 2004).

La familia Gesneriaceae tiene alrededor de 600 especies (20 %) y 20 géneros (16 %) con hábito epifito (Wiehler, 1983; Gentry & Dodson, 1987; Zotz, 2013). Sus hábitos de crecimiento varían de epifito a hemiepifito; en este último la planta inicia su vida como terrestre, con un sistema radical anclado en el suelo, y crece trepada a un forofito. El sistema radical puede o no perder conexión con el suelo (hemiepifito primario), o puede germinar y desarrollarse en la corteza descendiendo al suelo (hemiepifito secundario), o hacerlo directamente en el forofito sin alcanzar el suelo (Benzing, 1990; Salinas, *et al.*, 2010; Wiehler, 1983; Weber, 2004). *Columnnea* es el género más diverso de las gesneriáceas neotropicales, con 205 especies (Möller & Clark, 2013; Weber, *et al.*, 2013). Son plantas de hábito terrestre (hierbas o sufrutices), trepador (enredadera-herbáceo o lianescente-leñoso) y estrictamente epifito, que varían en la disposición del tallo (erecto, extendido o péndulo), el arreglo de las hojas en cada nudo (anisofilas o isofilas), y la orientación de las inflorescencias, que pueden ser adpresas al vástago y erectas o exertas del vástago y erectas o péndulas, combinación de rasgos que incrementa su diversidad (Kvist & Skog, 1993; Weber, 2004). El género *Columnnea* L. se distingue de otros de la familia por tener frutos carnosos indehiscentes de color opaco, globosos a ovoides (Wiehler, 1983; Smith, 1994), flores tubulares, subventricosas o bilabiadas, de color rojo, púrpura, naranja o amarillo y, frecuentemente, disposición anisofila en las hojas de cada nudo (Weber, 2004). Además, varias especies presentan patrones distintivos de manchas de color rojo o púrpura en la parte abaxial de las hojas, las cuales constituyen una señal de atracción permanente para sus polinizadores (Stiles, 1981; Kvist & Skog, 1993; Amaya-Márquez, 1996).

Las plantas del género *Columnnea* tienden a presentar una distribución dispersa con pocos individuos por población (Kvist & Skog, 1993), sin embargo, solo hay un estudio que ha evaluado su densidad poblacional. Amaya-Márquez (1999) llevó a cabo un estudio para determinar si la edad y el grado de perturbación del bosque afectaban la densidad de

la población de siete especies de *Columnnea*. Sus resultados indicaron que la diferencia de edad del bosque no afectaba los patrones de densidad de la mayoría de especies, excepto en *Columnnea medicinalis* y *Columnnea rubriacuta*, las cuales fueron más abundantes en las zonas de rastrojo. Las diferencias en la abundancia de estas dos especies se explicaron por: 1) su capacidad para aprovechar la disponibilidad de luz; 2) una mayor tolerancia para soportar cambios microclimáticos asociados con la perturbación; 3) el comportamiento de dispersores como las tangaras, que viajan en bandadas mixtas y dispersan sus frutos, así como el forrajeo en rutas de su polinizador, *Phaethornis syrmatophorus*, y 4) un sistema autocompatible que favorece la colonización (Amaya-Márquez, 1999).

A pesar de la gran diversidad exhibida por las gesneriaceas neotropicales, son escasos los estudios en los que se analizan los patrones de distribución y densidad poblacional (Amaya-Márquez, 1999; Salinas, *et al.*, 2010). Esta información es importante para entender sus requerimientos de hábitat y el estado poblacional, los efectos del impacto de los cambios antrópicos y los procesos de extinción y estado de conservación (Kvist, *et al.*, 2004), así como sus interacciones con los polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas (Feisinger, *et al.*, 1991). En este trabajo se identificaron las especies de *Columnnea* presentes en la Reserva Natural Río Ñambí, y se determinó su diversidad, densidad poblacional y distribución espacial y vertical.

Área de estudio

La Reserva Natural Río Ñambí se encuentra ubicada en el corregimiento de Altaquer, municipio de Barbacoas, departamento de Nariño, suroccidente de Colombia, a 1°18'N y 78°05'O (Figura 1). Tiene una extensión de 1.400 ha, con un gradiente altitudinal entre los 1.100 y los 1.900 m, aunque el terreno solo es accesible en las zonas bajas (Salaman, 2001). Comprende zonas de vida de ecotono entre bosque pluvial tropical y pluvial premontano (Gutiérrez, *et al.*, 2004). La precipitación anual promedio es de 7.160 mm, con un patrón unimodal de lluvias con picos en mayo y octubre (Salaman, 2001). Los datos recolectados en la estación de Junín, a 7 km de Ñambí, indican que la precipitación anual promedio es de 8.825 mm (Franco-Rosselli, *et al.*, 1997). La temperatura anual promedio es de 19 °C, con una variación promedio en el día de 5,5 °C; la humedad relativa es de 100 % debido a la saturación constante de neblina que reduce drásticamente la intensidad de la luz solar (Salaman, 2001). En Ñambí son frecuentes las tormentas fuertes a lo largo del año, que causan un impacto importante en la estructura del bosque al dejar claros de hasta 2.000 m² (Salaman, 2001).

Ñambí se caracteriza por una cobertura representativa de bosque primario, aunque en algunas áreas está intervenido por la extracción selectiva de maderas como el barniz de Pasto (*Elaeagia utilis*) o de palmas para la construcción de senderos (Franco-Rosselli, *et al.*, 1997). La vegetación se

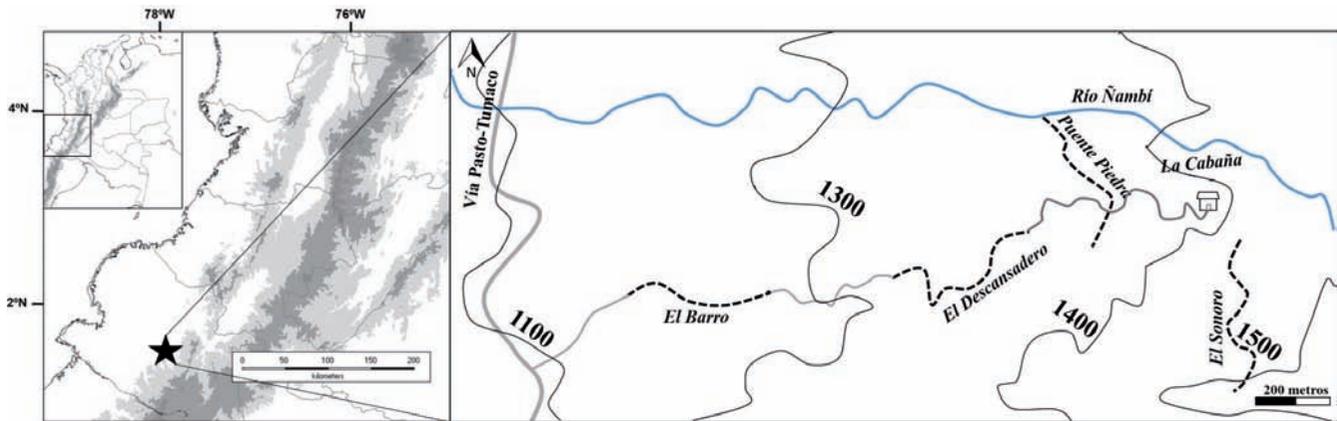


Figura 1. Ubicación de la Reserva Natural Río Nambí con los cuatro sitios de muestreo entre los 1.100 y los 1.500 msnm.

caracteriza por un dosel de 25 a 30 m, una gran densidad de epifitas (Araceae, Ericaceae, Bromeliaceae y Gesneriaceae), un sotobosque denso, y una dominancia de palmas como *Welfia regia*, *Wettinia castanea* y *Wettinia kalbreyeri* (Franco-Rosselli, et al., 1997). Los elementos florísticos con mayor diversidad en Nambí pertenecen a las familias Rubiaceae, Araceae y Melastomataceae (Franco-Rosselli, et al., 1997).

En Nambí se encuentran áreas de bosque primario intervenido, bosque secundario, borde de bosque y claros, inmersas en una matriz de bosque maduro (Gutiérrez, et al., 2004). Para abarcar este mosaico de hábitats y el gradiente de altitudes, se establecieron las siguientes cuatro trochas de estudio entre los 1.100 y los 1500 m (Figura 1).

El Barro: bosque secundario entre los 1.100 y los 1.200 m, con un sotobosque poco denso dominado por especies de Maranthaceae y Heliconiaceae, y un dosel de bajo porte, entre 10 y 15 m, debido a la extracción de madera. En esta zona predominan las especies de Rubiaceae, Melastomataceae, Clusiaceae, Cecropiaceae, Euphorbiaceae, Solanaceae y Marcgraviaceae.

El Descansadero: bosque maduro intervenido debido a la tala selectiva y situado entre los 1.200 y los 1.300 m. El dosel alcanza hasta 30 m con especies de *Protium* sp., *Sapium glandulosum*, *Dendropanax macrophyllum*, *E. utilis*, *Bombacopsis patinoi* y *Casearia cajambrensis*. El sotobosque es abierto y existe un alto nivel de epifitas de estrato medio y dosel.

Puente-piedra: bosque maduro con dominancia de palmas *W. castanea* y *W. kalbreyeri*, entre los 1.300 y los 1.400 m. Es una zona muy húmeda de sotobosque denso con dominancia de especies de Melastomataceae, Rubiaceae, Dryopteridaceae, Araceae y Solanaceae. El dosel es abierto debido a la presencia de palmas, alcanza hasta los 25 m con algunos árboles emergentes de *Sapium glandulosum*, *B. patinoi* y *Protium* sp. Hay una gran densidad de

epifitas debido a la humedad, con predominio de especies de Bromeliaceae, Araceae, Ericaceae, Cyclantaceae, Orchidiaceae y Gesneriaceae.

Quebrada La Sonadora: bosque maduro a 2,5 km de la vía Pasto-Tumaco, entre los 1.400 y los 1.500 m, dominado por las palmas *W. regia* y *W. castanea*. El dosel alcanza una altura de 20 m con pocos árboles como *Quaribea foenigracea*. Hay una gran densidad de epifitas en la parte media de los troncos de las palmas. El sotobosque es abierto y está caracterizado por dominancia de *Ossaea macrophylla*, *Miconia* spp., *Psychotria* spp., y *Palicourea* spp.

Métodos

Entre mayo y julio de 2013 se ubicaron cuatro sitios de muestreo desde la entrada de la reserva hasta la cabaña, siguiendo un gradiente altitudinal entre los 1.100 y los 1.500 msnm (Figura 1). En cada sitio se delimitó un trayecto de 500 x 10 m, marcado cada 10 m con un código único. Para cada trayecto se seleccionaron 25 códigos con una tabla de números aleatorios, en cada uno de los cuales se montó una parcela de 10 x 10 m (Elzinga, et al., 1998). En cada parcela se contó una sola vez el número de individuos de cada especie de *Columnea* y se registró el hábito y la altura de cada planta. Para cada espécimen recolectado se registró el hábitat, la elevación, la posición geográfica y su estado reproductivo. Se hizo una colección de referencia para apoyar la identificación de cada especie mediante comparación con especímenes de referencia en el Herbario Colombiano de la Universidad Nacional de Colombia (COL) con las claves de Kvist & Skog (1993).

Se calculó la densidad de cada especie de *Columnea* (ind/ha), la frecuencia por sitio y el patrón de distribución espacial con el índice de Morisita (Krebs, 1999). Se comparó la distribución vertical de las especies y la densidad poblacional entre sitios por especie con una prueba de Kruskal-Wallis, seguida de una prueba de comparaciones múltiples de Z (Zar, 1999). Se visualizó la distribución de las especies por cuadrante y por sitio con un gráfico de

coocurrencias. Se calculó el índice de distribución espacial con la función ‘*dispindmorisita*’ de la librería ‘*vegan*’ del programa R (Oksanen, et al., 2013). Se calcularon los dos valores críticos (*Mclu*, *Muni*) para el índice de Morisita y el índice estandarizado de Morisita (*Imst*) con valores entre los rangos de -1 a + 1 (con 95 % de intervalo de confianza), donde un *Imst*=0 muestra una distribución aleatoria, un *Imst*>0, una distribución agregada, y un *Imst*<0, una distribución uniforme (Krebs, 1999). Por último, se calcularon los índices de diversidad alfa de Shannon-Wiener y Simpson, y de diversidad beta con el índice de Bray Curtis (Krebs, 1999). Se comparó la variación de la diversidad con respecto a la elevación con una prueba de Kruskal-Wallis, seguida por una prueba de comparaciones múltiples de Z (Zar, 1999).

Resultados

Se registraron 15 especies del género *Columnea* (Tabla 1; Figura 2); la distribución vertical varió significativamente entre especies ($H_{14, 431}=217, 5; p<0,0001$; Figura 3). Se identificó a *C. minutiflora*, *C. fimbriicalyx*, *C. ceticeps* y *C. byrsina* como epifitas restringidas al dosel, a excepción de *C. minor*, que se encontró entre el sotobosque (2 m) y el dosel; *C. medicinalis* y *C. longinervosa* se encontraron como hemiepifitas secundarias entre el sotobosque y el estrato medio (Figura 3). Las especies restantes se encontraron entre los 0 y 4 m, y entre ellas *Columnea* sp. nov. 1, *C. eburnea*,

C. picta y *C. rubriacuta* se encontraron predominantemente como hemiepifitas secundarias terrestres (Figura 3). La densidad de *Columnea* en la reserva fue de 203 ind/ha. La densidad de las especies varió con relación a la elevación ($H_{3, 100}=9, 89; p=0,02$) y fue mayor entre los 1.100 y los 1.300 m: *C. albovinosa* y *Columnea* sp. nov. 2 presentaron una mayor densidad entre los 1.100 y los 1.200 m, *C. rubriacuta* entre los 1.300 y los 1.400 m, y *C. longinervosa* entre los 1.400 y los 1.500 m (Tabla 1).

La riqueza varió entre 10 y 12 especies por sitio y la diversidad varió con la elevación (Shannon-Wiener: $H_{3, 100}=27, 7; p=0,0001$; Simpson: $H_{3, 100}=32, 6; p=0,0001$). Se encontró una mayor diversidad entre los 1.100 y los 1.200 m, con una disminución entre los 1.300 y los 1.400 m (Figura 4). El índice de Simpson mostró un patrón similar, pero con mayores valores entre los 1.400 y los 1.500 m (Figura 4). Las especies con mayor densidad, como *C. albovinosa*, *C. rubriacuta*, *C. medicinalis*, *C. longinervosa*, *C. sp nov. 2* y *C. filifera*, se encontraron a lo largo del gradiente altitudinal, pero su densidad tendió a ser más alta en un sitio, presentando un patrón de distribución espacial agregado (Tabla 1; Figura 5). Ocho especies presentaron una frecuencia en los sitios de muestreo de entre 11 y 22 % (*Columnea* sp. nov. 2, *C. albovinosa*, *C. longinervosa*, *C. medicinalis*, *C. gigantifolia*, *C. rubriacuta*, *C. minor* y *C. filifera*), en tanto que las especies restantes presentaron una frecuencia baja, entre 1 y 6 % (Figura 5).

Tabla 1. La densidad poblacional (ind/0,25ha) de las especies del género *Columnea* de la Reserva Natural Río Ñambí varía con la elevación y las especies más abundantes presentan una distribución espacial agregada (*Imst*: índice de Morisita).

Especie	Elevación (m)				Densidad (ind/1ha)	Kruskal-Wallis ($H_{3,100}$)	Imst
	1100-1200	1200-1300	1300-1400	1400-1500			
<i>C. albovinosa</i> (M. Freiberg) J.L. Clark & L.E. Skog	16	14	1		31	23,2 **	0,51*
<i>C. rubriacuta</i> (Wiehler) L.P. Kvist & L.E. Skog		3	15	9	27	12,4 ***	0,52*
<i>C. medicinalis</i> (Wiehler) L.E. Skog & L.P. Kvist	10	7	7	2	26	4,3 NS	0,51*
<i>C. longinervosa</i> L.P. Kvist & L.E. Skog	1	2	7	14	24	17,5 **	0,32*
<i>Columnea</i> sp. nov. 2	17	3	1	1	22	28,7 ***	0,51*
<i>C. filifera</i> (Wiehler) L.E. Skog & L.P. Kvist	5	10	6		21	5,2 NS	0,54*
<i>C. gigantifolia</i> L.P. Kvist & L.E. Skog	8	4	2	4	18	4,1 NS	0,09*
<i>C. minor</i> (Hook.) Hanst	4	6	5	1	16	4,6 NS	0,17*
<i>Columnea</i> sp. nov. 1		3		3	6	6,3 NS	-0,1*
<i>C. byrsina</i> (Wiehler) L.P. Kvist & L.E. Skog	3		1	1	5	4,0 NS	-0,08*
<i>C. minutiflora</i> L.P. Kvist & L.E. Skog	1		1		2	2,1 NS	-0,01*
<i>C. ceticeps</i> J.L. Clark & J.F. Smith		1			1		
<i>C. eburnea</i> (Wiehler) L.P. Kvist & L.E. Skog	1				1		
<i>C. fimbriicalyx</i> L.P. Kvist & L.E. Skog				1	1		
<i>C. picta</i> H. Karst.	1				1		
Total	68	53	46	36	203		

* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$; NS No significativo

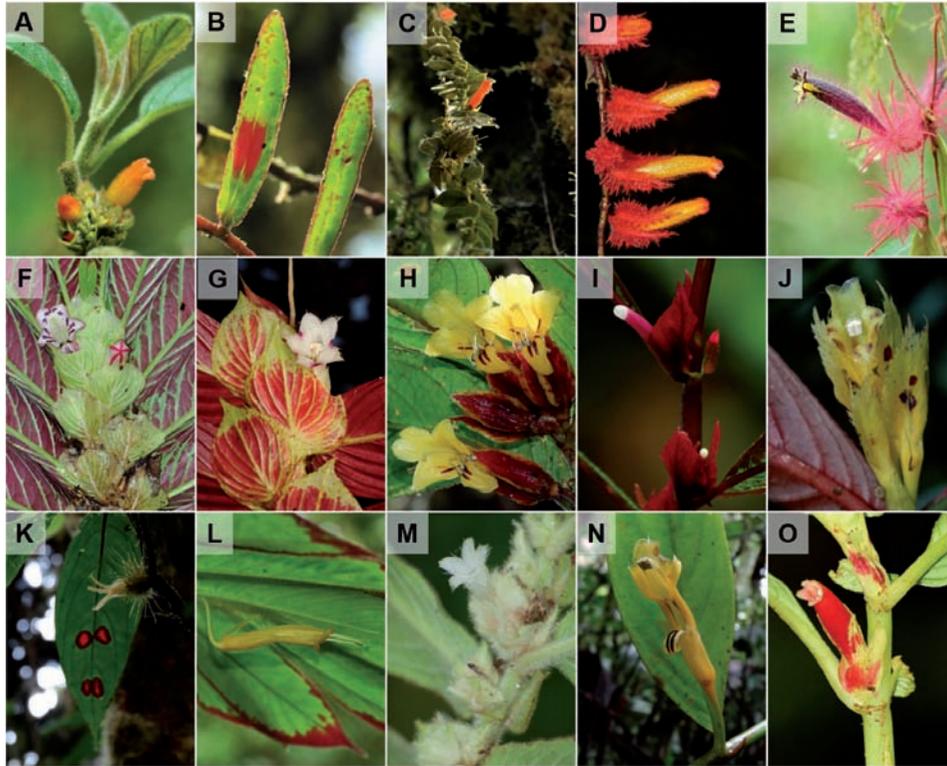


Figura 2. Fotografías de las especies de *Columnnea* presentes en la Reserva Natural Río Ñambí. A: *C. minutiflora*; B: *C. byrsina*; C: *C. ceticeps*; D: *C. fimbriatylx*; E: *C. minor*; F: *C. medicinalis*; G: *C. longinervosa*; H: *C. gigantifolia*; I: *C. albovinosa*; J: *Columnnea* sp. nov. 2; K: *C. filifera*; L: *Columnnea* sp. nov. 1; M: *C. eburnea*; N: *C. picta*; O: *C. rubriacuta*.

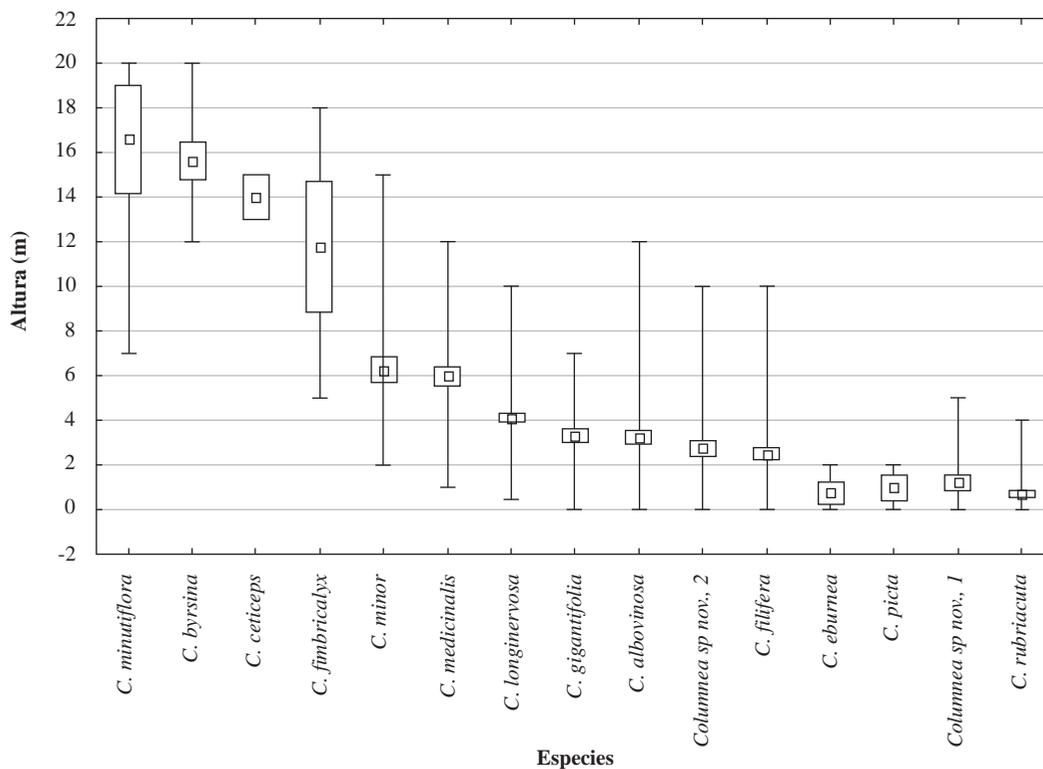


Figura 3. Segregación vertical de las especies de *Columnnea* en la Reserva Natural Río Ñambí desde el suelo hasta el dosel. Se presenta el valor promedio, el error estándar (cajas) y el rango.

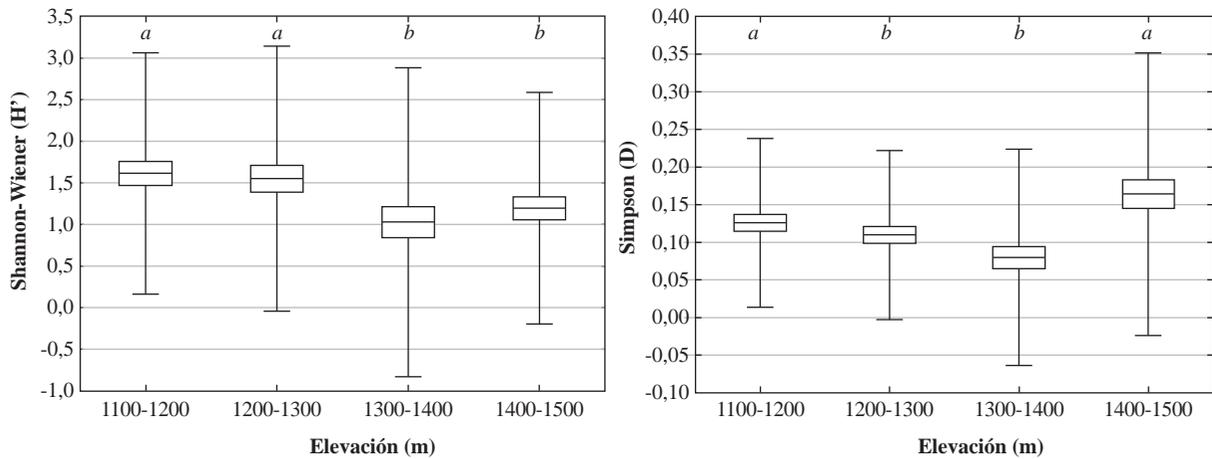


Figura 4. Los índices de diversidad de *Columnnea* en la Reserva Natural Río Ñambí fueron bajos, la mayor diversidad ocurrió en las zonas bajas (Shannon-Wiener), mientras que entre los 1.400 y los 1.500 m hubo mayor dominancia (Simpson). Las letras iguales indican grupos homogéneos según la prueba de comparaciones múltiples.

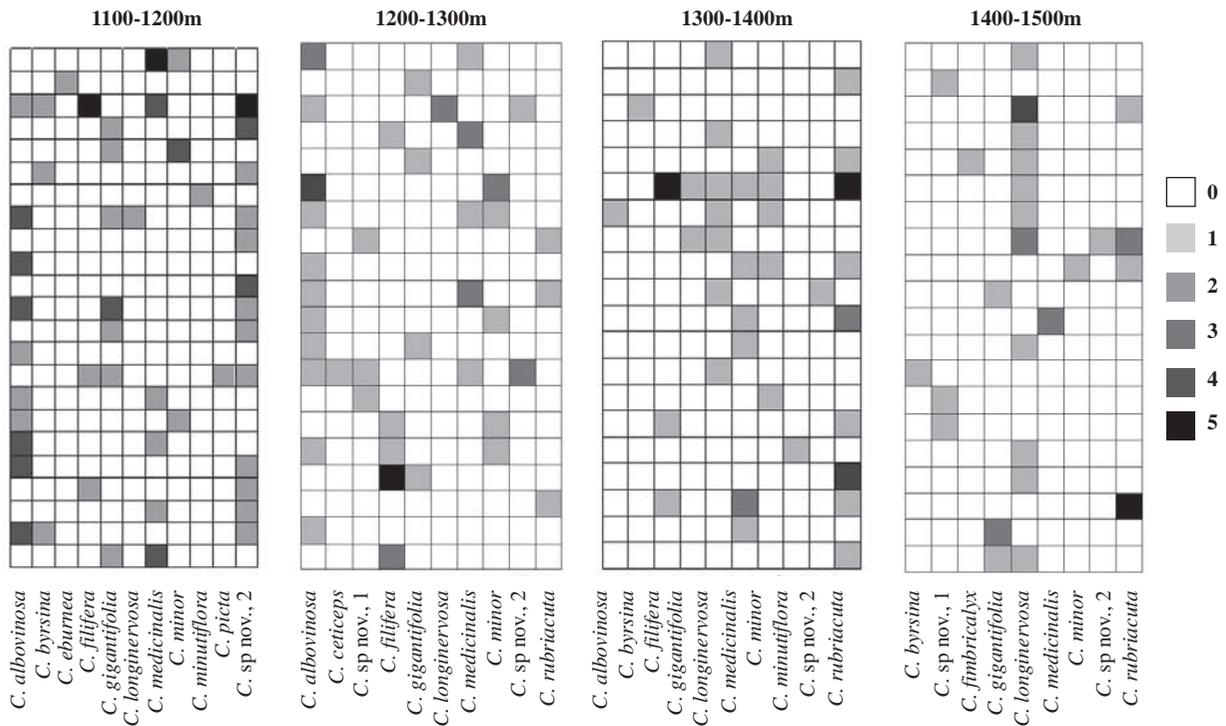


Figura 5. El gráfico de coocurrencia de las especies de *Columnnea* por cuadrante y por sitio indica una variación en la frecuencia, la densidad, la distribución espacial y la dominancia de la Reserva Natural Río Ñambí.

La similitud en la composición de especies entre los sitios fue baja, con un 38 %. Con el índice de Bray Curtis se dividieron los sitios en dos grupos: 1) entre los 1.100 y los 1.300 m, con un 60 % de similitud, y 2) entre los 1.300 y los 1.500 m, con un 54%, lo que indica una gran diversidad beta para este ensamble. Además, cuatro especies fueron exclusivas de cada franja: *C. eburnea* y *C. picta* (1.100 y 1.200 m), *C. ceticeps* (1.200 y 1.300 m) y *C. fimbriicalyx* (1.400 y 1.500 m).

Discusión

Todas las especies de *Columnnea* registradas en este estudio se encuentran restringidas a la vertiente del Pacífico de los Andes occidentales de Ecuador y Colombia (Kvist & Skog, 1993). La única especie que alcanza la vertiente occidental de la Cordillera Central es *C. ceticeps*, en las inmediaciones del departamento de Antioquia (Smith, et al., 2013). *C. rubriacuta*, *C. minor* y *C. picta* son especies

de amplia distribución y son comunes entre los 0 y los 2.000 msnm, mientras que *C. albovinosa* y *C. fimbriicalyx* se han registrado en una franja angosta entre los 400 y los 600 m (Kvist & Skog, 1993). Nuestros resultados amplían la distribución altitudinal de cuatro especies: *C. ceticeps*, que se ha registrado entre los 1.900 y los 2.900 m (Smith, *et al.*, 2013), en Ñambí se encontró a los 1.400 m, aunque fue una especie rara (1 ind/ha). *C. eburnea*, que se ha registrado entre los 0 y los 850 m (Kvist & Skog, 1993), en este estudio se encontró a los 1.100 m. *C. filifera* es común entre los 680 y los 1.300 m (Kvist & Skog, 1993), pero pudo encontrarse hasta los 1.500 m según la evidencia de este estudio. *C. fimbriicalyx* habita entre los 700 y los 1.100 m (Kvist & Skog, 1993), pero en Ñambí se la encontró habitando entre los 1.400 y los 1.600 m. También se destaca el hallazgo de dos nuevas especies con distribución restringida al Chocó biogeográfico.

En la Reserva Natural Río Ñambí se encuentran alrededor de 38 especies de gesneriáceas (Marín-Gómez, observación personal), con dominancia del género *Columnnea*, el cual es abundante en toda la reserva. La gran riqueza de *Columnnea* en Ñambí contrasta con otras localidades adyacentes en los Andes occidentales de Colombia y Ecuador, en donde se han registrado entre ocho y 13 especies por localidad (Dodson & Gentry, 1978; Jaramillo & Jorgesen, 1989; Silverstone-Sopkin & Ramos-Pérez, 1995; Amaya-Márquez, 1999; Jaramillo, 2001; Mendoza-Cifuentes & Ramírez-Padilla, 2001; Gonzáles & Jarvis, 2002; Rangel, 2004; Clark, *et al.*, 2006). Estas diferencias en riqueza se pueden atribuir a que Ñambí es un ecotono entre vegetación de bosque pluvial de zonas bajas y bosque pluvial montano (Salaman, 2001), franja en la que se concentra la mayor diversidad de epifitas en el Neotrópico (Gentry & Dodson, 1987; Kvist & Skog, 1993). Además, los altos niveles de precipitación y la niebla constante, tal como ocurren en Ñambí, son factores que se han asociado con una mayor diversidad de epifitas (Gentry & Dodson, 1987; Benzing, 1990) como *Columnnea* (Kvist & Skog, 1993).

Por otra parte, los valores de diversidad fueron muy bajos debido a que el ensamble está conformado por pocas especies y la mayoría están restringidas a unos pocos cuadrantes (Figura 5). Además, la distribución de las abundancias fue equitativa, como lo reflejan los valores de Simpson, con los cuales se estableció que solo entre los 1.400 y los 1.500 m había una marcada dominancia (por ejemplo de *C. longinervosa*; Figura 5). También se destacan los valores relativamente altos de diversidad beta debidos al recambio de especies que ocurre a los 1.300 y a los 1.500 m, el cual puede estar asociado con la disminución de la densidad a medida que se incrementa la elevación (Tabla 1), un patrón predominante de la flora del Chocó biogeográfico (Gentry & Dodson, 1987; Galeano, *et al.*, 1998; Rangel, 2004; Köster, *et al.*, 2013).

La gran densidad y la frecuencia de las especies de *Columnnea* indican que este género de plantas es un componente importante de la flora en Ñambí, al igual que lo encontrado para la reserva La Planada (Amaya-Márquez, 1999). Además, los valores de densidad fueron similares a los encontrados para otras especies de *Columnnea*: entre 4 y 26 ind/ha (Amaya-Márquez, 1999; Benavides, *et al.*, 2006; Zotz & Schultz, 2008). Las seis especies más abundantes (Tabla 1) presentaron un patrón de distribución agregado, el cual es típico de varios grupos de epifitas vasculares neotropicales (Gentry & Dodson, 1987; Zotz, *et al.*, 1999; Nieder, *et al.*, 2000; Arevalo & Betancur, 2006). Este patrón de distribución ha sido relacionado con las características estructurales de los forofitos (Arevalo & Betancur, 2006), la disponibilidad de sustratos (Nieder, *et al.*, 2000), la humedad y la intensidad lumínica (Arevalo & Betancur, 2006) y las restricciones de dispersión a larga distancia (Zotz, *et al.*, 1999).

En el caso de Ñambí, las especies de *Columnnea* variaron en su distribución espacial y vertical, con cuatro especies restringidas al dosel, mientras que las especies con mayor densidad se encontraron entre los 0 y 8 m (Figura 3). Estas diferencias pueden estar asociadas con: 1) la mayor humedad y menor radiación solar en los estratos bajos (Freiberg, 1994), factores que al evitar la desecación favorecen el crecimiento y desarrollo de grupos como *Drymonia*, *Gasteranthus* y *Columnnea* (Weber, 2004); 2) la mayor disponibilidad de sustratos en estratos bajos (Nieder, *et al.*, 2000), que permite su rápida colonización; 3) los mecanismos de dispersión asociados con la polinización por colibríes (Amaya-Márquez, 1996, 1999), y el consumo de frutos por aves (Restrepo, *et al.*, 1999), y 4) la dificultad de detección de las especies del dosel (Smith, 2008). Además, esta segregación vertical permite la coexistencia de diferentes especies de *Columnnea* al presentar estrategias de polinización contrastantes (Stiles, 1981; Ackerman, 1986), como son un mayor número de flores en las especies del dosel, una alta sincronía de la floración, un sistema autocompatible y su asociación con colibríes no ermitaños; en comparación con las especies del sotobosque, que presentan una baja intensidad de la floración, tienden a ser polinizadas por colibríes ermitaños y presentan un sistema principalmente autoincompatible (Marín-Gómez, observación personal).

Las plantas de *Columnnea* son polinizadas por colibríes, entre los cuales se encuentran los de pico largo (*Phaethornis symmatophorus*, *Phaethornis yaruqui* y *Coeligena wilsoni*), que forrajean a lo largo de rutas y que facilitan la polinización cruzada (Marín-Gómez, observación personal), además de ser dispersadas por aves (Restrepo, *et al.* 1999). Las aves frugívoras pueden determinar la distribución espacial agregada en especies de Rubiaceae y Melastomataceae (Loiselle & Blake, 1993). Si bien la conducta de forrajeo de aves como las tangaras, que viajan en bandadas mixtas, se ha asociado con la dispersión de *Columnnea* desde el

bosque a zonas de rastrojo (**Amaya-Márquez**, 1999), se requiere evidencia que dé soporte a esta hipótesis, dado que aves frugívoras pequeñas como *Euphonia xanthogaster*, *Chlorospingus flavigularis*, *Tangara rufigularis* y *Chlorochrysa phoenicotis*, que consumen los frutos de *Columnnea*, son especies que exprimen la pulpa del fruto con el pico dejando caer la mayoría de las semillas cerca de la planta, lo cual puede restringir la dispersión a larga distancia (**Levey**, 1987). Además, si los frutos no son dispersados por aves, se desprenden de la planta y caen cerca de ésta, donde pueden germinar, o en un caso excepcional, como ocurre en *C. medicinalis*, las semillas pueden germinar en las brácteas extraflorales al descomponerse la pulpa.

Conclusiones

Los resultados de este estudio indican que la Reserva Natural Río Nambí alberga la riqueza de *Columnnea* más alta registrada para cualquier localidad hasta el momento, lo que resalta su importancia para la conservación de este grupo de plantas debido a su distribución restringida y su sensibilidad a la deforestación (**Kvist, et al.**, 2004). La mayor densidad se encontró en la zona baja de la reserva, donde predomina una cobertura de bosque intervenido, aunque otras especies (*C. longinervosa*, *C. rubriacuta* y *C. filifera*) son más abundantes en el bosque maduro. Cinco especies fueron epifitas y solo cuatro estuvieron restringidas al dosel, en tanto que las especies restantes fueron hemiepifitas y presentaron una distribución agregada. Este patrón puede estar relacionado con el alto nivel de humedad, el uso de sustratos, las diferencias microclimáticas y las relaciones con sus polinizadores y dispersores. Por lo tanto, las diferencias en la densidad y en la distribución espacial y vertical de las especies de *Columnnea* pueden ser factores importantes que determinan la interacción con los colibríes y la coexistencia de especies con similitudes en cuanto a sus requerimientos de polinización.

Agradecimientos

Esta investigación se llevó a cabo gracias al apoyo financiero recibido de la beca *Nellie D. Sleeth Scholarship* (*The Gesneriad Society* INC), y del programa de incentivos para la investigación Thomas van der Hammen (Jardín Botánico José Celestino Mutis). Agradecemos a la Fundación Ecológica Los Colibríes de Altaquer y a Mauricio Flórez Pai por facilitar las condiciones para la investigación en la reserva, y a Diana, Jairo, Hugo y Guillermo “El Zambo”, por su colaboración en la logística de la fase de campo; al Herbario Nacional Colombiano (COL) por permitir la revisión de ejemplares de colección, a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia por la beca otorgada para la realización de los estudios de maestría del primer autor, así como a John L. Clark por sus comentarios al manuscrito, y a James Smith, Laura Clavijo y John L. Clark por sus observaciones taxonómicas en campo. Gary Stiles, Juan Francisco Ornelas y Margarita López

revisaron la primera versión del manuscrito. MAM agradece a la Universidad Nacional de Colombia por su apoyo para realizar la investigación.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen ningún conflicto de intereses.

Bibliografía

- Ackerman, J. D.** 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana*. **9**: 52-60.
- Amaya-Márquez, M.** 1996. Sistemática y polinización del género *Columnnea* (Gesneriaceae) en la Reserva Natural La Planada (Nariño). Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Amaya-Márquez, M.** 1999. Densidad de *Columnnea* (Gesneriaceae) en relación con la edad de un bosque de neblina (La Planada: Nariño, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **32**: 123-131.
- Amaya-Márquez, M., Stiles, F. G., Rangel, O.** 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*. **23** (1): 301-322.
- Arévalo, R. & Betancur, J.** 2006. Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of the Serranía de Chiribiquete, Colombian Guayana. *Selbyana*. **27** (2): 175-185.
- Barthlott, W., Mutke, J., Rafiqpoor, D., Kier, G., Kreft, H.** 2005. Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina*. **342**: 61-83.
- Benavides, A. M., Wolf, H. D., Duivenvoorden, J. F.** 2006. Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *Journal of Tropical Ecology*. **22**: 705-717.
- Benzing, D. H.** 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cavelier, J., Jaramillo, M., Solis, D., de León, D.** 1997. Water balance and nutrient inputs in bulk precipitation in tropical montane cloud forest in Panama. *Journal of Hydrology*. **193**: 83-96.
- Clark, J.L., Neil, D.A., Asanza, M.** 2006. Floristic checklist of the Mache-Chindul Mountains of Northwestern Ecuador. *Smithsonian Institution Contributions from the United States National Herbarium*. **54**: 1-180.
- Dodson, C.H. & Gentry, A.H.** 1978. Gesneriaceae. In: *Flora of the Rio Palenque Science Center*. *Selbyana*. **4**: 334-349, 590, 592, 600.
- Elzinga, C. L., Salzer, D. W., Willoughby, J. W.** 1998. Measuring and monitoring plant populations. Bureau of Land Management National Business Center. Denver.
- Feinsinger P., Tiebout III, H. M., Young, B. E.** 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology*. **72**: 1953-1963.
- Franco-Rosselli, P., Betancur, J., Fernández-Alonso, J. L.** 1997. Diversidad florística en dos bosques subandinos del sur de Colombia. *Caldasia*. **19**: 205-234.

- Freiberg, M.** 1994. Phanomorphologie epiphytischer Gesneriaceen in Costa Rica unter besonderer Berücksichtigung des Mikroklimas. Thesis, Universität Ulm, Germany. 143 p.
- Galeano, G., Suárez, S., Balslev, H.** 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation*. **7**: 1563-1575.
- Gentry, A. H. & Dodson, C. H.** 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **74**: 205-233.
- González, C. E. & Jarvis, A.** 2002. Plants of Tambito I. Dicotyledonous. A Preliminary List. URL: <http://gisweb.ciat.cgiar.org/sig/download/dicotyledonousplantsoftambito.pdf>
- Gutiérrez-Zamora, A., Carrillo, E., Rojas, S.** 2004. Guía Ilustrada de los colibríes de la Reserva Natural Río Nambí. FPA, FELCA, ECOTONO. Bogotá; Colombia.
- Jaramillo, J. L.** 2001. Gesneriaceae.. En: Nieder, J. & W. Barthlott. (Eds.). The flora of the río Guajalito mountain rain forest (Ecuador). p. 144-147. Bonn, Germany.
- Jaramillo, J. L. & Jorgensen, P. M.** 1989. Inventario florístico de la Reserva Endesa. En: Jorgensen, P. M. & C. Ulloa. (Eds.). Estudios botánicos en la Reserva Endesa, Pichincha, Ecuador. p. 1-26. Aarhus Denmark: Botanical Institute, University of Aarhus.
- Kelly, D. L., Tanner, E. V., Lughadha, E. M., Kapos, V.** 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*. **21**: 421-440.
- Köster, N., Kreft, H., Nieder, J., Barthlott, W.** 2013. Range size and climatic niche correlate with the vulnerability of epiphytes to human land use in the tropics. *Journal of Biogeography*. **40**: 963-976.
- Krebs, C. J.** 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Benjamin Cummings Publishers.
- Kvist, L. P. & Skog, L. E.** 1993. The genus *Columnnea* (Gesneriaceae) in Ecuador. *Allertonia*. **6**: 327-400.
- Kvist, L. P., Skog, L. E., Clark, J. L., Dunn, R. W.** 2004. The family Gesneriaceae as example for the biological extinction in Western Ecuador. *Lyonia*. **6**: 127-151.
- Levey, D. J.** 1987. Seed Size and Fruit-Handling Techniques of Avian Frugivores. *The American Naturalist*. **129** (4): 471-485.
- Loiselle B. A. & Blake, J. G.** 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a Neotropical lowland wet forest. *Vegetatio*. **108**: 177-189.
- Mendoza-Cifuentes, H. & Ramírez-Padilla, B.** 2001. Dicotiledóneas de la Planada, Colombia: lista de especies. *Biota Colombiana*. **2** (1): 59-74.
- Möller, M. & Clark, J. L.** 2013. The State of Molecular Studies in the Family Gesneriaceae: A Review. *Selbyana*. **31** (2): 95-125.
- Nadkarni, N. M. & Matelson, T. J.** 1989. Bird use of epiphyte resources in Neotropical trees. *The Condor*. **91**: 891-907.
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M., Barthlott, W.** 2000. Spatial Distribution of Vascular Epiphytes (including Hemiepiphytes) in a Lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica*. **32** (3): 385-396.
- Nieder, J., Prosperi, J., Michaloud, G.** 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology*, **153**: 51-63.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H.** 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Rangel-Ch, J.O.** 2004. (Ed.) Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico-Costa Pacífica. Instituto de Ciencias Naturales. Unidad de Monitoreo y Modelaje. Centro para la conservación de la biodiversidad CBC. ANDES. C. Internacional. 997 p. Bogotá.
- Restrepo, C., Gómez, N., Heredia, S.** 1999. Anthropogenic edges, tree fall gaps, and fruit-frugivore interactions in a Neotropical montane forest. *Ecology*. **80**: 668-685.
- Salinas, I. F., Arroyo, T. K., Armesto, J.** 2010. Epiphytic growth habits of Chilean Gesneriaceae and the evolution of epiphytes within the tribe Coronanthereae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **97** (1): 117-127.
- Salaman, P.** 2001. The study of an understory avifauna community in an Andean Premontane Pluvial Forest. D. Phil thesis. University of Oxford, U.K
- Silverstone-Sopkin, P. A. & Ramos-Pérez, J. E.** 1995. Floristic Exploration and Phytogeography of the Cerro del Torrá, Chocó, Colombia. In: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. Churchill, S. P; H. Balslev; E. Forero & J. L. Luteyn. (Eds.). The New York Botanical Garden. New York. 169-186 p.
- Smith, J. F.** 1994. Systematics of *Columnnea* section *Pentadenia* and section *Stygnanthe* (Gesneriaceae). *Systematic Botany Monographs*. **44**: 1-89.
- Smith, J. F., Amaya-Márquez, M., Marín-Gómez, O. H., Clark, J. L.** 2013. Four New Species of *Columnnea* (Gesneriaceae) with Primary Distributions in Colombia. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. **7** (2): 667-679.
- Stiles, F. G.** 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **68**: 323-351.
- Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U., Zotz, G.** 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*. **18**: 161-176.
- Weber, A.** 2004. Gesneriaceae. In: Kubitzki, K. & J.W. Kadereit. (Eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 7. Flowering plants, dicotyledons: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). p. 63-158. Berlin & Heidelberg: Springer-Verlag.
- Weber, A., Clark, J.L., Möller, M.** 2013. A new formal classification of Gesneriaceae. *Selbyana*. **31**: 68-94.

- Wester, S., Mendieta-Leiva, G., Nauheimer, L., Wanek, W., Kreft, H., Zotz, G.** 2011. Physiological diversity and biogeography of vascular epiphytes at Río Changuinola, Panama. *Flora–Morphology Distribution, Functional Ecology of Plants*. **206**: 66-79.
- Wiehler, H.** 1983. A synopsis of the neotropical Gesneriaceae. *Selbyana*. **6**: 1-249.
- Zar, J. H.** 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Zotz, G.** 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **171**: 453-481.
- Zotz, G., Bermejo, P., Dietz, H.** 1999. The epiphyte vegetation of *Annonaglabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography*. **26**: 761-776.
- Zotz, G. & Schultz, S.** 2008. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama - species composition and spatial structure. *Plant Ecology*. **195**: 131-141.

Cuantificación de los componentes que afectan el coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente en el embalse Riogrande II (Colombia)

John Jairo Ramírez R.* , Mónica Cristina Arcila L., Sandra Catalina Sepúlveda A.

Grupo de Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Resumen

Con el fin de determinar cuál es el componente que más contribuye a la atenuación vertical de la irradiancia descendente [$K_{d(PAR)}$] en el embalse Riogrande II, se usó un modelo de regresión lineal múltiple para obtenerla a partir de la suma de los K_d parciales representados por el agua (K_w), la clorofila a ($K_{chl\ a}$), el material inorgánico particulado (tripton, $K_{tripton}$), y el fitoplancton en forma de partícula (K_{p-fito}). Se tomaron muestras de agua con una botella Schindler. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) se midió con un cuantómetro Li-cor en cinco estaciones cada diez días a partir de julio de 2002 y hasta julio de 2003. Se cuantificaron los sólidos suspendidos totales, los sólidos suspendidos inorgánicos, los sólidos suspendidos volátiles y la clorofila a. Debido a que el valor de $K_{tripton}$ ($1,14\ m^{-1}$) fue el más influyente, se aceptó parcialmente la previsión referente a que en la estación Río Chico arriba la influencia de $K_{chl\ a}$, K_{p-fito} y $K_{tripton}$ sería alta y similar. La ecuación estimada para calcular el coeficiente de atenuación vertical en el embalse fue $K_{d(PAR)} = 1,32D_{sd}^{-0,93}$, en la que D_{sd} explicó el 62,4 % de la variación de K_d . Se consideró que ópticamente el embalse era de tipo T y caso 2, lo que corresponde a un sistema turbio, en el que a pesar de su condición eutrófica y su alta productividad, no fue el fitoplancton sino el tripton la fracción que más capturó los quanta fotosintéticos.

Palabras clave: Riogrande II, radiación fotosintéticamente activa, coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente, profundidad Secchi, clasificación óptica.

Quantification of components affecting the vertical attenuation coefficient for downward irradiance in Riogrande II reservoir (Colombia)

Abstract

In order to determine which component contributes most to the vertical attenuation coefficient for downward irradiance [$K_{d(PAR)}$] in Riogrande II reservoir, a multiple linear regression model was used to obtain $K_{d(PAR)}$ considering the sum of partial K_d contributed by water (K_w), chlorophyll a ($K_{chl\ a}$), particulated inanimate material (tripton, $K_{tripton}$), and phytoplankton-like particles ($K_{p-phyto}$). Samples of water were taken with a Schindler bottle. The photosynthetic active radiation (PAR) was measured with a Li-cor quantameter at five sampling stations every 10 days from July 2002 to July 2003. Total suspended solids, inorganic suspended solids, volatile suspended solids, and chlorophyll a were quantified. Given that the $K_{tripton}$ ($1,14\ m^{-1}$) value was the highest, the prediction that the influence of $K_{chl\ a}$, $K_{p-phyto}$ and $K_{tripton}$ would be high and similar at the upstream Chico River station was partially accepted. The equation to estimate $K_{d(PAR)}$ for the reservoir was $K_{d(PAR)} = 1,32D_{sd}^{-0,93}$, with D_{sd} explaining 62,4 % of the variation in K_d . Optically, the reservoir was classified as T-type and case 2, which correspond to a turbid system where despite its eutrophic condition and high productivity, tripton and not phytoplankton was the fraction that harvested more photosynthetic quanta.

Key words: Riogrande II, photosynthetic active radiation, vertical attenuation coefficient for downwelling irradiance, Secchi depth, optical classification.

Introducción

La luz, entendida como la porción del espectro electromagnético a la cual el ojo humano es sensible, es decir, la región entre los 390 y los 740 mnm, pierde intensidad con la profundidad, fenómeno conocido como atenuación y regulado por la composición y concentración de varios componentes que incluyen el agua, las sustancias húmicas,

el fitoplancton, la clorofila a, y el tripton (organismos muertos, detritos y sustancias coloidales de origen orgánico o inorgánico) (Roldán & Ramírez, 2008).

*Correspondencia:

John Jairo Ramírez R., johnra77@gmail.com

Recibido: 27 de noviembre de 2014

Aceptado: 17 de marzo de 2015

Al penetrar en el agua, la luz es la causante de los cambios de temperatura que ocasionan la estratificación de la densidad y del establecimiento del límite vertical de la producción primaria conocido como zona eufótica (Deu) o fótica. Para medir la Deu se han diseñado varios instrumentos como los espectralradiómetros, los hidrofotómetros y los cuantómetros. Sin embargo, a pesar de su sencillez y de no ser un instrumento electrónico, el disco de Secchi, de 20 a 30 cm de diámetro, es el instrumento óptico más antiguo usado para evaluar de manera rápida y simple la transparencia, la profundidad de la zona fótica y los coeficientes de atenuación y de extinción verticales de irradiancia descendente.

Kirk (1994, 2011) demostró que la profundidad Secchi (Dsd) es particularmente sensible a la turbidez, entendida en el sentido de **Clack & Williams** (1981), es decir, relacionada con los coloides y los sólidos disueltos; quizás por eso **Preisendorfer** (1986) estableció que la función primaria del disco de Secchi consistía únicamente en proveer un índice visual simple de la claridad del agua en términos de Dsd, que corresponde a la profundidad con una intensidad de luz entre 5 y 15 % de la iluminación en superficie (**Hutchinson**, 1957; **Vollenweider**, 1969).

Uno de los primeros acercamientos en busca de una relación empírica entre la Dsd y el coeficiente de atenuación vertical de la irradiancia descendente (K_d según la terminología de **Kirk**, 1994, 2011), fue el de **Poole & Atkins** (1929), quienes propusieron que en la banda de radiación fotosintéticamente activa (PAR) del espectro lumínico visible se daba una relación aproximadamente inversa entre Dsd y $K_{d(PAR)} = 1,70/Dsd$. Durante mucho tiempo, antes de que se contara con instrumentos electrónicos adecuados, e incluso hoy cuando se cuenta con ellos, esta ecuación se utilizó como una manera rápida de medir la K_d (**Wetzel**, 2001). Sin embargo, su aplicación es restringida si se tiene en cuenta que: 1) el valor de Dsd obtenido es equivalente más o menos al 16 % de la luz incidente en superficie (**Cole**, 1983), y 2) el valor de la constante es de 1,44 según **Kirk** (1994, 2011), aunque **Cole** (1983), **Margalef** (1983), **Esteves** (2011) y **Tundisi & Tundisi** (2008) usan el valor de 1,7.

Dado el carácter eutrófico de sus aguas, en embalses como el de Riógrande II la penetración de la luz está sometida a procesos de atenuación vertical intensos debido a la acción combinada de varios de los factores mencionados antes. Por ello, esta investigación se propuso responder a la siguiente pregunta: ¿En cuál de las estaciones de muestreo del embalse son más importantes los componentes del coeficiente de atenuación vertical de la irradiancia descendente total (K_w , $K_{Cl.a}$, $K_{tripton}$ y K_{p-fito})? Si la estación Río Chico arriba, como lo muestran las investigaciones de **Mazo** (2008), **Franco-Velásquez** (2011), **Loaiza, et al.** (2011), **Vergara** (2011), **Johnson & Vahos** (2011), **Zabala** (2013) y **Palacio-Betancourt** (2014), es la más eutrófica del embalse, con los menores valores de profundidad Secchi (media = 1,12 m) y de $K_{d(PAR)}$ (media = $1,7 \text{ m}^{-1}$), y la mayor concentración de

sólidos suspendidos totales (media = 75,8 mg/l, de los que 87,07 % son disueltos) y de biomasa fitoplanctónica (media = 107,1 mg Cl. a /m³), entonces la previsión es que en ella se incrementa la influencia del $K_{Cl.a}$, del K_{p-fito} y del $K_{tripton}$. Como un aporte práctico del trabajo, se calculó un $K_{d(PAR)}$ para cada estación de muestreo y para el embalse, al igual que una constante y una ecuación del tipo de la de **Poole & Atkins** (1929), lo que permite estimar el $K_{d(PAR)}$ para el sistema acuático a partir de la Dsd. Además, se clasificó el embalse desde el punto de vista óptico.

Materiales y métodos

Área de estudio

La cuenca del río Grande está localizada en la parte central del departamento de Antioquia, entre los 6°35'57" y 6°28'79" N y los 75°32'17" y 75°25'85" O, con un área de captación de 1.294 km² (= 129.400 ha), temperaturas entre los 14 y 18 °C, dos períodos lluviosos, uno entre abril y junio y otro entre septiembre y noviembre, y mayores valores de humedad entre octubre y noviembre, con promedios cercanos al 83 %. Las épocas secas van de diciembre a marzo y de julio a agosto, siendo la primera más seca que la segunda (**EEPPM**, 1989).

Por su parte, el embalse Riógrande II se localiza en las cuencas de drenaje de los ríos Grande y Chico en las que encuentran asentados los municipios de Belmira, Don Matías, Entreríos, San Pedro y Santa Rosa de Osos. Se sitúa a una altura media de 2.150 msnm, con un volumen de 253 millones de m³, una profundidad máxima de 59 m, un tiempo medio de residencia de 72,8 días, y un caudal de 35 m³/s en la captación. La presa, de 2,8 millones de m³ y 65 metros de altura, está provista de un vertedero a 2.270 msnm que crea el embalse que inunda un área aproximada de 10.100 ha (**EEPPM**, 1989).

La principal práctica económica en la región donde se localiza el embalse es la agropecuaria, destacándose los cultivos y la explotación lechera y porcina, actividades estas que demandan alto consumo de plaguicidas y abonos orgánicos y potencian la eutrofización del cuerpo de agua (**Londoño & Villegas**, 1996). Además, en el río Chico se practica la minería de aluvión, la cual constituye una fuente importante de sedimentos para esta estación y para el embalse en general (**EEPPM**, 1984).

Diseño muestral

Se ubicaron en el embalse cinco estaciones de muestreo (Figura 1):

- Estación Presa (1): está situada a un kilómetro de la presa, presenta las mayores profundidades del embalse (35 y 40 m en promedio), y constituye un punto que permite caracterizar la zona limnética del embalse.
- Estación río Grande (2): se localiza aguas abajo del río Grande, en el límite de la entrada hacia su represamiento,

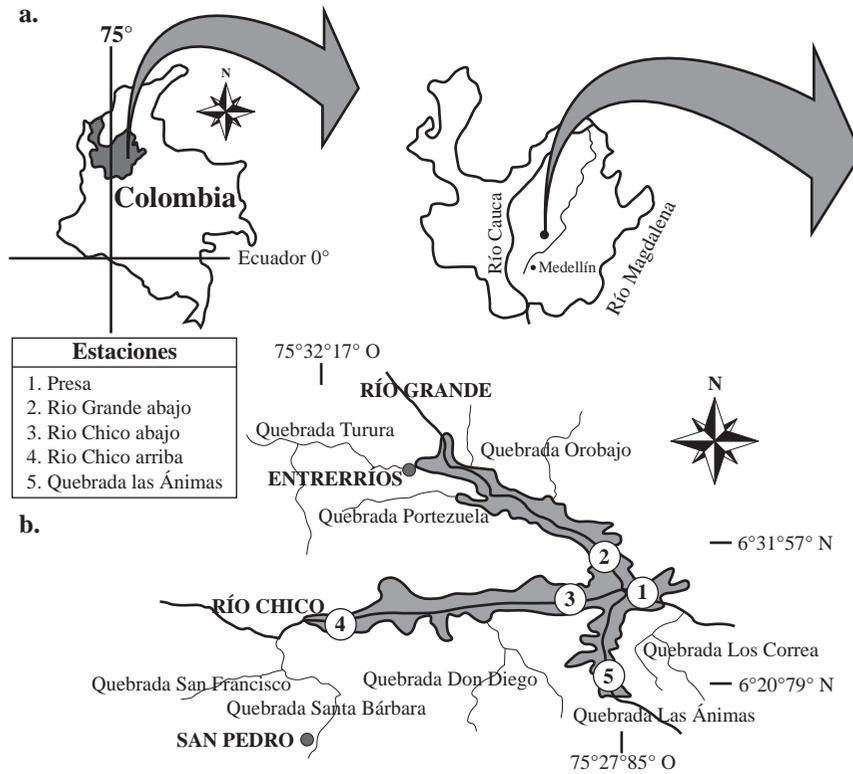


Figura 1. (A) Ubicación del embalse Riogrande II en el contexto regional. **(B)** Localización de las estaciones de muestreo en el embalse.

tiene una profundidad que varía entre 30 y 35 m y representa una zona transicional del embalse. El río Grande se encuentra cerca al municipio de Entrerríos y en él desembocan las quebradas Orobajo, Portezuela y Turura.

- Estaciones río Chico abajo y río Chico arriba (3 y 4): están localizadas en la parte alta del río, cerca al sitio de entrada de los vertimientos provenientes del río Chico al embalse. La estación Chico abajo representa también una zona transicional del embalse, con una profundidad entre 25 y 30 m. La profundidad de la estación Chico arriba fluctúa entre 7 y 18 m. El río Chico recibe aportes de los municipios de Belmira y San Pedro.
- Estación quebrada Las Ánimas (5): está ubicada a un kilómetro de la torre de captación en la entrada de la quebrada Las Ánimas; representa la zona que aporta el menor caudal al embalse y posee una de las menores profundidades (entre 12 y 15 m).

La torre de captación se localiza en un brazo del embalse que sube por la cuenca de la quebrada Las Ánimas. El agua se capta en la torre mediante un sistema de cuatro compuertas rectangulares distribuidas en dos niveles, así: entre los 2.257,53 y los 2.254,03 msnm (compuerta superior), se capta un caudal máximo de 6,4 m³/s para la planta de tratamiento de aguas Manantiales; entre los 2.249,47 y los 2.245,97 msnm (compuertas inferiores),

se capta un caudal máximo de 40 m³/s para la central hidroeléctrica La Tasajera a través de dos compuertas, y por la compuerta restante se capta en ocasiones para la planta Manantiales (Franco-Velásquez, *et al.*, 2010).

Franco-Velásquez (2011) determinó que el caudal de río Grande es, en promedio, tres veces mayor que el del río Chico; por ello, al entrar al cuerpo de agua el río Grande reparte su volumen entre el brazo del río Chico y el de la quebrada Las Ánimas. Las aguas del río Grande se internan en el río Chico hasta localizarse a 4 km de su cola, aumentando así su tiempo de residencia. Sobre el brazo de la quebrada Las Ánimas, el río Grande viaja directamente hasta la torre de captación a nivel de la compuerta superior. Por su parte, el río Chico ingresa al embalse como una corriente de fondo difícil de rastrear, pues se mezcla rápidamente con el agua del embalse. En las proximidades de la torre de captación, dicha pluma se orienta hacia la compuerta inferior debido al caudal extraído para la generación de energía en la central de La Tasajera.

El embalse permanece estratificado a lo largo del año. Las variaciones de temperatura a lo largo del año en la capa superficial oscilan entre 19,5–23,7 °C (media: 21,6±1,35 °C). Esta capa superficial presenta variaciones en el espesor que están entre los 3,0 y los 6,0 m de profundidad. La zona del hipolimnio se caracteriza por presentar pocas variaciones a lo largo del año y su temperatura oscila entre los 17,4 y los 18,2 °C (media: 17,4±0,92). Esta estructura térmica

está fuertemente asociada a la dinámica de la corriente de densidad del río Grande, que entra al cuerpo de agua como una corriente intrusiva a una profundidad entre 5 y 10 m, modificando el decaimiento exponencial de la temperatura en la columna de agua (Franco-Velásquez, 2011).

Métodos

La presente investigación se basa en los datos recolectados en el marco del proyecto “Caracterización limnológica del embalse Riógrande II, Antioquia, Colombia” mediante muestreos adelantados cada diez días en cada una de las cinco estaciones mencionadas entre julio de 2002 y julio de 2003 (n = 180; n en cada estación de muestreo = 36). Las muestras de agua se extrajeron con una botella Schindler de 5 litros, integrando las recogidas en la superficie, la mitad de la zona fótica y su fondo.

La Dsd se midió en cada estación y en cada muestreo con un disco de Secchi (diámetro = 0,20 m, bandas blancas y negras alternadas).

Con un datalogger Li-corr equipado con un sensor esférico 193SB se efectuaron mediciones de PAR cada 0,50 m en cada estación de muestreo; por ello, el K_d hallado en esta investigación debe entenderse como el $K_d(PAR)$ de la irradiación descendente. Este se calculó a partir de la pendiente del perfil obtenido una vez que los datos de luz (Io) fueron transformados logarítmicamente.

La regresión $K_d(PAR)$ medido- $K_d(PAR)$ calculado de la figura 4 se efectuó con base en los valores medios de cada estación (n = 36), por eso en dicha figura aparecen solo cinco valores (uno por estación de muestreo).

Los sólidos suspendidos totales (SS_T) se obtuvieron al establecer la diferencia entre el peso de un filtro de fibra de vidrio ($\varphi = 0,45 \mu m$) antes y después de la filtración de un volumen conocido de agua. Antes de ser pesado, el filtro se secó e incineró a 550 °C en una mufla durante 24 horas para determinar los sólidos suspendidos inorgánicos o fijos ($SS_{mp-inorg}$) y los sólidos suspendidos volátiles (SS_{mop}). Las fórmulas para la determinación de la concentración de los tipos de sólidos mencionados (en mg/m^3) se determinaron según los métodos estandarizados (Standard Methods) (APHA, AWWA y WPCF, 1995).

La clorofila a activa (Cl. a) se extrajo con etanol caliente al 95 %; las muestras se acidificaron usando HCl 0,1N mediante el método espectrofotométrico. Las ecuaciones empleadas para obtener la concentración de clorofila a en mg/m^3 fueron las sugeridas por Sartory & Grobbelaar (1984).

Los SS_{p-fito} se estimaron como $100(Cl. a)$, según lo sugerido en Reynolds (1984). Esta ecuación se obtiene a partir de la regresión $SS - Cl. a$, cuya pendiente multiplicada por 100 representa la contribución porcentual de la biomasa fitoplanctónica a los sólidos suspendidos.

La contribución de los sólidos suspendidos del tripton ($SS_{tripton}$) se valoró a partir de la ecuación $SS_T - SS_{p-fito} = [SS_T - 100(Cl. a)]$.

Los componentes de $K_d(PAR)$ se valoraron de acuerdo al método de regresión lineal simple propuesto en Reynolds (1984).

Debido a que los ácidos húmicos o compuestos coloreados no se midieron en ninguna de las estaciones del embalse, la contribución de K_{Gilvin} (K_G) al $K_d(PAR)$ no se consideró. Se sabe que las sustancias amarillas disueltas en los lagos provienen del material húmico soluble lixiviado desde los suelos en el área de la cuenca, o de la descomposición del material vegetal dentro del cuerpo de agua (algas y plantas acuáticas principalmente). Dado que en el lago no se registra la presencia de plantas acuáticas, y que la contribución del fitoplancton es baja, se asumió que la mayor contribución de materia orgánica disuelta coloreada (gilvin) se originaba en la cuenca y no se la valoró; sin embargo, por las condiciones de dicha cuenca es de esperar que sea alta, lo cual recalca la necesidad de estimar en próximas publicaciones la contribución del K_G al $K_d(PAR)$ de este embalse.

Análisis estadístico

En todas las regresiones simples realizadas, la variable de respuesta o dependiente fue $K_{d(PAR)}$, y las independientes o causales fueron SS_T , $SS_{tripton}$, K_{dcal} y Dsd. Las relaciones $SS_T - K_{d(PAR)}$ (Figura 2), $SS_{tripton} - K_{d(PAR)}$ (Figura 3, Tabla 1), $K_{d(PAR)cal} - K_{d(PAR)med}$ (Figura 4) y $Dsd - K_{d(PAR)}$ (Figura 5), se obtuvieron utilizando modelos de correlación y regresión de los tipos lineal simple y exponencial simple. El tipo de ecuación más ajustado a los datos de las relaciones se determinó de acuerdo al valor del coeficiente de determinación de Pearson (R^2).

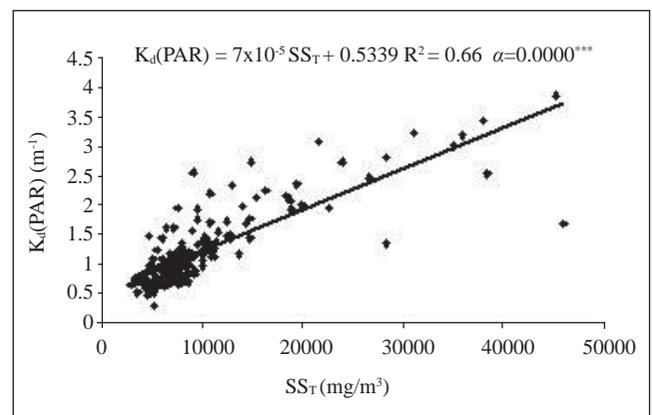


Figura 2. Regresión lineal simple entre la concentración de sólidos suspendidos totales (SS_T) y el coeficiente de atenuación vertical total para irradiancia descendente [$K_d(PAR)$] en el embalse Riógrande II

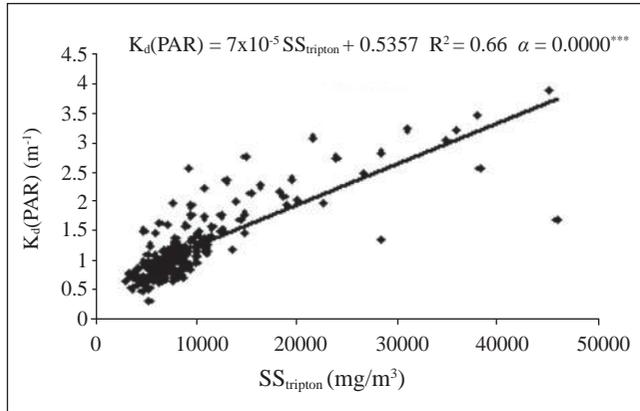


Figura 3. Regresión lineal simple entre la concentración de sólidos suspendidos del tripton ($SS_{tripton}$) y $K_{d(PAR)}$ del embalse Riógrande II

Tabla 1. Ecuaciones obtenidas para las regresiones lineales simples $K_{d(PAR)} - SS_{tripton}$ y $K_{d(PAR)} - SS_T$, con sus respectivos coeficientes de determinación de Pearson (R^2), errores estándar (EE) y valores de significancia (α) en cada una de las estaciones de muestreo

Estación	Ecuación	R^2	EE	α
Presa	$K_{d(PAR)} = 8 \times 10^{-5} SS_{tripton} + 0,42$	0,41	0,2300	0,0000
	$K_{d(PAR)} = 7 \times 10^{-5} SS_T + 0,63$	0,41	0,2300	0,0293
Chico arriba	$K_{d(PAR)} = 7 \times 10^{-5} SS_{tripton} + 0,63$	0,82	0,3999	0,0000
	$K_{d(PAR)} = 9 \times 10^{-5} SS_T + 0,34$	0,82	0,3997	0,0000
Chico abajo	$K_{d(PAR)} = 9 \times 10^{-5} SS_{tripton} + 0,34$	0,42	0,2300	0,0000
	$K_{d(PAR)} = 4 \times 10^{-5} SS_T + 0,73$	0,42	0,2300	0,0000
Ánimas	$K_{d(PAR)} = 4 \times 10^{-5} SS_{tripton} + 0,73$	0,33	0,4500	0,0004
	$K_{d(PAR)} = 1 \times 10^{-4} SS_T + 0,21$	0,33	0,4500	0,0004
Río Grande	$K_{d(PAR)} = 1 \times 10^{-4} SS_{tripton} + 0,21$	0,75	0,2800	0,0000
	$K_{d(PAR)} = 1 \times 10^{-4} SS_T + 0,21$	0,75	0,2800	0,0000

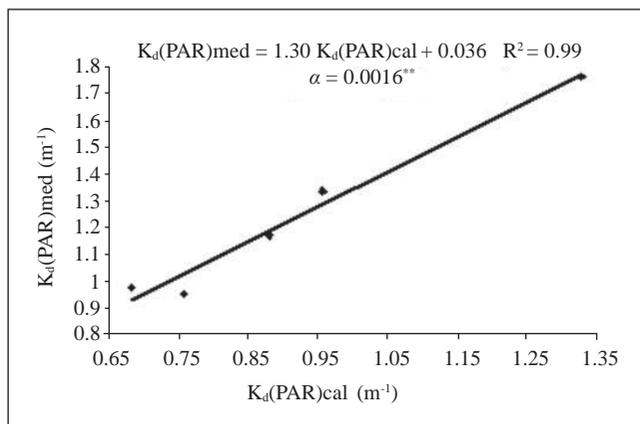


Figura 4. Regresión lineal simple entre los valores de $K_{d(PAR)}$ calculados y los $K_{d(PAR)}$ medios para las estaciones de muestreo ($n = 36$ datos por estación de muestreo)

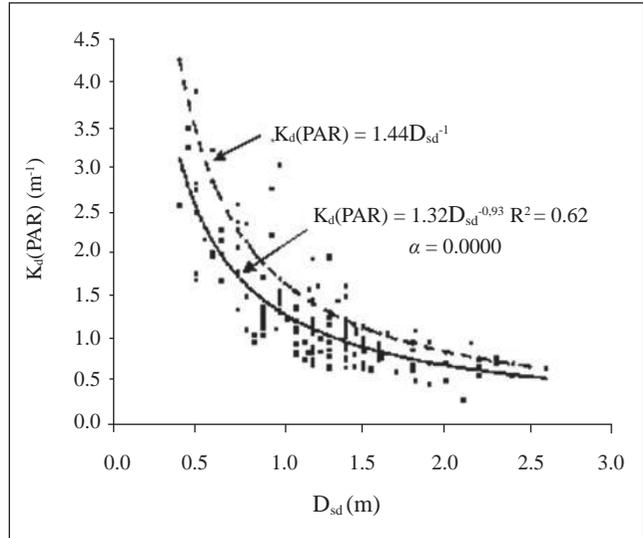


Figura 5. Regresión exponencial simple entre la distancia Secchi (D_{sd}) y el coeficiente de atenuación vertical de luz para irradiancia descendente [$K_{d(PAR)}$]. La línea continua indica la ecuación resultante y la línea discontinua indica los resultados de la ecuación propuesta por **Poole & Atkins (1929)**.

Resultados

Los valores de D_{sd} variaron entre 0,4 y 2,6 m; los mayores se presentaron en Presa, Chico abajo y Las Ánimas; en Chico arriba y río Grande se obtuvieron los menores valores.

El coeficiente $K_{d(PAR)}$ osciló para todo el embalse entre 0,29 y 3,88 m^{-1} . Los valores más bajos se obtuvieron en las estaciones Presa, Chico abajo y Las Ánimas, y los más altos en Chico arriba y río Grande.

Los SS_T fluctuaron en un rango entre 2.999 y 46.000 mg/m^3 y la clorofila a , entre 0,93 y 600,05 mg/m^3 .

El patrón general de comportamiento evidenciado en la tabla 2 muestra que las estaciones Chico arriba y Las Ánimas registraron los mayores valores medios y de coeficiente de variación (CV) para el $K_{d(PAR)}$, la clorofila a , la concentración de sólidos suspendidos totales, los del tripton y los del fitoplancton como partícula. En Presa, Chico abajo y río Grande los valores para todas las variables fueron menores, excepto para D_{sd} , que a simple vista pareció tener un comportamiento similar en varias estaciones. Estos sitios también registraron los menores coeficientes de variación en la mayoría de los casos.

Descomposición de $K_{d(PAR)}$ para la estimación del $K_{d(PAR)}$ calculado [$K_{dcal(PAR)}$] del embalse Riógrande II ($n = 180$)

Para descomponer el $K_{d(PAR)}$ se utilizó el modelo de regresión lineal múltiple propuesto por **Reynolds (1984)**. Dicho modelo corresponde a la sumatoria de los K_d parciales aportados por la clorofila a ($K_{Cl. a}$), el material inorgánico particulado ($K_{tripton}$), el fitoplancton como partícula (K_{p-fito}) y

Tabla 2. Valores de la media aritmética y del coeficiente de variación (CV%) para el coeficiente de atenuación total [$K_{d(PAR)}$], la profundidad Secchi (D_{sd}), la clorofila a ($Cl. a$), los sólidos suspendidos totales (SS_T), los sólidos suspendidos del tripton ($SS_{tripton}$) y los sólidos suspendidos del fitoplancton (SS_{p-fito}) para cada una de las estaciones

Variable	Estadístico	Estación				
		Presa	Chico Arriba	Chico Abajo	Ánimas	Río Grande
$K_{d(PAR)}$ (m^{-1})	Media	1,0	1,7	0,9	1,2	1,2
	CV (%)	29,8	52,6	31,1	46,1	42,0
D_{sd} (m)	Media	1,4	1,1	1,4	1,4	1,2
	CV (%)	24,9	39,5	28,7	38,3	31,9
$Cl. a$ (mg/m^3)	Media	18,0	111,9	23,1	24,8	38,0
	CV (%)	56,3	141,7	88,7	117,8	112,8
SS_T (mg/m^3)	Media	7395,0	16330,5	7193,2	10486,4	9198,1
	CV (%)	33,8	71,1	29,6	79,1	42,9
$SS_{tripton}$ (mg/m^3)	Media	7394,2	16319,3	7190,9	10483,9	9194,3
	CV (%)	33,8	71,0	29,6	79,1	42,9
SS_{p-fito} (mg/m^3)	Media	1,8	11,2	2,3	2,5	3,8
	CV (%)	56,1	141,7	88,7	118,1	0,1

Las cifras en negrilla representan los valores menores o los mayores de la variable correspondiente entre las cinco estaciones de muestreo.

el agua (K_w); para este último se utilizó un valor de $0,09 m^{-1}$, correspondiente a la media aritmética de los valores $0,08$ y $0,11 m^{-1}$ citados por Reynolds (1979).

$$K_{d(PAR)} = K_w + K_{Cl.a} + K_{tripton} + K_{p-fito}$$

El primer paso consistió en hacer la regresión entre $SS_T - K_{d(PAR)}$ (Figura 2). En la ecuación obtenida el valor $0,5339 m^{-1}$ es el intercepto y corresponde al valor de $K_w + K_{Cl.a}$; se despejó el valor del $K_{Cl.a}$ de la ecuación de la siguiente forma:

$$K_{Cl.a} = 0,5339 m^{-1} - K_w$$

$$K_{Cl.a} = 0,5339 m^{-1} - 0,09 m^{-1}$$

$$K_{Cl.a} = 0,4439 m^{-1}$$

El siguiente paso consistió en realizar la regresión entre $SS_{tripton} - K_{d(PAR)}$ (Figura 3). En ella, el valor del intercepto ($0,5357$) corresponde a $K_w + K_{Cl.a} + K_{p-fito}$. Puesto que ya se conoce el valor de $K_w + K_{Cl.a}$ es posible conocer el valor del K_{p-fito} como el resultado de la operación [$0,5357 - (K_w + K_{Cl.a})$]:

$$K_{p-fito} = 0,5357 m^{-1} - (K_w + K_{Cl.a})$$

$$K_{p-fito} = 0,5357 m^{-1} - (0,09 + 0,4439)$$

$$K_{p-fito} = 0,5357 m^{-1} - 0,5339 m^{-1}$$

$$K_{p-fito} = 0,00181 = \sim 0,002 m^{-1}$$

A partir de esta misma ecuación se puede obtener también el valor de $K_{tripton}$, que corresponde al valor de la pendiente ($7 \times$

10^{-5}) hallada en la figura 2, multiplicado por la concentración media de $SS_{tripton}$ para el embalse.

$$K_{tripton} = 7 \times 10^{-5} m^2/mg \times 10116,52 mg/m^3$$

$$K_{tripton} = 0,708 m^{-1}$$

Por último, se hace posible la estimación del K_T calculado [$K_{dcal(PAR)}$] para el embalse a partir de la sumatoria de los K_d parciales,

$$K_{dcal(PAR)} = K_w + K_{Cl.a} + K_{tripton} + K_{p-fito}$$

$$K_{dcal(PAR)} = 0,09 m^{-1} + 0,4439 m^{-1} + 0,708 m^{-1} + 0,002 m^{-1} = 1,2439 = \sim 1,24 m^{-1}$$

De igual forma, pero con un menor número de datos, se procedió para cada estación de muestreo ($n = 36$).

En las figuras 2 y 3 se observa que las correlaciones entre $K_{d(PAR)}$ y las variables SS_T y $SS_{tripton}$ obtuvieron un R^2 de $0,66$, ambas altísimamente significativas ($\alpha \leq 0,005$).

La estación Chico arriba mostró los mejores ajustes para las regresiones $K_{d(PAR)} - SS_T$ y $K_{d(PAR)} - SS_{tripton}$, seguida por río Grande, que para las mismas regresiones presentó un R^2 de $75,0 \%$. Las demás estaciones presentaron valores de R^2 relativamente similares (Tabla 1).

Los valores de los K_d parciales para cada una de las estaciones y el valor calculado para el embalse se muestran en la tabla 3. En ella se observa que el K_{p-fito} y el K_w presentaron la menor contribución para todos los sitios de muestreo. Igualmente, se ve en esta tabla que para el $K_{Cl.a}$, las estaciones con mayores

Tabla 3. Contribución de los K_d parciales y valor del $K_{d(PAR)}$ calculado en cada estación de muestreo y en el embalse

Estación	K_{tripton}	$K_{\text{Cl. a}}$	K_w	$K_{\text{p-fito}}$	$K_{d(PAR)}$ calculado
Embalse	0,71	0,44	0,09	0,0002	1,24
Presa	0,59	0,33	0,09	0,0002	1,01
Chico arriba	1,14	0,49	0,09	0,0004	1,72
Chico abajo	0,65	0,21	0,09	0,0004	0,95
Ánimas	0,42	0,68	0,09	0,0004	1,19
Río Grande	0,92	0,15	0,09	0,0005	1,16

aportes fueron Las Ánimas y Chico arriba y la de menor aporte fue río Grande. Se observa, además, que para el K_{tripton} , la mayor participación se obtuvo en Chico arriba y río Grande y que Las Ánimas brindó el menor valor. La misma tabla 3 muestra que una vez calculado el $K_{d(PAR)}$, la estación con el mayor coeficiente de atenuación fue Chico arriba, seguida por Las Ánimas y río Grande; Chico abajo y Presa fueron las que presentaron los menores valores de $K_{d(PAR)}$. Para el embalse, el valor calculado de $K_{d(PAR)}$ fue de 1,24 m^{-1} .

Como se puede ver en la figura 4, la relación entre los $K_{d(PAR)}$ medidos y los $K_{d(PAR)}$ calculados fue muy significativa y se ajustó muy rigurosamente a un modelo lineal ($\alpha = 0,0016$); el $K_{d(PAR)}$ calculado explicó el 99 % de la variación del $K_{d(PAR)}$ medido. Las estaciones donde el material no fitoplanctónico se absorbió mayormente fueron Presa (0,73) y Chico abajo (0,69).

En Chico arriba, río Grande y Chico abajo, el K_d parcial correspondiente a la fracción de SS_{tripton} fue el que más contribuyó a la atenuación de la luz, con un porcentaje del 79,3 % para río Grande seguido por los porcentajes de 68,4 % y 66,3 % para Chico abajo y Chico arriba, respectivamente. El K_d correspondiente a la fracción de la Cl. a fue mayor para las estaciones Las Ánimas (porcentaje de 57,1 %) y Presa, con 32,7 %. En todas las estaciones K_w contribuyó con un porcentaje bastante bajo, que varió entre 5,2 % (Chico arriba) y 9,5 % (Chico abajo). La fracción de K_d que contribuyó en menor proporción al $K_{d(PAR)}$ fue la del fitoplancton, con un porcentaje medio del 0,03 %.

Discusión

La atenuación de la luz aumenta por la resuspensión de sedimentos durante la circulación del agua, o por la entrada de ríos o quebradas que aportan gran cantidad de material en suspensión (Wetzel, 2001), lo que explica que en las estaciones Chico arriba, río Grande y Las Ánimas se presentaran los mayores $K_{d(PAR)}$. Incluso las aguas naturales más prístinas no son ópticamente puras, pues invariablemente contienen altas concentraciones de partículas minerales provenientes de la tierra o de los sedimentos del fondo, del fitoplancton, las bacterias, las células muertas y los fragmentos de células, todos los cuales dispersan la luz (Kirk, 2011).

Los SS_{tripton} fueron la variable que más aportó al $K_{d(PAR)cal}$, excepto para la estación Las Ánimas donde el principal aporte lo realizó la Cl. a, con una contribución del 55,0 %. Según Kirk (1994; 2011), si en el seston, que incluye el fitoplancton y el tripton, el fitoplancton es bajo, entonces el espectro de la fracción particulada puede atribuirse al tripton, lo cual se ajusta a lo hallado en esta investigación. Las propiedades de absorción de la luz por el tripton han recibido poca atención debido a que son difíciles de cuantificar, pues en las concentraciones típicas, este material no absorbe luz sino que la dispersa intensamente, por lo que sus propiedades de absorción no pueden caracterizarse por espectrofotometría normal. Además, el tripton puede limitar la producción de fitoplancton por dos razones: 1) limita la luz disponible para la producción de fitoplancton (Lind, et al., 1992; Philips, et al., 1995), y 2) dependiendo de su composición puede presentar afinidad por algunos materiales disueltos que, así, dejan de estar disponibles para el fitoplancton (Edzwald, et al., 1976; Mayer, et al., 1987). En la estación Las Ánimas se encontró una baja concentración de tripton, lo que puede beneficiar la producción de fitoplancton, ya que, aunque en poca proporción, impide la penetración lumínica.

Según Tundisi & Matsumura-Tundisi (2008), en lagos con concentraciones de clorofila entre 10 y 20 mg/m^3 la atenuación vertical de la luz es dominada por el tripton, mientras que en lagos y represas con concentraciones de clorofila superiores a 20 mg/m^3 , como es el caso de la represa estudiada en todas sus estaciones, excepto en la Presa, se presentan coeficientes de atenuación vertical predominantemente influidos por el fitoplancton. No obstante, los datos hallados en esta investigación no concuerdan con esta propuesta, pues como se observa en la tablas 2 y 3, el fitoplancton como partícula fue el componente que menos aportó al $K_{d(PAR)}$ en todas las estaciones. ¿Por qué? Quizás porque la competición de los componentes no vivos del seston (tripton) por la energía radiante limitó la conversión de la energía solar a energía química por parte del fitoplancton, lo cual ocurre cuando las partículas minerales del tripton tienen poco color. Además, como menciona Kirk (1994; 2011), la cantidad de luz cosechada por el fitoplancton depende no sólo de la concentración de los pigmentos fotosintéticos presentes, sino también del tamaño y de la forma de las células o de las colonias de algas que lo contienen. Al respecto, Johnson & Vahos (2011) encontraron para este embalse un K_s (coeficiente de sombra dada por las algas) de 0,011 $m^2/mgCl. a$, muy similar al citado por Kirk (2011) como K_c y usado para calcular K_{p-fito} ($= Cl. a.K_c$) con un K_c de 0,014 $mgCl. a/m^2$. El valor de K_s hallado por Johnson & Vahos muestra que por m^2 de zona iluminada hay mucha clorofila (media = 392,5 $m^2/mgCl. a$) que puede impedir la entrada de luz incrementando el valor de $K_{d(PAR)}$, lo cual dependerá del tamaño de las algas y de la forma en que estén empaquetadas las unidades de clorofila. Los autores hallaron, además, que en el embalse Río Grande II

la clorofila está contenida en células grandes (*Ceratium furcoides*, *Staurastrum paradoxum*, *Schroederia setigera*, *Ulnaria ulna*), o se reúne en paquetes grandes con células voluminosas en su interior (*Microcystis aeruginosa*, *M. wesenbergii*) que, a pesar de la alta cantidad de clorofila, no consiguen atenuar suficientemente la entrada de luz por los bajos valores de K_s , lo cual confirma la poca importancia del fitoplancton como partícula en la extinción de luz en todas las estaciones del embalse.

Aunque la clorofila *a* es uno de los principales factores que intervienen en la atenuación de la luz, cada vez se identifican más sistemas en los que los SS_{tripton} son los mayores responsables de las variaciones en las características ópticas del agua (Weidemann, *et al.*, 1985; Effler & Owens, 1985; Effler, *et al.*, 1987; Gerda & Achterberg, 1992). En un estudio realizado en el lago Okeechobee en Florida, se demostró que el tripton era el constituyente atenuante responsable de las diferencias sustanciales en K_d de estas cuencas, y de las principales variaciones temporales observadas en dichas características ópticas en la mayoría de las cuencas bajo estudio. Estas partículas inorgánicas llegan directamente desde los afluentes de la cuenca a la columna de agua, particularmente durante las crecientes, o por resuspensión de los sedimentos (Philips, *et al.*, 1995).

Actualmente, varios trabajos cuestionan el valor de la constante (1,70) de Poole & Atkins (1929), originado a partir del producto $Dsd \cdot K_d$. Vollenweider (1969) estimó este producto como 2,2, Rull, *et al.* (1984) como variable entre 0,6 y 2,3, y Margalef (1983) entre 1,7 y 2,9. Para Koenings & Edmundson (1991), el valor de $Dsd \cdot K_d$ osciló entre 1,3 para lagos turbios (como el embalse Riógrande II) y 3,0 para lagos húmicos, es decir, que su valor es una función del tipo de agua considerada. Para 100 embalses españoles, Margalef, *et al.*, 2003 encontraron que el producto mudaba entre 1,7 y 2,3. Durante el periodo 1995-2001 Armengol, *et al.* (2003) estimaron en este mismo embalse un valor alternante entre 1,63 (en 1998) y 1,88 (en 1997) para la constante en el intervalo 1997-2001, con un valor medio de 1,78, muy cercano al citado por la mayoría de los autores como correspondiente a la constante de Poole & Atkins (1,7). Para el embalse Riógrande II, se obtuvo una constante de 1,32 (Figura 5), valor similar al hallado en varios embalses catalanes, como el de Susqueda con 1,34, el de Sau con 1,23 y el de Rialb con 1,22, todos en el intervalo de aguas turbias de Koenings & Edmundson (1991).

Como puede verse en la figura 5, la ecuación obtenida para el cálculo del $K_{d(\text{PAR})}$ en el embalse Riógrande II es de tipo exponencial negativo y bastante cercana a la obtenida por Poole & Atkins en ecosistemas marinos. En nuestro caso, el K_d y la Dsd se relacionaron mediante la ecuación $K_{d(\text{PAR})} = 1,32Dsd^{-0,93}$. En esta ecuación consideramos que Dsd explicaba el 62,4 % de los cambios en el $K_{d(\text{PAR})}$, y que restaba por explicar un 36,6 %, posiblemente debido a otros factores

como la turbidez, el color y las sustancias húmicas, los cuales no se evaluaron en esta investigación y de hecho afectan el fenómeno estudiado. No obstante, debe considerarse que este porcentaje de incertidumbre puede deberse también a errores en la medición de Dsd o a la incertidumbre inherente a su estimación. Sin embargo, la pequeña desviación del exponente de la ecuación con respecto a la unidad (= 0,07), sugiere que la estimación de dichos factores no mejoraría en mucho la *ya* lograda.

En muestreos mensuales efectuados en el periodo 2000-2001 para el embalse de Sau, Armengol, *et al.* (2003) hallaron valores de $K_{d(\text{PAR})}$ entre 0,34 m^{-1} (en el 2001) y 1,71 m^{-1} (en el 2000). Para la Bahía de Tampa en Florida, Chen, *et al.* (2007) proponen un valor de 1,04 m^{-1} . En muestreos realizados durante el verano de 2002 en los 21 embalses españoles, Ordoñez (2003) encontró valores de $K_d(\text{PAR})$ que variaron entre 0,3 m^{-1} , en los embalses de Baells, Escalles y Siurana, 1,9 m^{-1} en Terradets, y 3,2 m^{-1} en el embalse de Foix (valor catalogado como atípico por el autor). En el caso del embalse Riógrande II, se obtuvo un $K_{d(\text{PAR})}$ de 1,32 m^{-1} , relativamente cercano a la mayoría de los valores citados.

Clasificación óptica de Riógrande II

Desde el punto de vista óptico, las aguas del embalse Riógrande II pueden clasificarse en el sistema de Kirk (1980) como pertenecientes al tipo T, es decir aguas en las que la fracción particulada consiste principalmente de material inanimado (tripton), el cual absorbe más luz en todas las longitudes de onda que la fracción soluble; son aguas turbias con grandes cantidades de material suspendido en forma de partículas de lodo y en las que la alta turbidez se debe al tripton y la mayoría de los cuantos son absorbidos por la fracción inorgánica particulada. La clasificación en este tipo óptico se confirma por: 1) la alta turbidez media del sistema (media = $18,8 \pm 13,8$ NTU, $n = 35$) (Porrás-Zapata, *et al.*, 1997), que en el embalse es el factor físico más que la biomasa fitoplanctónica, la cual impide la penetración de la luz; 2) por la mayor contribución del K_d parcial correspondiente a la fracción de SS_{tripton} a la atenuación total de la luz en todas las estaciones (79,3 % para río Grande, 68,4 % y 66,3 % para Chico abajo y Chico arriba, respectivamente). Estos porcentajes son similares a los presentados por otros cuerpos de agua del mismo tipo citados por Kirk, (1994, 2011), como el lago George en Uganda (fracción soluble: 8,3%, fracción particulada: 79,3 %), el Georgetown Billabong (fracción soluble: 7,5 %, fracción particulada: 86,6 %) y el embalse de Lake Burley Griffin (fracción soluble: 22,2 %, fracción particulada: 58,4 %), y 3) por la similitud del valor del producto $Dsd \cdot K_{d(\text{PAR})} = 1,32$ en Riógrande II, con los valores citados por Koenings y Edmundson (1991) para aguas turbias (1,24). Sin embargo, vale la pena considerar que una vez estimada la contribución del K_G al $K_d(\text{PAR})$, es posible que el embalse pueda clasificarse como GT.

En el sistema propuesto por **Morel & Prieur** (1977), refinado posteriormente por **Gordon & Morel** (1983), las aguas del embalse encajan en el caso 2, en el que el fitoplancton y sus productos derivados pueden o no estar presentes en cantidades significativas y la principal contribución a las propiedades ópticas del cuerpo de agua provienen de los sedimentos resuspendidos desde las orillas del embalse, o de las partículas y el material coloreado disuelto proveniente de la escorrentía de los ríos entrantes o de las descargas industriales. **Johnson & Vahos** (2011) hallaron para la razón entre producción y respiración un valor medio de 1,61, que muestra claramente un desequilibrio entre el material producido por fotosíntesis y el que es eliminado o consumido por la respiración. Esta condición implica que por mucho que el sistema respire, no alcanza a consumir el exceso de entropía que le llega de los alrededores de la cuenca, lo que corrobora el ajuste de las aguas del sistema al caso 2. Vale la pena recordar que la principal práctica económica en la región donde está enclavado el embalse son los cultivos y la explotación lechera y porcina, actividades que demandan insumos que, debido a su manejo inadecuado, contaminan las fuentes de agua del embalse, principalmente con material inorgánico particulado. Además, en el río Chico se practica la minería de aluvión, lo que constituye una fuente importante de sedimentos para esta estación y para el embalse en general.

No obstante, no sobra mencionar que dado que los embalses son sistemas dinámicos, la pertenencia de un cuerpo de agua a uno u otro de los tipos de clasificación óptica establecidos por diferentes autores puede variar.

Conclusiones

Concluida esta investigación, se acepta parcialmente la previsión efectuada, ya que en la estación río Chico arriba se hallaron los mayores valores del K_{tripton} ($1,14 \text{ m}^{-1}$) y del $K_{\text{Cl. a}}$ ($0,49 \text{ m}^{-1}$), pero no valores altos de $K_{\text{p-fito}}$ ($0,0004 \text{ m}^{-1}$). Como se esperaba, en esta estación se encontró la mayor atenuación vertical de la irradiancia descendente ($K_{\text{d(PAR)}} = 1,72 \text{ m}^{-1}$) y la menor Dsd ($1,06 \text{ m}$) debido a las concentraciones más altas de Cl. a ($111,9 \text{ mg/m}^3$), SS_T ($16330,5 \text{ mg/m}^3$), $\text{SS}_{\text{tripton}}$ ($16319,3 \text{ mg/m}^3$), $\text{SS}_{\text{p-fito}}$ ($11,2 \text{ mg/m}^3$), lo que atenúa la penetración de la luz.

La ecuación para calcular el coeficiente de atenuación vertical de luz en el embalse Riógrande II fue $K_{\text{d(PAR)}} = 1,32D_{\text{sd}}^{-0,93}$. En esta ecuación Dsd explicó el 62,4 % de los cambios en el K_{d} , restando por explicar un 36,6 % que se debe a otros factores o a la incertidumbre en la medición de Dsd. Dada la poca desviación del exponente de la ecuación con respecto a la unidad ($= 0,07$), consideramos que la estimación de dichos factores no mejoraría en mucho el estimativo alcanzado.

Ópticamente el embalse se ajusta al tipo T y al caso 2 por ser un cuerpo de agua turbio en el que, a pesar de su condición eutrófica y su alta productividad, no fue el fitoplancton

sino el tripton la fracción que más atenuó (por dispersión) la penetración vertical de los quanta fotosintéticos. Finalmente, el $K_{\text{d(PAR)}}$ calculado para el embalse fue de $1,24 \text{ m}^{-1}$ y para cada estación fue de $1,01 \text{ m}^{-1}$; de $1,72$ y $0,95$ para las estaciones Chico arriba y Chico abajo, respectivamente, y para la estación Las Ánimas fue de $1,19$, y de $1,16 \text{ m}^{-1}$ para la estación río Grande.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

Agradecimientos

Al Comité de Investigaciones (CODI) de la Universidad de Antioquia por la financiación del proyecto inicial “Caracterización limnológica del embalse Riógrande II, Antioquia, Colombia” (código 418); a las Empresas Públicas de Medellín (EPPM) por el apoyo logístico, y al personal de apoyo del embalse por su constante colaboración. Igualmente, a Jaime Ordoñez por sus ideas y su apoyo.

Bibliografía

- American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA), Water Pollution Control Federation (WPCF).** (1995). Standard methods for the examination of water and wastewaters. 18th ed. Baltimore: United Book Press.
- Armengol, J. L. Caputo, M. Comerma, C. Feijoó, J.C. García, R. Marcé, Navarro, E., Ordóñez, J.** (2003). Sau reservoir's light climate: Relationships between Secchi depth and light extinction coefficient. *Limnetica*. **22**: 195-210.
- Clack, P.J & Williams, F.KL.** (1981). Turbidity and suspended solids: What's the difference? *Poll. Engin.* **13**: 43-44.
- Baker, K.S. & Smith, R.C.** (1979). Quasi-inherent characteristics of the diffuse attenuation coefficient for irradiance. *Soc. Photo-optical Instr. Engin.* **208**: 60-3.
- Bracchini, L., Dattilo, A.M., Hull, V., Loisel, S.A, Tognazzi, A., Rossi, C.** (2009). Modelling Upwelling Irradiance using Secchi disk depth in lake ecosystems. *J. Limnol.* **68**: 83-91.
- Chen, Z., Muller-Karger, F.E., Hu, C.** (2007). Remote sensing of water clarity in Tampa Bay. En J.T.O Kirk. (2011). Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 3rd ed. (Remote Sensing Environment **109**: 249-59). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cole, G.A.** (1983). Textbook of limnology. The C.V. Saint Louis: Mosby Company.
- Davies-Colley, R.J. & Vant, W.N.** (1988). Estimates of optical properties of water from Secchi disk depths. *Wat. Res. Bull.* **24**: 1329-35.
- Edzwald J.K., Toensing, D.C., Leung, M.C.** (1976). Phosphate adsorption reactions with clay minerals. *Environ. Sc. Tech.* **10**: 485-490.
- Empresas Públicas de Medellín (EPPM).** (1984). Proyecto de aprovechamiento múltiple del Río Grande. *Revista Empresas Públicas de Medellín.* **6**: 172.

- Empresas Públicas de Medellín (EPPM).** (1989). Evolución del desarrollo hidroeléctrico en el departamento de Antioquia. *Revista Empresas Públicas de Medellín*. **11**: 79-81.
- Effler, S.W. & Owens, E.M.** (1985). Impact of lake acidification on stratification. *Jour. Environ. Engin. Div. ASCE*. **111**: 822-832.
- Effler, S.W., Perkins, M.G., Greer, H., Johnson, D.L.** (1987). Effects of whiting on turbidity and optical properties in Owasco Lake, New York. *Wat. Res. Bull.* **23**: 189-196.
- Esteves, F.** (2011). *Fundamentos de Limnología*. Rio de Janeiro: Interciência.
- Franco-Velásquez, J.D., Toro-Botero, F.M., Gómez-Giraldo, A.** (2010). Efecto de la posición de la compuerta de captación sobre la estructura térmica de un embalse tropical. XXIV Congreso Latinoamericano de Hidráulica, Uruguay.
- Franco-Velásquez, J.D.** (2011). Modelación de la estructura térmica de un embalse ramificado mediante el análisis de los procesos físicos gobernantes. Aplicación al embalse multipropósito Riógrande II (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Colombia. Medellín.
- Gerda, M.D. & Achterberg, E.P.** (1992). Light climate in the water column of a shallow eutrophic lake (Lake Veluwe) in the Netherlands. *Arch. Hydrobiol.* **125**: 257-278.
- Gordon, H.R. & Morel, A.Y.** (1983). Remote Assessment of Ocean Colour for Interpretation of Satellite Visible Imagery. A Review. Springer, New York. En J.T.O Kirk. (2011). Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 3rd ed. p. 92-95. Cambridge: Cambridge University Press.
- Holmes, R.W.** (1970). The Secchi Disk in turbid coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* **15**: 688-694.
- Hutchinson, G.E.** (1957). *A Treatise on Limnology*, Vol. I. New York: Wiley.
- Johnson, J. & Vahos, R.** (2011). Clasificación trófica y cinética temporal de las razones P/B, P/R, R/B y PPN/PPB en la capa fótica de la presa de un embalse tropical eutrófico (Trabajo de grado). Universidad de Antioquia, Medellín.
- Kirk, J.T.O.** (1980). Spectral absorption properties of natural waters: contribution of the soluble and particulate fractions to light absorption in some inland waters of southeastern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* **31**: 287-96.
- Kirk, J.T.O.** (1985). Effect of suspensoids (turbidity) on penetration of solar radiation in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*. **125**: 195-208.
- Kirk, J.T.O.** (1986). Optical properties of picoplankton suspensions. En T. Platt, & Li W.K.W. (Eds.). *Photosynthetic picoplankton*. (pp. 501-520). *Can. Bul. Fish. Aq. Sc.* **214**.
- Kirk, J.T.O.** (1994). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kirk, J.T.O.** (2011). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Koenings, J. & Edmundson, J.** (1991). Secchi disk and photometer estimates of light regimes in Alaskan lakes: Effects of yellow color and turbidity. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 91-105.
- Lind, O.T., Doyle, R., Vodopich, D.S., Trotter, B.G. Limon, J.G., Davalos, L.** (1992). Clay turbidity: Regulation of phytoplankton production in a large, nutrient-rich tropical lake. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 549-565.
- Loaiza-Restano, A.M., Ramírez, J.J., Echenique, R.O., Vallejo, A., Ortiz, L.Y.** (2011). Dinámica espaciotemporal de cuatro especies de *Staurastrum* (Meyen, 1829; Emend. Ralfs, 1848) en el embalse Riógrande II (Antioquia), Colombia. *Oecol. Austr.* **15**: 726-746. doi:10.4257/oeco.2011.1503.22.
- Londoño, L.F & Villegas, M.V.** (1996). Uso y manejo de plaguicidas en la zona de influencia del embalse Riógrande II (Trabajo de Grado). Universidad Nacional de Colombia. Medellín.
- Margalef, R.** (1983). *Limnología*. Barcelona: Ediciones Omega, S.A.
- Margalef, R., Planas, D., Armengol, J., Vidal, A., Prat, N., Guiset, A., Toja, J., Estrada, A.** (1976). *Limnología de los embalses españoles*. Madrid: Dirección general. Obras Hidráulicas. MOPU.
- Mayer, L.M., Nirel, P., Thomas, A.J.** (1987). Sequential extraction techniques: Promises and problems. *Mar. Chem.* **22**: 313-341.
- Mazo, D.** (2008). Caracterización limnológica del Embalse Riógrande II (Antioquia, Colombia) (Trabajo de grado). Universidad de Antioquia. Medellín.
- Montes-Hugo, M.A., Álvarez-Borrego, S., Giles-Guzmán, A.D.** (2003). Horizontal sighting range and Secchi depth as estimators of underwater PAR attenuation in a coastal lagoon. *Estuaries*. **26**: 1302-1309.
- Morel, A., & Prieur, L.** (1977). Analysis of variations in ocean colour. *Limnol. Oceanogr.* **22**: 709-22.
- Palacio-Betancourt, H.** (2014). Dinámica espacio-temporal de las cianobacterias en el embalse Riógrande II (Tesis de doctorado). Universidad de Antioquia, Medellín.
- Phlips, E.J., Aldridge, F.J., Schelske, C.L. Crisman, T.L.** (1995). Relationships between light availability, chlorophyll *a* and tripton in a large shallow subtropical lake. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 421.
- Poole, H.H & Atkins, W.R.G.** (1929). Photo-electric measurement of submarine illumination throughout the year. *J. Mar. Biol. Ass.* **16**: 297-324.
- Porras-Zapata, P., Betancourt-Ángel, A., Molina-Arredondo, A.M., Lopera-Pérez, J.D., Agudelo-García, R.A.** (1997). El recurso agua como elemento ordenador del territorio: zona de influencia del embalse Riógrande II. (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Preisendorfer, R.W.** (1986). Secchi disc science: Visual optics of natural waters. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 909-926.
- Reynolds, C.S.** (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Reynolds, C.S.** (1979). The limnology of the eutrophic meres of the Shropshire-Cheshire Plain: A review. *Field Studies*. **5**: 93-173.
- Roldán, G. & Ramírez, J.J.** (2008). Fundamentos de Limnología Neotropical. 2^a ed. Medellín: Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Católica de Oriente, Universidad de Antioquia.
- Rull, V., Vegas, T., Navarro, J.** (1984). Extinción de la luz en los embalses españoles. Relaciones con la concentración de clorofila y las partículas en suspensión. *Oecol. Aq.* **7**: 25-36.
- Sartory, D. & Grobbellar, J.** (1984). Extraction of Chlorophyll *a* from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*. **114**: 177-187.
- Smith, L.M., Engle, V.D., Summers, J.K.** (2005). Assessing water clarity as a component of water quality in Gulf of Mexico estuaries. *Environ. Monit. Ass.* **115**: 291-305.
- Tundisi, J. & Tundisi, T.M.** (2008). *Limnologia*. São Paulo: Oficina de Textos.
- Tyler, J.E.** (1968). The Secchi disc. *Limnol. Oceanogr.* **13**: 1-6.
- Vant, W.N. & Davies-Colley, R.J.** (1984). Factors affecting clarity of New Zealand lakes. *New Zeal. J. Mar. Freshwat. Res.* **18**: 363-77.
- Vant, W.N. & Davies-Colley, R.J.** (1988). Water appearance and recreational use of 10 lakes of the North Island (New Zealand). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23**: 611-15.
- Vergara, A.** (2011). Estudio autecológico de *Schroederia setigera* en un embalse ecuatorial (Trabajo de grado). Universidad de Antioquia. Medellín.
- Vollenweider, R. (ed.)**. (1969). *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. Oxford y Edinburgo: Blackwell.
- Weidemann, A.D., Bannister, T.T., Effler, S.W., Johnson, D.L.** (1985). Particulate and optical properties during CaCO₃ precipitation in Otisco Lake. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 1078-1083.
- Weidemann, A.D. & Bannister, T.T.** (1986). Absorption and scattering coefficients in Irondequoit Bay. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 567-583.
- Wetzel, R.G.** (2001). *Limnology*. W. B. 3rd ed. Philadelphia: Saunders Company.
- Zabala, A.M.** (2013). Evaluación del estado trófico del embalse Riógrande II (Antioquia, Colombia) a través del comportamiento espacial y temporal de los nutrientes (Trabajo de grado). Universidad de Antioquia. Medellín.

Caracterización genómica de la integración simultánea del virus de la inmunodeficiencia humana 1 y el virus linfotrópico humano tipo 1

Martha C. Domínguez, Lina Andrea Alzate, Felipe García-Vallejo*

Laboratorio de Biología Molecular y Patogénesis, Departamento de Ciencias Fisiológicas, Escuela de Ciencias Básicas, Facultad de Salud, Universidad del Valle, Campus de San Fernando, Cali, Colombia

Resumen

La selección de los sitios de integración del ADN retroviral en el genoma es crucial para moldear la dinámica de la infección. El objetivo de este estudio fue analizar la combinación específica de las características genómicas de la célula infectada que condicionarían la integración simultánea de ambos retrovirus. A partir de 203 secuencias de ADN humano vecinas a las repeticiones terminales largas (*long terminal repeat*, LTR) de ambos virus, depositadas en el GenBank, y mediante distintas herramientas computacionales, se hizo una simulación bioinformática para determinar la integración del VIH y el HTLV-1 en una extensión de 100 kb, así como la localización cromosómica del provirus, el número de genes, su proceso molecular y función asociada, las islas CpG, las secuencias Alu y los elementos nucleares dispersos largos (*long interspersed nuclear element*, LINE), y su expresión en poblaciones de linfocitos de los genes blanco de la integración. El 47,3 % de las integraciones de ambos virus se localizó en regiones ricas en elementos repetidos. La integración en los genes de la clase II ocurrió en los intrones ($p < 0,05$). Se observó una distribución cromosómica diferencial de ambos provirus en la que el HTLV-1 se localizó en regiones pericentroméricas y centroméricas, mientras que el VIH-1 lo hizo en zonas teloméricas y subteloméricas ($p < 0,001$). El ambiente común para la integración de los linfocitos en el genoma estuvo conformado por genes codificantes de proteínas de unión a moléculas y de transducción de señales, así como por un elevado número de islas CpG y de repeticiones Alu. A partir de la simulación bioinformática de la integración entre el VIH-1 y el HTLV-1, se aportó evidencia que sustenta la hipótesis de que una combinación específica de variables genómicas condicionaría el proceso de integración diferencial simultánea de ambos retrovirus.

Palabras clave: retrovirus, integración viral, linfocitos, islas de CpG, genes clase II, simulación por computador.

Genomic characterization of human immunodeficiency virus 1 and human T-lymphotropic virus 1 simultaneous integration

Abstract

The selection of retroviral cDNA integration sites in the human genome is a critical step to condition the dynamics of infection. The objective was to analyze the combination of genomic characteristics of infected cells that would condition the genomic profiles of HIV-1/HTLV-1 simultaneous integration. We carried out a computer simulation using 203 human genome sequences flanking 3'LTR of both retroviruses previously deposited in the GenBank, and applying several computational tools. The analyses were focused on determining the chromosomal integration, CpG islands, Alu sequences and the expression of integration target class II genes in lymphocytic populations in a 100 kb chromatin structure associated with simultaneous integration. We found 47.3% of simultaneous cDNA integrations localized in regions rich in repetitive elements. The rest of retroviral cDNA integrations occurred in class II gene introns ($p < 0.05$). We determined a differential chromosomal distribution for both types of provirus where HTLV-1 provirus were preferentially placed in pericentromeric and centromeric regions in contrast with HIV-1 distribution, which was registered in telomeric and subtelomeric zones ($p < 0.001$). The genomic environment of integration for both retroviruses was characterized by genes encoding molecular binding and signal transduction, as well as by high density of CpG islands and Alu sequences. The data resulting from the computer simulation did support the hypothesis that a combination of specific chromatin characteristics would determine the dynamics of HIV-1/HTLV-1 simultaneous integration process.

Key words: Retrovirus, provirus integration, lymphocytes, CpG island, class II genes, computer simulation.

Introducción

Las infecciones concomitantes por el virus de la inmunodeficiencia humana tipo 1 (VIH-1) y el virus linfotrópico humano tipo 1 (HTLV-1) constituyen problemas importantes de salud en aquellas zonas donde puede ocurrir la transmisión simultánea de ambos retrovirus (Casoli, *et al.*, 2007; Laurentino, *et al.*, 2005; Góngora-Bianchi, *et al.*, 2003; Brites, *et al.*, 1997). A pesar de los reportes sobre la infección concomitante en diferentes países, en Colombia no se han registrado oficialmente casos de infección simultánea con los dos virus en la costa del Pacífico, que es un área endémica para su circulación. Aunque la infección concomitante con ambos retrovirus se ha descrito epidemiológicamente en otros países, todavía existe controversia en torno a cuál es el efecto de la interferencia con la función inmunológica del paciente y el pronóstico de las enfermedades asociadas (Pilotti, *et al.*, 2013; Brites, *et al.*, 2011; Pedroso, *et al.*, 2011; Moriuchi, *et al.*, 1998; Lefrère, *et al.*, 1990).

La integración del ADN complementario (ADNc) viral en el genoma de las células infectadas es un paso necesario para la replicación del virus (Sierra, *et al.*, 2005; Hindmarsh & Leis, 1999). Así pues, la selección de los sitios aceptores para la integración en las células hospederas se convierte en un evento crucial tanto para el retrovirus como para el hospedero (Van Maele, *et al.*, 2006; Bushman, *et al.*, 2005). Este proceso favorece la expresión regulada de los genes virales (Derse, *et al.*, 2007; Mitchell, *et al.*, 2004). En el hospedero la integración puede causar efectos adversos como la activación de protooncogenes o la inactivación de genes celulares que alteran la homeostasis celular (Nienhuis, *et al.*, 2006). En este sentido, se ha reportado la activación de la inserción de oncogenes en varios casos de tratamiento con terapia génica (Biasco, *et al.*, 2012; Daniel, *et al.*, 2008). En uno de ellos se registró la integración de un vector retroviral terapéutico cerca del protooncogen LMO2, lo que contribuyó a la 'malignización' de las células T de varios pacientes sometidos a terapia génica para la deficiencia en la adenosina desaminasa (ADA) (Hacein-Bey-Abina, *et al.*, 2003).

Recientemente se ha informado que, aunque la mayor parte del genoma hospedero es potencialmente accesible para la integración retroviral, la selección del sitio blanco para dicho proceso no se da totalmente al azar (Debyser, *et al.*, 2015; Ambrosi, *et al.*, 2008). En este sentido, la disponibilidad de la información sobre la secuencia completa del genoma humano ha permitido hacer estudios a gran escala para la identificación de sitios de inserción retroviral (Derse, *et al.*, 2007; Bushman, *et al.*, 2005). Un hallazgo importante de estos estudios es que los retrovirus de distintos géneros

tienen diferentes estilos de integración, principalmente en las zonas con actividad transcripcional, en las islas CpG y en las secuencias Alu (Soto & García Vallejo, 2011; Salcedo-Cifuentes, *et al.*, 2011; Crise, *et al.*, 2006; Lewinski, *et al.*, 2006)

Actualmente la mayoría de los estudios sobre la infección concomitante con VIH-1 y HTLV-1 se han centrado en sus efectos sobre la carga proviral y la viral, la expresión de los genes virales y en la posible aceleración de la enfermedad (Pedroso, *et al.*, 2011; Casoli, *et al.*, 2007; Laurentino, *et al.*, 2005). Sin embargo, hasta el momento no se han analizado las características de las regiones del genoma humano donde ocurre la integración simultánea de los dos retrovirus y sus potenciales efectos en el desequilibrio de la homeostasis de la célula infectada. En este trabajo se hizo una simulación bioinformática para conocer más detalladamente las características de las regiones del genoma donde ocurren con bastante frecuencia integraciones simultáneas de VIH-1 y HTLV-1; además, se simuló su efecto en la expresión de los genes de la clase II que han sido blanco de integración en diferentes poblaciones de linfocitos. Como hipótesis de trabajo se propuso que diferentes variables genómicas estructurales y funcionales condicionarían un comportamiento diferencial en la expresión global, el cual alteraría la homeostasis de las poblaciones de los linfocitos T-CD4+ y T-CD8+ en humanos infectados.

Materiales y métodos

Obtención de secuencias del genoma humano adyacentes a los provirus del VIH-1 y el HTLV-1

De las 464 secuencias del genoma humano que flanquean los provirus del VIH-1 de las células T CD4+ obtenidas de pacientes naturalmente infectados y reportadas por Ikeda, *et al.* (2007), se tomaron 130 (28 %) de la base de datos del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>), utilizando la función ALEATORIO.ENTRE del programa Microsoft Excel. Los códigos de identificación de estas secuencias en el GenBank son los siguientes: AB256169, AB25616, AB256164, AB256161, AB256156, AB256151, AB256148, AB256144, AB256135, AB256126, AB256111, AB256130, AB256140, AB256134, AB256131, AB25611, AB256108, AB256099, AB256086, AB256122, AB256093, AB256104, AB256074, AB256051, AB256061, AB256070, AB256057, AB25608, AB256090, AB256066, AB256504, AB256485, AB256478, AB256498, AB256511, AB256493, AB25645, AB256447, AB256422, AB256438, AB256414, AB256458, AB256453, AB256433, AB256411, AB256399, AB256381, AB256392, AB256406, AB256386, AB25637, AB256343, AB256367, AB256351, AB256324, AB256358, AB256375, AB256332, AB256311, AB256316, AB256296, AB256292, AB256305, AB256263, AB256283, AB256270, AB256276, AB256255, AB256258, AB256242, AB256237, AB256236, AB256241, AB256252, AB256246, AB256231, AB256225, AB256215, AB256222, AB256228, AB256235,

*Correspondencia:

Felipe García Vallejo, labiomol@gmail.com

Recibido: 14 de enero de 2015

Aceptado: 6 de abril de 2014

AB256204, AB256199, AB256194, AB256202, AB256207, AB256218, AB256176, AB256189, AB256181, AB256186, AB256192, AB256211, AB256173, AB256174, AB256170, AB256163, AB256159, AB256197, AB256097, AB256152, AB256050, AB256071, AB256111, AB256183, AB256091, AB256494, AB256434, AB256454, AB256414, AB256179, AB256474, AB256335, AB256393, AB256394, AB256374, AB256334, AB256275, AB256314, AB256294, AB256313, AB256333, AB256293, AB256273, AB256239, AB256253, AB256256, AB256214, AB256234, AB256174, AB256233, AB256194, AB256193, AB256213.

Para el HTLV-1 se incluyeron, en su orden, las secuencias cuyos códigos en el GenBank iban del AB114390 al AB114357 (Ozawa, *et al.*, 2004), y del AY003899 al AY003886 (Cavrois, *et al.*, 2000). Además, se seleccionaron las secuencias S80210, S80212 y S80213 (Cavrois, *et al.*, 1995) y las AF228939 y DX597296 (Mortreux, *et al.*, 2001). Se incluyeron, igualmente, 74 secuencias del genoma humano que flanquean repeticiones terminales largas (*long terminal repeats*, LTR), las cuales se obtuvieron mediante reacción en cadena de la polimerasa con transcripción inversa (RCP-TI) de sujetos seropositivos para el HTLV-1 provenientes de diferentes áreas de la costa pacífica colombiana (Cabrera, *et al.*, 2004).

Alineamiento de las secuencias del genoma humano

Las secuencias de nucleótidos que flanquean las LTR de ambos tipos de provirus, se alinearon con aquellas del genoma humano (versión hg18) utilizando el programa BLASTn (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>). Con este procedimiento se encontraron 203 secuencias asignadas que reunieron los siguientes requisitos para ser consideradas como auténticos sitios de integración: (i) tener una secuencia de nucleótidos homóloga al terminal 3' LTR' del provirus del VIH-1 o el HTLV-1; (ii) tener al menos 95 % de identidad con secuencias del genoma humano versión hg18 que no presentasen discontinuidades; (iii) aparearse con una única secuencia del genoma humano cuyo porcentaje de identidad fuera el más alto registrado, y (iv) un tamaño mínimo de la secuencia seleccionada de 100 pares de bases.

Análisis bioinformático de las secuencias

Para las secuencias seleccionadas la información sobre algunas características estructurales y funcionales de la cromatina asociada a la integración simultánea de ambos retrovirus se extrajo mediante las herramientas computacionales disponibles en el sitio de Internet de acceso libre del *National Center for Biotechnology Information*, NCBI, (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) y del programa *Genome Browser* de la Universidad de California en Santa Cruz (<http://genome.ucsc.edu/>), también de acceso libre, en extensiones de los sitios de integración de 100 kpb. La información recolectada correspondió a la localización cromosómica, a los genes anotados (Refseq genes), a su función y proceso biológico, así como al contenido de islas

CpG, y de secuencias Alu y SINE, entre otras (Tabla 1). Además, se obtuvo información de otras bases de datos como *Gencard* (versión 2.39) (<http://www.genecards.org/cgi-bin/carddisp.pl>), *Gene Entrez* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ncbi/geneentrez>) y *Gene Ontology* (GO) (<http://www.geneontology.org/index.shtml>).

Se utilizó la herramienta MEME suite (*Multiple Em for Motif Elicitation*) (<http://nbc-222.ucsd.edu/meme/>) para obtener información de las secuencias motivo y las secuencias promotoras relacionadas con las integraciones provirales. La identificación de las secuencias promotoras en las que ocurrió la integración se obtuvo por similitud con las secuencias canónicas mediante el programa *Tomtom Motif Comparison Tool* (<http://meme.ebi.edu.au/meme/tools/tomtom>).

Distribución de la integración del VIH-1 y el HTLV-1 en el genoma humano

Para la distribución cromosómica de la integración de ambos retrovirus se tomó como referencia el patrón de bandas G y de interbandas propuesto por el Sistema Internacional para la Nomenclatura Citogenética Humana (*International System for Human Cytogenetic Nomenclature*, ISCN) (Simons, *et al.*, 2013). A partir de esta información y empleando la correspondiente aplicación en el *Genome Browser* de la Universidad de California en Santa Cruz (<http://genome.ucsc.edu/>), se obtuvieron los datos correspondientes a la banda o interbanda G. A las zonas del genoma donde se registraron frecuencias elevadas de integración simultánea se les denominó zonas calientes de integración.

Del conjunto de datos consignados por She, *et al.* (2009) en el *Gene Expression Omnibus* de la plataforma, cuyo código de acceso GEO era GSE16546, se obtuvieron los datos de expresión génica de las muestras GSM413325 y GSM413332 para los linfocitos activados T CD4+ y T CD8+, respetivamente. Los datos de intensidad se utilizaron para calcular el valor del puntaje Z correspondiente a los genes analizados aplicando la siguiente expresión:

$$\text{Puntaje Z} = \frac{[G1 \text{ intensidad} - \text{promedio de la intensidad de } G1 \dots Gn]}{DE (G1 \dots Gn)}$$

en donde G es el valor de la intensidad de fluorescencia de un gen dentro de la micromatriz, G1 . . . Gn representa el valor promedio de la intensidad de todos los genes en la micromatriz de ADN y DE, la desviación estándar.

Además, para cada uno de los genes en los que ocurrieron integraciones simultáneas se obtuvieron datos sobre el tamaño y el número de exones y el tamaño del ARN mensajero a partir del *Genome Browser*.

Análisis estadísticos

Se hizo un análisis ortogonal de varianza de los factores principales utilizando el programa STATISTICA 7 (StataSoft Inc.NJ), para determinar las diferencias estadísticas en

Tabla 1. Descripción de las diferentes características del genoma humano que flanquean los provirus del VIH-1 y el HTLV-1 en una extensión de 100 kb

Variable	Definición	Tipo
Cromosoma	Cromosoma en que se localizan las integraciones. Información obtenida de la base de datos del <i>Genome Browser</i> UCSD.	Cuantitativa
Locus	Ubicación de la secuencia en una banda o interbanda G del cromosoma de acuerdo con el ISCN ¹ .	Cualitativa
Integraciones	Número de integraciones de ADNc identificadas en cada cromosoma con porcentaje de homología ≥ 95 %	Cuantitativa
Islas CpG	Número de islas CpG en una ventana de apertura de 100 kb	Cualitativa
Secuencias Alu	Número de secuencias Alu en una ventana de apertura de 100 kb	Cuantitativa
Elementos LINE	Número de elementos LINE/L2 en una ventana de apertura de 100 kb	Cuantitativa
Repeticiones terminales largas	Número de repeticiones terminales largas en una ventana de apertura de 100 Kb	Cuantitativa
Genes ²	Número de genes en una ventana de apertura de 100 kb	Cuantitativa
Función molecular ²	Características relacionadas con la función molecular de los genes identificados alrededor de los sitios de integración a una ventana de apertura de 100 kb	Cualitativa
Proceso biológico ²	Proceso biológico en el que intervienen la proteínas codificadas por los genes identificados alrededor del sitio de integración a una ventana de apertura de 100 kb	Cualitativo
Índice centromérico	Relación entre la longitud del brazo corto y la longitud total del cromosoma	Cuantitativa
Similitud ³	Porcentaje de identidad entre la secuencia retada y la secuencia del genoma humano consignada en el GenBank	Cuantitativa

¹ *International System for Human Cytogenetic Nomenclature*

² Información obtenida de las bases de datos *GeneCard*, *Entrez Gene* y *Gene Ontology*

³ De acuerdo con el algoritmo aplicado en el BLASTn (kb), mil pares de bases.

el patrón de integración simultánea de los dos retrovirus. Posteriormente se obtuvieron las diferencias en el número de provirus del VIH-1 y el HTLV-1 dentro de cada uno de los cromosomas mediante la prueba de diferencias significativas mínimas de Fisher, así como de las diferencias en su localización cromosómica y su ubicación telomérica o pericentromérica.

Las diferencias estadísticas de cada uno de los retrovirus con el tipo de secuencia adyacente a la LTR proviral (unidades de transcripción y las distintas familias de elementos repetidos), y su frecuencia en el genoma humano (**International Human Genome Sequencing Consortium**, 2001; **Venter, et al.**, 2001), se calcularon con la prueba de ji al cuadrado, considerando como estadísticamente significativo un valor de p menor de 0,05. Posteriormente, se hizo una prueba exacta de Fisher con p menor de 0,05 para determinar las diferencias significativas con respecto a la función y los procesos biológicos asociados en aquellos genes localizados en las regiones genómicas en donde se determinó la integración del VIH-1 y el HTLV-1.

Resultados

Características de la integración del VIH-1 y el HTLV-1

De las 253 secuencias del genoma humano que flanquean las 3'LTR de los provirus del VIH-1 y el HTLV-1 escogidas, se obtuvieron 203 *hits* que coincidieron con regiones del

genoma cuyas similitudes fueron ≥ 95 % y cumplieron con los requisitos establecidos previamente; 109 de ellas correspondieron al VIH-1 y 94 al HTLV-1. De este total de secuencias, el 47,3 % incluyó elementos repetidos del tipo Alu/LINE, SINE (*short interspersed nuclear elements*) y LTR, mientras que el 52,7 % restante correspondió a genes humanos de la clase II de referencia.

En todos los cromosomas, con excepción del Y, se registraron integraciones de ambos retrovirus. Sin embargo, el 46,61 % de los provirus del HTLV-1 se localizó en los cromosomas 1, 2, 5, 11 y 18, mientras que el 36,48 % de los del VIH-1 se integró en los cromosomas 2, 7, 12 y 17. Un análisis de los grupos evidenció patrones de integración diferentes para cada tipo de virus (prueba DMS = 5,77, gl: 46, p < 0,05) y entre cromosomas (ANOVA: p=0,04) (Figura 1).

Se determinó la existencia de un proceso de exclusión cromosómica en la integración de ambos retrovirus en la muestra estudiada, lo que en el caso del HTLV-1 ocurrió en el cromosoma 18 (6 provirus), en tanto que en el caso del VIH-1 ocurrió en el cromosoma 17 (7 provirus) y en el 13 (1 provirus). Sin embargo, el 57,6 % (117/203) de las integraciones del VIH-1 y el HTLV-1 ocurrieron en los cromosomas 1 (10,90 %), 2 (10,32 %), 3 (6,10 %), 4 (6,10 %), 5 (5,63 %), 6 (7,05 %), 11 (6,10 %) y 12 (5,63 %), y en el resto fue variable. Los provirus del HTLV-1 se distribuyeron más frecuentemente en grupos, con una tendencia a la localización

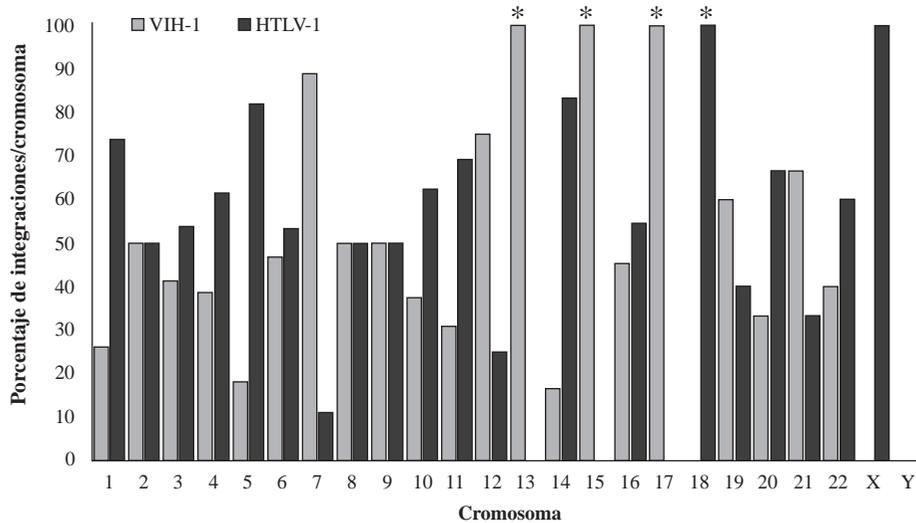


Figura 1. Distribución del número de provirus VIH-1 y HTLV-1 en los 24 cromosomas humanos de células infectadas. Los cromosomas marcados con asteriscos corresponden a los que registraron diferencias estadísticamente significativas entre los dos tipos de provirus (prueba de diferencias mínimas significativas; $p < 0,01$). Los cromosomas señalados con flechas corresponden a aquellos en los que ocurrió integración exclusiva de uno de los retrovirus.

en regiones pericentroméricas (prueba de ji al cuadrado: $gl:1$; $p < 0,05$), mientras que la distribución del VIH-1 se concentró preferencialmente en los telómeros (prueba de ji al cuadrado: $gl:1$; $p < 0,05$).

Comparación de la distribución de la integración del VIH-1 y el HTLV-1 en el genoma humano

La clasificación de los elementos repetidos no codificantes asociados a los sitios de integración simultánea reveló que las secuencias de la familia SINE (73,8 %) y LINE (36,7 %) predominaban. En las SINE, las secuencias Alu correspondieron al 68,0 %, mientras que en las LINE, las de la familia L2 correspondieron al 7,3 %. El resto de elementos pertenecían a las LTR, los transposones ADN y las repeticiones simples (Figura 2).

Con el objetivo de definir si existía una integración que no respondiera al azar en el genoma de los linfocitos humanos de ambos provirus, se aplicó la prueba de ji al cuadrado para analizar la distribución de la integración en los tipos de secuencias codificantes y no codificantes, así como en las repetidas obtenidas en este trabajo, y la de aquellas reportadas previamente para el total del genoma. En su conjunto, se observaron diferencias estadísticamente significativas entre la proporción del genoma humano que contiene ambos provirus y las secuencias codificantes (genes de clase II) y los elementos repetidos de la clase SINE, especialmente de la familia Alu, con el total del genoma (Tabla 2).

Distribución funcional de los genes adyacentes a los sitios de integración del VIH-1 y el HTLV-1

Del total de secuencias analizadas, el 52,7 % (107/203) correspondió a genes humanos clasificados en las diferentes categorías de *Gene Ontology*. Con respecto a su

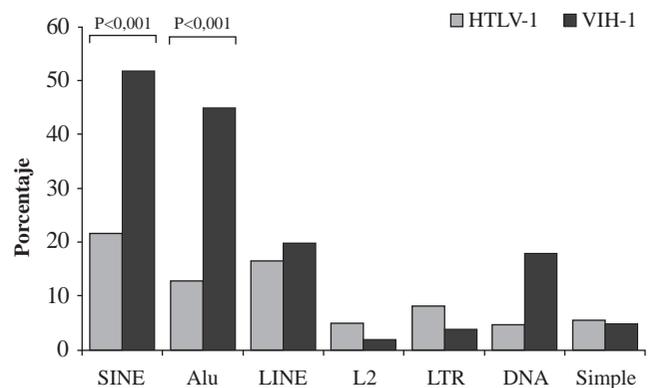


Figura 2. Diferencias entre la distribución porcentual de los distintos elementos repetidos del genoma humano asociado a la integración simultánea del VIH-1 y el HTLV-1. Se muestran los valores de significancia estadística para las secuencias SINE, y dentro de estas, las secuencias Alu. (SINEs), elementos nucleares dispersos cortos (*Short Interspersed Nuclear Element.*) (Alu), secuencia repetida obtenida por acción de la endonucleasa de restricción Alu I. (LINEs), Elementos nucleares dispersos largos (Long Interspersed Nuclear Element). (LTR), repeticiones terminales largas. (ADN), transposones de ADN.

función molecular, no hubo diferencias estadísticamente significativas (prueba de ji al cuadrado: $gl:3$; $p > 0,05$); las categorías funcionales más representativas fueron la unión a moléculas (52,4 %) y las enzimas que participan en varios procesos metabólicos (21,5 %) (Figura 3A).

Con relación a los procesos moleculares, tampoco se encontraron diferencias significativas entre los dos virus en cuanto a la transducción de señales y la expresión de genes; sin embargo, en el caso de los genes asociados con el

Tabla 2. Características generales y correlación de las secuencias homólogas con las secuencias en estudio. Los datos de los porcentajes de genes y elementos repetidos en el genoma humano se tomaron de **Venter, et al., 2001** y del **International Human Genome Sequencing Consortium, IHGSC, 2001**.

Tipo de secuencia	Porcentaje en el genoma humano	Porcentaje en los sitios de integración
Genes de la clase II ^s	33	69
Alu ^s	10,6	18,9
Mir	2,2	0,7
LINE	20,0	17
Elementos de ADN	2,8	2,2
Elementos de las repeticiones terminales largas (retrovirus endógeno humano, HERV)	8,3	3,7

^s Estadísticamente significativo según la prueba de ji al cuadrado de dos proporciones independientes

metabolismo se determinaron diferencias estadísticamente significativas entre ambos virus (prueba de ji al cuadrado: $gl:1;p<0,05$) (Figura 3B).

Características de la integración del HTLV-1 y el VIH-1 en zonas del genoma asociadas a los genes de clase II

El 56,9 % de las integraciones del VIH-1 ocurrió en genes de clase II codificantes para proteínas. Es interesante anotar que el 87,1 % del total de estas integraciones se registró en intrones ($p<0,001$). El 42,6 % de las integraciones del ADNc de HTLV-1 se detectó en genes clase II, y de estas el 67,5 % se ubicó en intrones ($p<0,001$). Se determinaron diferencias estadísticamente significativas en el número de intrones en los que ocurrió la integración simultánea de los correspondientes ADNc virales. Se obtuvo una mayor frecuencia de integración de intrones en el VIH-1 que en el HTLV-1 (prueba de ji al cuadrado: $p<0,05$). Ningún provirus del VIH-1 se integró en elementos promotores del ARN polimerasa II, en contraste con los del HTLV-1, en el que el 20 % (8/40) correspondió a la integración en estas secuencias.

En general, se determinó que solamente se presentaron diferencias significativas en los tamaños de los genes asociados a las integraciones del VIH1 y el HTLV-1 ($p<0,05$), en contraste con el número de exones por gen y el tamaño de su correspondiente ARN mensajero.

Efecto en la expresión de los genes blanco de la integración del VIH-1 y el HTLV-1 en el ADN de diferentes poblaciones de linfocitos

Con el objetivo de analizar detalladamente las características de la integración simultánea del VIH-1 y el HTLV-1 en las distintas poblaciones de linfocitos, así como los efectos de la inactivación de los genes generados por la integración del ADNc de ambos retrovirus, se estudió la integración simultánea del VIH-1 y el HTLV-1 expresada conjuntamente en células T CD4+ y CD8+ normales. En el análisis de 40 genes asociados con la integración del HTLV-1, 16 (40,0 %) se expresaron en alguna de las dos poblaciones de linfocitos, en contraste con 29 (48,8 %) del VIH-1. Del total de genes en los que ocurrió la integración tanto del VIH-1 como del HTLV-1, el 15,7 % se expresó simultáneamente en algunas de las dos poblaciones de linfocitos no infectados por ambos retrovirus (Tabla 3).

De acuerdo con el cálculo del puntaje Z, los genes CD46, SNAP23, ATRX, IQGAP1 e IFLR3 tuvieron los valores de expresión más elevados en las dos poblaciones linfocitarias analizadas (Figura 4). Es importante destacar que la integración del ADNc de ambos retrovirus en estos genes promueve la inactivación de su transcripción y produce efectos sobre la homeostasis de los linfocitos T4 y T8, afectando la expresión global de los genes en algunas de las rutas metabólicas comunes.

Entre los genes que presentaron el nivel de expresión más elevado estuvo el que codifica la proteína CD46. Esta molécula es un regulador del complemento que tiene funciones importantes relacionadas con la respuesta inmunológica. La proteína CD46 actúa como receptor de patógenos y es un potente estimulador de la respuesta de los linfocitos TH1 (**Le Fric, et al., 2012**). En las células infectadas por el VIH-1 la expresión del gen viral Nef

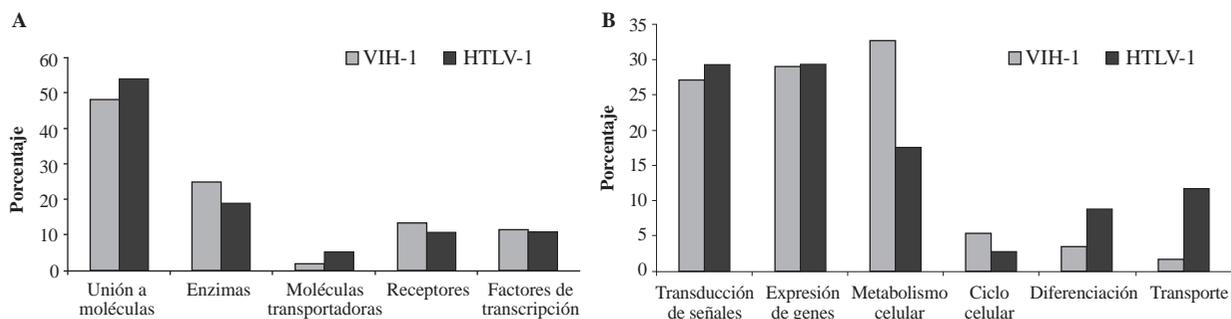


Figura 3. Distribución según el proceso molecular y funcional celular de los genes adyacentes a los sitios de integración simultánea del VIH-1 y el HTLV-1. (A). Proceso molecular. (B). Función molecular.

Tabla 3. Descripción de los genes de la clase II en los que ocurrieron integraciones simultáneas del ADN complementario del VIH-1 y el HTLV1

Gen	Nombre	Locus	Integración	Función
SPTLC2	Subunidad 2 de la serina palmitoil transferasa	14q24.3	Intrón	Actividad de transferasa
CD46*	Proteína reguladora de complemento CD46	1q32	Exón	Receptor
ELAVL2	Antígeno HUB	9p21	Intrón	Actividad de transferasa
FBXL2	Proteína 2 de cajas F rica en repeticiones de leucina	3p22.3	Intrón	Unión a proteína
SEPT	Septina 10	2q13	Intrón	Receptor
GPR125	Receptor 125 acoplado a la proteína G	4p15.2	Intrón	Unión a proteína
UBE4B	Factor 2B de ubiquitinación	1p36.3	Intrón	Transducción de señales
PPP1R12A	Subunidad reguladora 12A de la proteína fosfatasa	12q15	Exón	Unión a proteína
SNAP23	Proteína de 23 KDa asociada al sinaptosoma	15q14	Intrón	Unión a proteína
MEMO1	Mediador de la motilidad celular	2p22-p21	Intrón	Unión a proteína
ATRX	Síndrome de la alfa talasemia y retraso mental ligado al cromosoma X	Xq21.1	Intrón	Unión a proteína
BUB1	Homólogo 1 de gemación inhibida por benzimidazoles	2q14	Exón	Unión a proteína
STK39	Serina treonina cinasa 39	2q24.3	Exón	Unión a proteína
IQGAP1	IQ motivo de la proteína activadora de GTPasa	15q26.1	Intrón	Unión a proteína
ARHGEF3	Factor de intercambio de guanina Rho	19p13.2	Intrón	Unión a proteína
ILF3*	Factor 3 de unión al factor incrementador de interleucina	3p21-p13	Intrón	Unión a proteína

* Interacciona con la proteína Tat del VIH-1

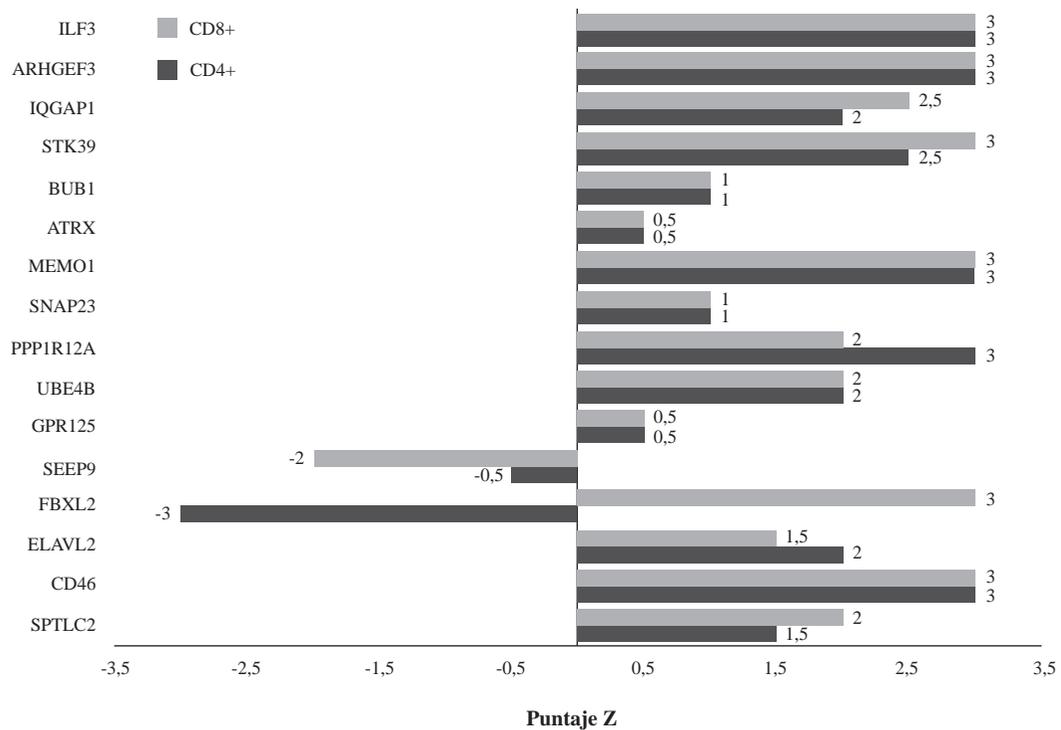


Figura 4. Distribución de los valores del puntaje Z de aquellos genes sobreexpresados o subexpresados en linfocitos TCD4+ y CD8+ que fueron blanco de integraciones del VIH-1 y el HTLV1. El cálculo del puntaje Z se hizo tomando los valores de la intensidad de la fluorescencia consignada en GEO para la micromatriz de ADN GSE16546 de las muestras GSM413325 y GSM413332 en los linfocitos activados T CD4+ y T CD8+, respectivamente.

promueve una baja regulación de la expresión de CD46 en la membrana plasmática, que afectaría la eficiencia de la infección (Haller, *et al.*, 2014).

Discusión

La evidencia científica acumulada en los últimos 10 años indica que la integración proviral tanto del VIH-1 como del HTLV-I no se produce al azar, pues en dicho proceso las características estructurales y funcionales de la cromatina adyacente a los provirus en la célula hospedera podrían desempeñar un papel importante en la selección de los sitios de integración (Debyser, *et al.*, 2015; Lewinski, *et al.*, 2006; Hanai, *et al.*, 2004; Tsukasaki, *et al.*, 1997; Slattery, *et al.*, 1999).

A partir de la simulación por computador efectuada en este trabajo, se obtuvo información que sustenta la hipótesis de que durante la infección simultánea por el VIH-1 y el HTLV-1 una combinación específica de características de la cromatina configuraría un ambiente genómico propicio para el proceso de integración de los dos ADNc retrovirales. Así, la densidad de islas CpG, de genes y de elementos repetidos, principalmente de secuencias Alu, revelaría las zonas del genoma humano en las que se facilitarían la integración del VIH-1 y el HTLV-1. De esta manera se confirman resultados previos de varios investigadores sobre las infecciones causadas por una sola especie (Weber, *et al.*, 2014, Pavlice, *et al.*, 2001; Craig & Bickmore, 1994).

En estudios anteriores se ha puesto de manifiesto la importancia de la estructura de la cromatina en la integración de los retrovirus (Wu & Burgess, 2004; Rynditcha, *et al.*, 1998). Una conformación más relajada aumentaría la accesibilidad de los complejos de remodelación de la cromatina y del mismo complejo de preintegración proviral, variables que regularían la integración simultánea de los dos ADNc virales (Agbottah, *et al.*, 2006). Una pregunta importante acerca de la integración del ADNc retroviral se refiere a si con los cambios topológicos de la cromatina, se genera un nuevo posicionamiento de loci. Los resultados de la integración del VIH-1 en diferentes genes humanos han demostrado un nuevo posicionamiento de los provirus en el interior del núcleo. Estos datos sustentan la propuesta de que la integración retroviral puede generar alteraciones en la organización de la cromatina y tener un efecto potencialmente modulador de la estructura cromatínica de la célula hospedera (Nagel, *et al.*, 2012). Empleando la hibridación fluorescente *in situ* (FISH-3D), se ha demostrado que la integración proviral como factor epigenético podría estar implicada en la alteración de la función genómica (Gagniuc & Ionescu-Tirgoviste, 2013).

Los resultados estadísticos obtenidos para la muestra estudiada confirmaron las secuencias Alu como una de las variables que diseñarían el ambiente genómico preferido para la integración del ADNc retroviral. Varios de estos elementos han sido localizados en regiones teloméricas y

sensibles al tratamiento con desoxirribonucleasa I, regiones que según nuestros resultados serían las preferidas para la integración del VIH-1 en contraposición con la tendencia del HTLV-1 a ubicarse en las zonas pericentroméricas. Estos hallazgos concuerdan con resultados previos en otros modelos de infección con una sola especie de retrovirus en los que se demuestra que las regiones blanco de la integración son sensibles al tratamiento con esta enzima (Meekings, *et al.*, 2008; Ciuffi, *et al.*, 2006).

Las diferencias en los patrones de integración cromosómica de los dos retrovirus analizados estarían condicionadas por la dinámica de los telómeros durante el proceso de integración del VIH-1 y el HTLV-1. Aunque no hay información sobre el HTLV-1 en lo concerniente al efecto de la integración sobre los telómeros, en estudios anteriores se ha reportado que las poblaciones de linfocitos T de pacientes infectados por el VIH-1 sufren un acortamiento dinámico de sus telómeros, posiblemente debido a la expansión celular continua y prolongada que puede llevar a un agotamiento prematuro de la respuesta protectora antiviral y a una replicación senescente (Dagarag, *et al.*, 2004; Effros, *et al.*, 1996). Con base en los resultados obtenidos en este trabajo se podría sugerir que en las células del HTLV-1 infectadas por el VIH-1, el proceso de retrotransposición dependería de la disponibilidad de las zonas de cromatina internas debido a su tendencia a la concentración proviral no telomérica. Los telómeros son regiones dinámicas, compuestas por heterocromatina facultativa, que se activan o inactivan en fases definidas del desarrollo celular y que cambian activamente mediante la recombinación e integración de elementos transponibles (Riethman, 2008). Esta dinámica telomérica asociada a la integración diferencial observada condicionaría una integración del VIH-1 y el HTLV-1 estable en el tiempo (Nagel, *et al.*, 2012; Gagniuc & Ionescu-Tirgoviste, 2013).

En este estudio los resultados del análisis de la simulación por computador coincidieron con aquellos reportados experimentalmente en infecciones causadas por una sola especie en lo relacionado con la selección del sitio blanco de la integración en regiones del genoma que poseen una elevada densidad génica de islas CpG y secuencias Alu (Derse, *et al.*, 2007; Wang, *et al.*, 2007; Barr, *et al.*, 2006; Schroder, *et al.*, 2002). Las islas CpG pueden someterse a metilación, lo que podría generar modificaciones epigenéticas locales (Hochstein, *et al.*, 2007; Friedman, *et al.*, 2011). Las secuencias Alu representan entre el 5 y el 10 % del genoma humano y juegan un papel crucial en los distintos eventos de reordenamiento cromosómico, así como en la regulación génica, pues se asocian con genes esenciales (*housekeeping*) y se localizan en regiones con alto contenido de islas CpG (Kumar, *et al.*, 2007; Batzer & Deininger, 2002).

Además, las características funcionales de los genes localizados en la vecindad de los provirus del VIH-1 y el HTLV-1 coincidieron claramente con lo reportado en estudios previos en los que se plantea que los genes asociados con la

transducción de señales y los procesos metabólicos celulares actuarían en la regulación de la expresión génica y en el transporte de moléculas como procesos fundamentales en el establecimiento de una integración estable del VIH-1 y el HTLV-1 (Eller, *et al.*, 2007; Giri, *et al.*, 2006).

Se determinó que los genes SNAP23, CD46, ATRX, IQGAP1, e ILF3R, ELAVL2, TUSC3, FBXL2, COL18A1, SEPT y GPR125 tuvieron una sobreexpresión conjunta en células TCD4+ yCD8+. Es importante destacar que la integración del VIH-1 y el HTLV-1 en los genes antes referidos generaría la supresión de su transcripción y, por lo tanto, la alteración de los perfiles de transcripción de las células con infección concomitante; ello conllevaría a una perturbación importante de la homeostasis, lo que se podría correlacionar con el efecto sistémico generado por la infección simultánea.

La integración del ADNc de los retrovirus en el genoma de la célula hospedera es de por sí un factor epigenético que promueve una remodelación de la cromatina asociada y también puede generar efectos a distancia. Con base en la información obtenida en este trabajo, es posible proponer un modelo en el que la integración del VIH-1 y el HTLV-1 estaría condicionada por aquellas regiones de cromatina interfásica localizadas en los territorios cromosómicos ricos en secuencias Alu, islas CpG y genes de clase II. Por efecto de la integración, se inducirían procesos de remodelación de la cromatina en zonas con elevada frecuencia de integraciones simultáneas del VIH1 y el HTLV1. Sin embargo, este no sería el único mecanismo que explicaría los patrones de distribución de la integración registrados en este trabajo; otros procesos, como los eventos epigenéticos locales ya descritos, tendrían efectos reguladores sobre aquellas zonas de la cromatina interfásica caracterizadas por una gran densidad de islas CpG y de genes (de Jong, *et al.*, 2014). Sin embargo, y a pesar del volumen de evidencia científica que existe sobre este tema, faltan estudios que determinen cuál de todos los componentes que caracterizan los ambientes genómicos de la integración simultánea serían los principales efectores que influenciarían la dinámica total de este proceso.

Conflicto de intereses

Los autores declaramos que no existe ningún conflicto de intereses con respecto a los resultados de este trabajo.

Agradecimientos

El proyecto fue financiado por el Programa de Jóvenes Investigadores de Colciencias y como resultado de la convocatoria interna de la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad del Valle (código Cicop.1728-2013).

Bibliografía

Ambrosi A., Cattoglio C., Di Serio C. 2008. Retroviral integration process in the human genome: Is it really non-random? A new statistical approach. *PLoS Comput. Biol.* **4**: e1000144.

- Barr S., Ciuffi A., Leipzig J., Shinn P., Ecker J., Bushman F. 2006. HIV Integration site selection: Targeting in macrophages and the effects of different routes of viral entry. *Mol. Ther.* **14**: 218-25.
- Batzer M.A. & Deininger P.L. 2002. Alu repeats and human genomic diversity. *Nat. Rev. Genet.* **3**: 370-9.
- Biasco L., Baricordi C., Aiuti A. 2012. Retroviral integrations in gene therapy trials. *Mol. Ther.* **20** (4): 709-16.
- Brites C., Sampalo J., Oliveira A. 2009. HIV/human T-cell lymphotropic virus coinfection revisited: Impact on AIDS progression. *AIDS Rev.* **11** (1): 8-16.
- Brites C., Harrington Jr. W., Pedroso C., Netto E.M., Badaró R. 1997. Epidemiological characteristics of HTLV-I and II coinfection in Brazilian subjects infected by VIH-1. *Braz. J. Inf. Dis.* **1**: 42-7.
- Bushman F., Lewinski M., Ciuffi A., Barr S., Leipzig J., Hannehalli S., *et al.* 2005. Genome-wide analysis of retroviral DNA integration. *Nat. Rev. Microbiol.* **3**: 848-58.
- Cabrera-Moncayo J., Hiroshi M., Cerón F., Castillo A., Baba M., Akiba S., *et al.* 2004. Características moleculares de los sitios de integración del virus linfotrópico humano tipo I en linfocitos naturalmente infectados. *Rev. Asoc. Col. Cienc. Biol.* **16**: 91-98.
- Casoli C., Pilotti E., Bertazzoni U. 2007. Molecular and cellular interactions of VIH-1/HTLV coinfection and impact on AIDS progression. *AIDS Rev.* **9**: 140-9.
- Cattoglio C., Pellin D., Rizzi E., Maruggi G., Corti G., Miselli F., *et al.* 2010. High-definition mapping of retroviral integration sites identifies active regulatory elements in human multipotent hematopoietic progenitors. *Blood.* **116**: 5507-17.
- Cavrois M., Gessain A., Gout O., Wain-Hobson S., Wattel E. 2000. Common human T cell leukemia virus type 1 (HTLV-1) integration sites in cerebrospinal fluid and blood lymphocytes of patients with HTLV-1-associated myelopathy/tropical spastic paraparesis indicate that HTLV-1 crosses the blood-brain barrier via clonal HTLV-1-infected cells. *J Infect Dis.* **182**: 1044-50.
- Cavrois M., Wain-Hobson S., Wattel E. 1995. Stochastic events in the amplification of HTLV-I integration sites by linker-mediated PCR. *Res Virol.* **146**: 179-8.
- Ciuffi A., Mitchell R., Hoffmann C., Leipzig J., Shinn P., Ecker J., Bushman F. 2006. Integration site selection by HIV-based vectors in dividing and growth-arrested IMR-90 lung fibroblasts. *Mol. Ther.* **13**: 366-73.
- Craig J. & Bickmore W. 1994. The distribution of CpG in mammalian chromosome. *Nature Genet.* **7**: 376-82.
- Crise B., Y. Li C., Yuan D.R., Morcock D., Whitby D.J., Munroe L.O., *et al.* 2006. Simian immunodeficiency virus integration preference is similar to that of human immunodeficiency virus type 1. *J. Virol.* **79**: 12199-204.
- Dagarag M., Evazyan T., Rao N., Effros R.B. 2004. Genetic manipulation of telomerase in HIV-specific CD8+ T cells:

Enhanced antiviral functions accompany the increased proliferative potential and telomere length stabilization. *J. Immunol.* **173**: 6303-11.

- Daniel R. & Smith JA.** 2008. Integration site selection by retroviral vectors: Molecular mechanism and clinical consequences. *Hum. Gene Ther.* **19**: 557-68.
- Debysen Z., Christ F., De Rijck J., Gijssbers R.** 2015. Host factors for retroviral integration site selection. *Trends Biochem.* **40**: 108-16
- Derse D., Crise B., Li Y., Princler G., Stewart C., Connor F., et al.** 2007. HTLV-1 integration target sites in the human genome: Comparison with other retroviruses. *J. Virol.* **81**: 6731-41.
- Effros R.B., Allsopp R., Chiu C.P., Hausner M.A., Hirji K., Wang L., et al.** 1996. Shortened telomeres in the expanded CD28- CD8- cell subset in HIV disease implicate replicative senescence in HIV pathogenesis. *AIDS.* **10**: F17.
- Eller C.D., Regelson M., Merriman B., Nelson S., Horvath S., Marahrens Y.** 2007. Repetitive sequence environment distinguishes housekeeping genes. *Gene.* **390**: 153-65.
- Friedman J., Cho W.K., Chu C.K., Keedy K.S., Archin N.M., Margolis D.M., Karn J.** 2011. Epigenetic silencing of VIH-1 by the histone H3 lysine 27 methyltransferase enhancer of Zeste 2. *J. Virol.* **85**: 9078-89.
- Gagniuc P & Ionescu-Tirgoviste C.** 2013. Gene promoters show chromosome-specificity and reveal chromosome territories in humans. *BMC Genomics.* **14**: 27.
- Giri M.S., Nebozhyn M., Showe L., Montaner L.J.** 2006. Microarray data on gene modulation by HIV-1 in immune cells: 2000–2006. *J. Leukoc. Biol.* **80**: 1031-43.
- Góngora-Bianchi R.A., Sosa-Cantón O., Pavía-Ruz N., Vera-Gamboa L., Lara-Perera D.** 2003. Factores asociados con el riesgo de infección por retrovirus (VIH-1 y HTLV-I/II) y su prevalencia en sexo trabajadoras de Campeche, México, en 1996-1997. *Rev. Biomed.* **14**: 239-6.
- Hacein-Bey-Abina S., Von Kalle C., Schmidt M., McCormack M.P., Wulfraat N., Leboulch P., et al.** 2003. LMO2-associated clonal T cell proliferation in two patients after gene therapy for SCID-X1. *Science.* **302**: 415-9.
- Haller C., Müller B., Fritz J.V., Lamas-Murua M., Stolp B., Pujol F.M., et al.** 2014. HIV-1 Nef and Vpu are functionally redundant broad-spectrum modulators of cell surface receptors, including tetraspanins. *J Virol.* **88**: 14241-57.
- Hanai S., Nitta T., Shoda M., Tanaka M., Isu N., Mizoguchi I., et al.** 2004. Integration of human T-cell leukemia virus type I in genes of leukemia cells of patients with adult T-cell leukemia. *Cancer Sci.* **95**: 306-10.
- Hindmarsh P. & Leis J.** 1999. Retroviral DNA integration. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **63**: 836-84.
- Hochstein N., Muiznieks I., Mangel L., Brondke H., Doerfler W.** 2007. The epigenetic status of an adenovirus transgenome upon long-term cultivation in hamster cells. *J. Virol.* **81**: 5349-61.
- Ikeda T., Shibata J., Yoshimura K., Koito A., Matsushita S.** 2007. Recurrent HIV-1 integration at the BACH2 locus in resting CD4+ T cell populations during effective highly active antiretroviral therapy. *J Infect Dis.* **195**: 716-25.
- International Human Genome Sequencing Consortium.** 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature.* **409**: 860-921.
- Kumar P.P., Mehta S., Purbey P.K., Ranveer D.N., Jayani S., Purohit H.J., et al.** 2007. ATB1-binding sequences and Alu-like motifs define a unique chromatin context in the vicinity of human immunodeficiency virus type 1 Integration Sites. *J. Virol.* **81**: 5617-27.
- Laurentino R.V., Lopes I.G., Azevedo V.N., Machado L.F., Moreira M.R., Lobato L., et al.** 2005. Molecular characterization of human T-cell lymphotropic virus coinfecting human immunodeficiency virus 1 infected patients in the Amazon region of Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **100**: 371-6.
- Lefrère J.J., Couroucê A.M., Mariotti M., Wattel E., Prou O., Bouchardeau F., et al.** 1990. Rapid progression to AIDS in dual VIH-1/HTLV-I infection. *Lancet.* **336**: 509.
- Lewinski M.K., Yamashita M., Emerman M., Ciuffi A., Marshall H., Crawford G., et al.** 2006. Retroviral DNA integration: Viral and cellular determinants of target-site selection. *PLoS Pathogens.* **2**: e60.
- Le Fric G., Sheppard D., Whiteman P., Karsten C.M., Shamoun S.A., Laing A., et al.** 2012. The CD46-Jagged1 interaction is critical for human TH1 immunity. *Nat Immunol.* **13**: 1213-21.
- Meekings K.N., Leipzig J., Bushman F.D., Taylor G.P., Bangham C.** 2008. HTLV-1 integration into transcriptionally active genomic regions is associated with proviral expression and with HAM/TSP. *PLoS Pathol.* **4**: e1000027.
- Mitchell R.S., Beitzel B.F., Schroder A.R., Shinn P., Chen H., Berry C.C., et al.** 2004. Retroviral DNA integration: ASLV, HIV, and MLV show distinct target site preferences. *PLoS Biol.* **2**: e234.
- Moriuchi H., Moriuchi M., Fauci A.S.** 1998. Factors secreted by human T lymphotropic virus type I (HTLV-I)-infected cells can enhance or inhibit replication of VIH-1 in HTLV-I-uninfected cells: Implications for in vivo coinfection with HTLV-I and VIH-1. *J. Exp. Med.* **187**: 1689-97.
- Mortreux F., Leclercq I., Gabet A.S., Leroy A., Westhof E., Gessain A., et al.** 2001. Somatic mutation in human T-cell leukemia virus type 1 provirus and flanking cellular sequences during clonal expansion in vivo. *J Natl Cancer Inst.* **93**: 367-77.
- Nagel J., Gross B., Meggendorfer M., Preiss C., Grez M., Brack-Werner R., et al.** 2012. Stably integrated and expressed retroviral sequences can influence nuclear location and chromatin condensation of the integration locus. *Chromosoma.* **121** (4): 353-67.
- Nienhuis A.W., Dunbar C.E., Sorrentino B.P.** 2006. Genotoxicity of retroviral integration in hematopoietic cells. *Mol. Ther.* **13**: 1031-49.

- Ozawa T., Itoyama T., Sadamori N., Yamada Y., Hata T., Tomonaga M., et al.** 2004. Rapid isolation of viral integration site reveals frequent integration of HTLV-1 into expressed loci. *J Hum Genet.* **49**: 154-65.
- Pavlice K.A., Jabbari K., Paces J., Hejnar J., Bernardi G.** 2001. Similar integration but different stability of Alus and LINES in the human genome. *Gene.* **276**: 39-45.
- Pedroso C., Netto E.M., Weyll N., Brites C.** 2011. Coinfection by VIH-1 and human lymphotropic virus type 1 in Brazilian children is strongly associated with a shorter survival time. *J. Acquir. Immune Defic. Syndr.* **57** Suppl 3: S208-11.
- Pilotti E., Bianchi M.V., De Maria A., Bozzano F., Romanelli M.G., Bertazzoni U., et al.** 2013. HTLV-1/-2 and VIH-1 co-infections: Retroviral interference on host immune status. *Front. Microbiol.* **4**: 372.
- Pryciak P.M. & Varmus H.E.** 1992. Nucleosomes, DNA-binding proteins, and DNA sequence modulate retroviral integration target site selection. *Cell.* **69**: 769-80.
- Riethman H.** 2008. Human telomere structure and biology. *Annu. Rev. Genomics Human Genetics.* **9**: 1-19.
- Rynditcha A., Zoubaka S., Tsybaa L., Tryapitsina-Guleya N., Bernardi G.** 1998. The regional integration of retroviral sequences into the mosaic genomes of mammals. *Gene.* **22**: 1-16.
- Salcedo-Cifuentes M., Domínguez M.C., García-Vallejo F.** 2011. Genomic epidemiology of the HTLV-1 integration process in TSP/HAM cases. *Pan Am. J. Public Health.* **30**: 422-30.
- Schroder A.R., Shinn P., Chen H., Berry C., Ecker J.R., Bushman F.** 2002. VIH-1 integration in the human genome favors active genes and local hotspots. *Cell.* **110**: 521-29.
- She X., Rohl C.A., Castle J.C., Kulkarni A.V., Johnson J.M., Chen R.** 2009. Definition, conservation and epigenetics of housekeeping and tissue-enriched genes. *BMC Genomics.* **10**: 269.
- Sierra S., Kupfer B., Kaiser R.** 2005. Basics of the virology of VIH-1 and its replication. *J. Clin. Virol.* **34**: 233-44.
- Simons A., Shaffer L.G., Hastings R.J.** 2013. Cytogenetic Nomenclature: Changes in the ISCN 2013 Compared to the 2009 Edition. *Cytogenet. Genome Res.* **141**: 1-6.
- Slattery J., Franchini G., Gessain A.** 1999. Genomic evolution, patterns of global dissemination, and interspecies transmission of human and simian T-cell Leukemia/Lymphotropic Viruses. *Genome Res.* **9**: 525-40.
- Soto J., Peña A., García-Vallejo F.** 2011. A genomic and bioinformatics analysis of the integration of HIV in peripheral blood mononuclear cells. *AIDS Res. Hum. Retroviruses.* **27**: 547-55.
- Su A.I., Wiltshire T., Batalov S., Lapp H., Ching K.A., Block D., et al.** 2004. A gene atlas of the mouse and human protein-encoding transcriptomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **101**: 6062-7.
- Tsukasaki K., Tssima H., Yamamura M., Hata T., Murata K., Maeda T., et al.** 1997. Integration patterns of HTLV-I provirus in relation to the clinical course of ATL: Frequent clonal change at crisis from indolent disease. *Blood.* **89**: 948-56.
- Van Maele B., Busschots K., Vandekerckhove L., Christ F., Debyser Z.** 2006. Cellular co-factors of VIH-1 integration. *Trends Biochem. Sci.* **31**: 98-105.
- Venter J.C., Adams M.D., Myers E.W., Li P.W., Mural R.J., Sutton G.G., et al.** 2001. The sequence of the human genome. *Science.* **291**: 1304-51.
- Wang G.P., Ciuffi A., Leipzig J., Berry C.C., Bushman F.D.** 2007. HIV integration site selection: Analysis by massively parallel pyrosequencing reveals association with epigenetic modifications. *Genome Res.* **17**: 1186-94.
- Weber S., Weiser B., Kemal K.S., Burger H., Ramírez C.M., Korn K., et al.** 2014. Epigenetic analysis of VIH-1 proviral genomes from infected individuals: predominance of unmethylated CpG's. *Virology.* **449**: 181-9.
- Wu X. & Burgess S.M.** 2004. Integration target sites selection for retroviruses and transposable elements. *Cell. Mol. Life Sci.* **61**: 2588-96.

El impacto de la deforestación en la erosión de la cuenca del río Magdalena (1980-2010)

Juan D. Restrepo A.

Departamento de Ciencias de la Tierra, Escuela de Ciencias, Universidad EAFIT, Medellín, Colombia

Resumen

En la última década, la cuenca del río Magdalena ha experimentado un incremento en las tasas de erosión del orden del 34 %, pasando de 550 t km⁻² a⁻¹ antes del año 2000 a 710 t km⁻² a⁻¹ en el periodo 2000-2010, con un aumento en el transporte total de sedimentos de 44 Mt a⁻¹. El análisis de la variabilidad espacial de la producción de sedimentos indica que el 78 % de la cuenca se encuentra en estado crítico de erosión dada la pérdida de bosques primarios de más del 60 % en el periodo entre 1980 y 2010. Mediante la calibración del modelo BQART para el periodo de 1980 a 2010, que combina variables climáticas, hidrológicas, litológicas, morfométricas y del impacto humano por deforestación, se explicó el 86 % de la variabilidad del transporte de sedimentos en la cuenca. El 9 % del transporte de sedimentos acumulado de las tres últimas décadas se debió a la deforestación; cerca de 160 Mt de sedimentos se han generados por la deforestación entre el 2000 y el 2010. Los indicadores económicos del Magdalena en las seis últimas décadas señalan que las actividades agrícolas fueron la principal causa del cambio en el uso de los suelos y de la pérdida forestal. El deterioro de los suelos de la cuenca requiere de medidas a escala regional, y no solamente de planes de mitigación ante el cambio climático.

Palabras clave: río Magdalena, deforestación, transporte de sedimentos, erosión.

The impact of deforestation on the erosion in the Magdalena River drainage basin (1980-2010)

Abstract

During the last decade, the Magdalena River drainage basin has witnessed an increase in erosion rates of 34%, from 550 t km⁻² y⁻¹ before 2000 to 710 t km⁻² y⁻¹ for the 2000-2010 yr-period, and the average sediment load for the whole basin increased in 44 Mt y⁻¹ for the same period. Sediment yield spatial analysis indicated that 78% of the catchment is under strong erosional conditions due to the clearance of more than 60% of the natural forest between 1980 and 2010. Sediment load simulation by using the BQART, a robust model that combines climatic, morphometric, hydrological, lithologic and human induced variables, and explains 86% of the sediment load variability, indicated that 9% of the combined sediment load during the last three decades was due to deforestation; about 160 Mt have been produced by forest clearance between 2000 and 2010. The trends in economic indicators show that agriculture was the main cause of land-use change and, consequently, of forest loss within the basin. Soil deterioration and increasing trends in erosion require capacity building in environmental governance in addition to climate change mitigation policies.

Key words: Magdalena River, deforestation, sediment load, erosion.

Introducción

En los últimos años se ha constatado un apreciable aumento en la frecuencia y magnitud de los procesos peligrosos relacionados con los efectos de las lluvias en la cuenca del río Magdalena, y especialmente en los daños humanos y materiales, directos e indirectos, que tales procesos producen. Lo ocurrido en el invierno de 2010 a 2011 fue un ejemplo particularmente revelador de lo que parece ser una tendencia de fondo, que constituye una fuente importante de adversidades para la población, con consecuencias muy negativas para la economía y el desarrollo del país.

Aunque con frecuencia el aumento en este tipo de desastres se atribuye al cambio climático, existen serias evidencias, tanto en Colombia (**Restrepo & Syvitski, 2006; Restrepo, 2008**) como a nivel global (**Rivas, et al., 2006; Bonachea, et al., 2010; Syvitski & Kettner, 2011**), de que la causa principal son las alteraciones producidas sobre la superficie terrestre por la deforestación, la agricultura, la minería, la

Correspondencia:

Juan D. Restrepo A., jdrestre@eafit.edu.co

Recibido: 29 de octubre de 2014

Aceptado: 26 de marzo de 2015

expansión urbana y la construcción de infraestructura. Visto de otra forma, la aceleración de los procesos hidrogeológicos superficiales en las cuencas hidrográficas como la denudación de los suelos, la generación de sedimentos, los deslizamientos, las inundaciones y la colmatación de ríos y de masas de agua, pueden ser producto del cambio climático o de la intervención humana, o de ambos factores. Este incremento en los procesos geológicos que afectan la superficie terrestre y representan alto riesgo para las comunidades es evidente y se ha comprobado a escala global. La comunidad científica mundial todavía trabaja para determinar si estamos ante un “cambio geomorfológico global” independiente del cambio climático y que se sumaría a este (Cendrero, *et al.*, 2006; Bonachea, *et al.*, 2010).

En el marco de estos escenarios de intervención humana sobre los suelos, es de esperarse que haya una importante reducción de la resiliencia de los sistemas naturales ante distintos agentes desestabilizadores (lluvias intensas y acciones humanas), así como una intensificación de los procesos geológicos superficiales causantes de los desastres. De confirmarse lo anterior, habría consecuencias importantes en la formulación de estrategias de mitigación de los desastres, ya que el foco de las medidas no debería orientarse exclusivamente hacia el cambio climático, sino hacia el control en la degradación de los suelos. El primero

depende sobre todo de políticas internacionales, mientras que el segundo es mucho más fácil de abordar y gestionar a nivel nacional (Cendrero, *et al.*, 2004).

En la cuenca del río Magdalena (Figura 1), así como en otros sistemas hidrográficos a nivel mundial, las consecuencias de la erosión de los suelos incluyen efectos directos como la generación de sedimento, la reducción de la capacidad productiva del suelo, los deslizamientos, la colmatación de ríos y masas de agua y las inundaciones, con consecuencias lógicas sobre la seguridad y la salud de la población y sobre el sistema productivo. En este escenario de impacto ambiental es importante determinar en qué medida el conjunto de acciones que degradan el territorio (incluido el suelo en el sentido edafológico y las interacciones entre agua y superficie terrestre), están en la raíz de los impactos mencionados. El análisis permitirá, por lo tanto, orientar mejor las políticas y estrategias de mitigación de desastres.

Este artículo está encaminado a clarificar dichos aspectos en términos del impacto humano en la erosión del río Magdalena, principalmente para establecer qué porcentaje de la erosión en la cuenca ha sido producto de la deforestación en las últimas tres décadas (1980-2010). El análisis se basa en: 1) estudios anteriores sobre las tendencias de la erosión en la cuenca del río Magdalena para el periodo 1980-2000

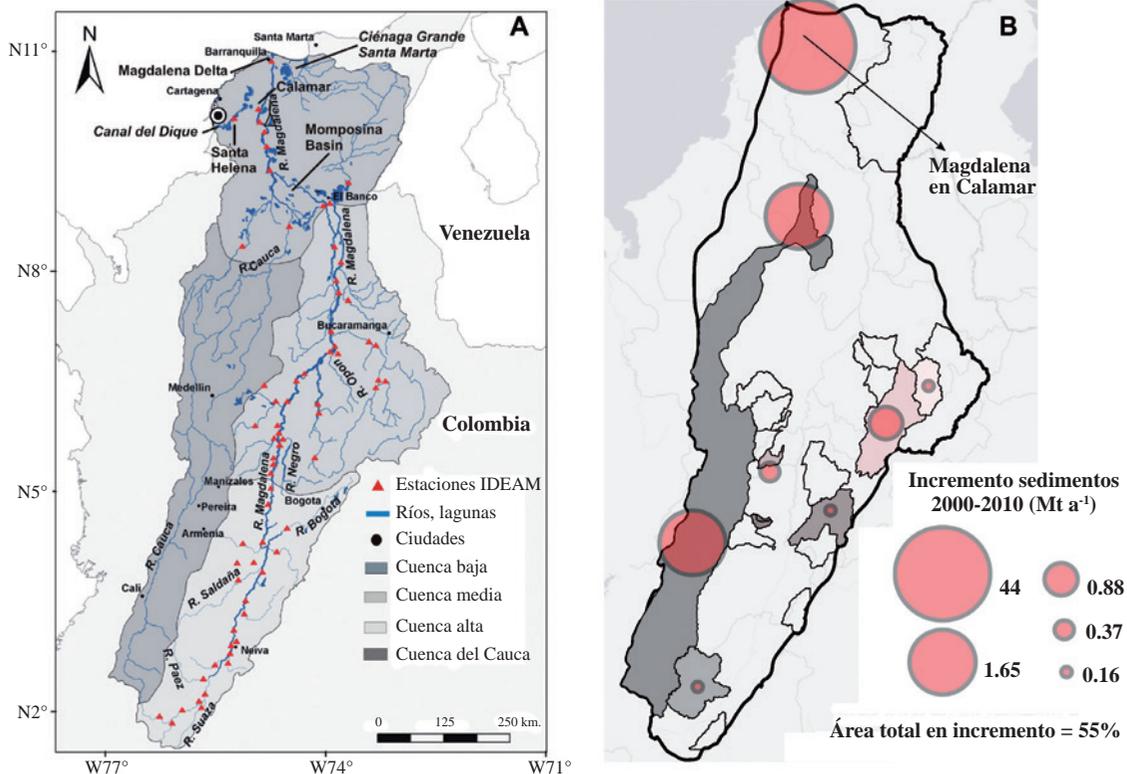


Figura 1. Mapa de la cuenca del río Magdalena que muestra las estaciones de aforo de transporte de sedimentos analizadas en estudios anteriores (Restrepo, 2005; Restrepo & Syvitski, 2006; Restrepo, *et al.*, 2006a, 2006b; Restrepo, 2008; Kettner, *et al.*, 2010) (A) y mapa de cuencas con incrementos en el transporte de sedimentos durante el periodo 2000-2010.

(Restrepo, 2005; Restrepo & Restrepo, 2005; Restrepo & Syvitski, 2006; Restrepo, *et al.*, 2006a, 2006b; Restrepo, 2008) (Figura 1); 2) en la simulación numérica del transporte de sedimentos mediante la aplicación del modelo BQART (Kettner, *et al.*, 2010), y 3) en resultados recientes de la aplicación del modelo BQART con datos sobre el transporte de sedimentos y la deforestación hasta el 2010.

Desde la pasada emergencia invernal (2010-2011) el gobierno ha estado identificando las líneas de investigación fundamentales que sirvan de base para hacer más eficientes las inversiones de capital en la mitigación de inundaciones o en la infraestructura fluvial, incluida la construcción de diques, puentes y defensas hidráulicas. Si algo es cierto es que el país pide inversión ya mismo, pero para que esta no se malgaste se requieren proyectos de investigación ambiental que permitan poner en práctica soluciones de largo plazo, abordando las causas de las inundaciones de los ríos colombianos y no simplemente los síntomas: “Después de la atención de la emergencia, el primer paso para una solución sostenible sería un adecuado entendimiento de lo que ha sucedido. Un poco de historia podría servir para no repetirla.” (Editorial de El Espectador, 1 de mayo de 2011).

La estimación de los valores históricos y de los futuros escenarios de erosión en la cuenca del río Magdalena como producto de la deforestación, son una de las herramientas principales en la orientación de políticas nacionales para el control de la degradación de los suelos y de la mitigación de desastres naturales asociados a la erosión (deslizamientos e inundaciones). De igual manera, los valores de la producción y el transporte de sedimentos en el sistema del río Magdalena debidos a la deforestación, permitirán hacer futuras evaluaciones económicas de los costos ambientales de la erosión en Colombia.

De acuerdo con el informe ambiental para la reducción de la pobreza del Banco Mundial (Sánchez-Triana, *et al.*, 2007), Colombia no cuenta con las políticas ni el marco institucional para la protección de los suelos. Parte de dicha carencia de normas y planes de mitigación contra la erosión radica en la falta de conocimiento sobre cómo hemos alterado los suelos y cuáles han sido las causas humanas de su degradación, para así trascender la explicación exclusivamente basada en el cambio climático. Este estudio es el primero en abordar la conexión entre las tasas del transporte de sedimentos en el río Magdalena y los niveles de deforestación en la cuenca mediante la aplicación de un modelo numérico (BQART), cuya eficiencia se ha demostrado a nivel global (Syvitski & Milliman, 2007) y que ya ha sido calibrado para el Magdalena, con el fin de obtener los valores de erosión debidos a la deforestación en diferentes escalas de tiempo.

Controles naturales y antrópicos en la erosión de cuencas globales

Durante la última década, los estudios a nivel mundial sobre la evaluación, la cuantificación y la modelación numérica de

la producción de sedimentos han resaltado la importancia de combinar factores naturales y antrópicos al evaluar la magnitud de los procesos de erosión y transporte de sedimentos (Verstraeten & Poesen, 2001; Walling & Fang, 2003; Verstraeten, *et al.*, 2003). Estos ejercicios deben combinar y relacionar parámetros topográficos, climáticos e hidrológicos (Hovius, 1998), con parámetros antrópicos estimados a partir de los cambios en los usos del suelo o en el reconocimiento de campo (Verstraeten, *et al.*, 2003).

En Colombia se ha adelantado una iniciativa piloto del *International Geosphere Biosphere Programme - Land Ocean Interaction in the Coastal Zone* (IGBP-LOICZ) en el contexto suramericano (Restrepo & Kjerfve, 2002; Kjerfve, *et al.*, 2002), y en el marco del proyecto del departamento del Magdalena, la universidad Eafit, Colciencias y Cormagdalena denominado “Río Magdalena – Descargas de agua y sedimentos al Mar Caribe: causas naturales, variabilidad interanual, tendencias y consideraciones sobre sus implicaciones ambientales en las zonas costeras”, con la cual se exploraron inicialmente los factores naturales que controlan la descarga de sedimentos al mar Caribe. Aun cuando los resultados del proyecto son de gran importancia para el país en el contexto de la formulación de los planes de ordenamiento territorial (POT), de los de manejo ambiental y los de navegabilidad, todavía no se han evaluado el efecto y la magnitud que los factores antrópicos tienen sobre la erosión. En el contexto mundial, las evaluaciones de los factores que controlan la producción de sedimentos (erosión) se han aplicado ampliamente en los siguientes ámbitos: estudios de navegabilidad en sistemas fluviales; determinación de la vida útil de los embalses; delimitación de zonas fuente de producción de sedimentos y diseño de planes de control de la erosión; planes regionales para el control de la deforestación y el manejo de áreas naturales protegidas, y manejo de ecosistemas vulnerables (en este sentido, cabe citar los estudios “Ecosistemas de los Andes colombianos” del Instituto Alexander von Humboldt, y el “Programa de Desarrollo Sostenible Ecoandino” del Ministerio del Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial).

A escala global, los estudios sobre producción de sedimentos (erosión) se han orientado a identificar los parámetros físicos que controlan dicho proceso. Algunos autores han señalado que la producción de sedimentos es controlada, en gran medida, por la actividad tectónica y la configuración del relieve, en tanto que los parámetros ambientales (es decir, la precipitación, la escorrentía y la temperatura), juegan un papel secundario al explicar la variación en la producción de sedimentos (Ahnert, 1970; Ahnert, 1984; Stallard, 1988; Pinet & Souriau, 1988; Milliman & Syvitski, 1992). Partiendo de este enfoque, Milliman & Syvitski (1992) señalan que las mayores tasas de erosión ($>5.000 \text{ t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$) se presentan en pequeñas cuencas del sudeste Asiático y Oceanía caracterizadas por relieves altos y escarpados y por intensa actividad tectónica. Otros autores afirman que

la producción de sedimentos depende de la precipitación media anual, con una respuesta ampliamente regulada por la cobertura vegetal y el tipo de clima dominante (**Langbein & Schumm**, 1958; **Fournier**, 1960; **Douglas** 1967; **Holeman**, 1968; **Wilson**, 1973; **Jansen & Painter**, 1974; **Jansson**, 1982; **Ohmori**, 1983).

Otras investigaciones (**Summerfield & Hulton**, 1994; **Ludwig & Probst**, 1998; **Hovius**, 1998; **Harrison**, 2000), sugieren que la producción de sedimentos es más una función de un conjunto combinado de parámetros físicos que de un solo factor en particular. En un contexto global, **Ludwig & Probst** (1998) encontraron que la producción de sedimentos es controlada por la escorrentía, la variación estacional de la precipitación y la pendiente del terreno, mientras que **Hovius** (1998) indicó que el conjunto de variables más eficientes para explicar la varianza en la producción de sedimentos está conformado por el área de la cuenca, la altura máxima, la escorrentía, la temperatura promedio y la variación estacional de la temperatura.

Actualmente, los niveles de erosión y transporte fluvial rara vez representan cantidades o procesos naturales en cuencas hidrográficas. Durante los últimos cien años los ríos han estado sometidos a un impacto ambiental permanente. En los países en desarrollo, en donde están presentes la mayoría de los grandes ríos, ha habido un incremento considerable en los tensores de origen antrópico, incluida la minería, la deforestación, los proyectos de ingeniería, la agricultura y los cambios de usos del suelo, entre otros (**Vörösmarty & Meybeck**, 2000; **Meybeck**, 2002).

La conversión de bosques en pastos para la ganadería y en zonas agrícolas altera el ciclo hidrológico y modifica las propiedades físicas y químicas del suelo (es decir, el contenido de materia orgánica, la porosidad, la tasa de infiltración), lo que da como resultado una mayor susceptibilidad frente a los procesos de meteorización y erosión (**Bruijnzeel**, 1990). **Walling & Fang** (2003) reportan en Asia incrementos hasta del 80 % en el transporte de sedimentos en un periodo de 30 años como resultado de la deforestación y la expansión de la frontera agrícola, y señalan que tales variaciones pueden ser mayores (2 a 5 veces) dependiendo de la litología y las condiciones climáticas del área intervenida. También se ha indicado que los efectos de la conversión de los bosques sobre el transporte de sedimentos se reflejan con mayor eficacia en pequeñas cuencas, ya que la proporción de áreas intervenidas con respecto al área de drenaje es alta y existe una menor probabilidad de que los sedimentos sean almacenados dentro de la cuenca (**Walling & Fang**, 2003; **Syvitski**, 2003). Por ejemplo, para las cuencas tributarias del río Yangtze (China), que tienen altas tasas de erosión ($\sim 3500 \text{ t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$), **Higgitt & Lu** (2001a) indican que el 60 % de la descarga de sedimentos es atribuible a la deforestación y la expansión de cultivos en zonas de ladera,

mientras que **Yang, et al.** (2002) señalan que estos tensores antrópicos causaron un incremento en la producción de sedimentos del 12 % en la década de 1970 y un cambio en el ciclo anual de transporte.

Los primeros intentos por relacionar tensores antrópicos y tasas de erosión se deben a **Douglas** (1967), quien con base en el estudio de 22 cuencas australianas indicó que frente a una cantidad igual de escorrentía, las diferencias en los niveles de erosión ($\text{t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$) eran el resultado del grado de perturbación del suelo derivado de actividades agrícolas y ganaderas. En estudios regionales (**Dunne**, 1979; **Krishnaswamy, et al.**, 2001) se demuestra que existe una relación directa entre el aporte de sedimentos al sistema fluvial y el uso del suelo, la cual se hace más marcada en zonas agrícolas y ganaderas con el aumento de la escorrentía. Con base en el análisis de cuencas tributarias del río Yangtsé (China), **Higgitt & Lu** (2001b) señalan que la erosión en esta cuenca se explica mediante parámetros físicos, poblacionales y variables de los usos del suelo. Mediante el estudio y la manipulación de series hidrológicas (escorrentía-transporte de sedimentos), **Walling & Fang** (2003), por su parte, evaluaron el efecto del componente antrópico sobre la producción de sedimentos ($\text{t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$) en 145 cuencas alrededor del mundo, sugiriendo que en los países en desarrollo se presentan tendencias ascendentes en los niveles de erosión. Combinando parámetros físicos y variables de usos del suelo, **Verstraeten, et al.** (2003) obtuvieron un modelo multivariado que explicaba el 30 % de la erosión en España, y, posteriormente, incorporando al modelo un índice factorial de ponderación (factor del *Scoring Index*) basado en el reconocimiento de campo de variables como la litología, la cobertura vegetal y las clases de cultivos, lograron desarrollar modelos numéricos que explicaban el 78 % de la erosión ($\text{t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$).

Factores naturales en el control de la erosión del río Magdalena

Desde hace diez años, un grupo de investigadores del Departamento de Geología de la Universidad Eafit, con el apoyo de Colciencias, Cormagdalena y la Universidad de Colorado en Estados Unidos, han venido analizando las causas y las tendencias (1980-2000) de la erosión en el río Magdalena (**Restrepo**, 2005; **Restrepo & Syvitski**, 2006; **Restrepo, et al.**, 2006a, 2006b; **Restrepo**, 2008; **Restrepo, et al.**, 2009; **Kettner, et al.**, 2010). Una de las principales preguntas que se plantearon fue por qué la tasa de erosión del río Magdalena ($690 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$, valor estimado en la estación de Calamar en el 2000) era la más alta del continente en comparación con los grandes ríos suramericanos como el Amazonas ($167 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$), el Orinoco ($158 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$), el Paraná ($43 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y el Sao Francisco ($10 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$). En teoría, varios factores naturales explicarían estos altos valores en el Magdalena: el relieve, reflejado en cuencas montañosas con altas pendientes; la gran actividad tectónica; las diferencias espaciales en la composición de

los suelos; un clima con grandes variaciones de temperatura y rangos de precipitación entre los 500 y 6.000 mm al año, así como la capacidad de transporte de sedimentos de los ríos por sus caudales entre moderados y altos (**Restrepo & Kjerfve, 2000a; 2000b**).

El análisis espacial de la erosión en 32 sistemas tributarios principales y más de 50 estaciones de aforo en la cuenca del Magdalena (Figura 1), con series de datos sobre transporte de sedimentos entre los 10 y los 26 años, indica que el promedio de erosión en toda la cuenca es de 690 ton km⁻² año⁻¹, con valores máximos hasta de 2.200 ton km⁻² año⁻¹ en la cuenca del río Carare, una de las tasas de erosión más altas a nivel global (**Restrepo, et al., 2006a**). Los sitios críticos o *hot spots* corresponden a sistemas de la cuenca oriental como la del Carare, la del Opón (1.975 ton km⁻² año⁻¹) y la del Lebrija (1.260 ton km⁻² año⁻¹), y a ríos como el Negro (1.730 ton km⁻² año⁻¹), La Miel (1.250 ton km⁻² año⁻¹), el Saldaña (1.270 ton km⁻² año⁻¹), el Coello (1.035 ton km⁻² año⁻¹) y el Cauca (830 ton km⁻² año⁻¹) (**Restrepo, et al., 2006a**). Este análisis de la distribución espacial de la erosión no evaluó las causas y los factores humanos en la degradación de los suelos de cada cuenca (Tabla 1) como producto del cambio en su uso, incluidos aspectos como la deforestación, la ganadería, la minería, la urbanización y la construcción de infraestructura.

El análisis de correlación estadística entre 30 variables hidrológicas, climáticas y morfométricas calculadas para 32 sistemas tributarios del río Magdalena, incluido el río Cauca, y la producción de sedimentos, indicó que el 58 % de la erosión se debía a la escorrentía (Δf) y al caudal máximo (Q_{\max}) (**Restrepo & Syvitski, 2006**). En general, la erosión natural se debe en gran parte a los caudales máximos aportados durante eventos de corta duración. Esto podría indicar

que los suelos de la cuenca tienen menos capacidad para “amortiguar” o regular las precipitaciones. La relación entre el caudal y las precipitaciones interanuales, tanto el promedio de lluvia como los eventos extremos de precipitación, no han sido analizados para la cuenca como tampoco para las zonas críticas con alta degradación en los suelos. Suponiendo que la hipótesis de que las actividades humanas en la cuenca del Magdalena (principalmente la deforestación), son la causa principal en el incremento de procesos hidrogeológicos de alto riesgo como las inundaciones y los deslizamientos, sería de esperar que las relaciones lineales entre la precipitación y el caudal, y entre el caudal y el transporte de sedimentos, se apartarían de las tendencias teóricas iniciales. Es decir, que con la alteración en los suelos, una precipitación dada (que no se incrementara en el tiempo) produciría más caudal y transporte de sedimentos que los que se generaban antes de la intervención.

Simulación de las causas naturales y humanas en la erosión del río Magdalena (1980-2000)

El modelo BQART es un modelo analítico con algoritmos empíricos diseñado para predecir las tasas de transporte de sedimentos en ríos debidas a la interacción de factores como la geomorfología, la geología, la geografía y la influencia humana (**Syvitski & Milliman, 2007**):

$\overline{Q}_S = \omega B \overline{Q}^{0.31} A^{0.5} R \overline{T}$ para cuencas con $\overline{T} \geq 2^\circ\text{C}$, donde B se define como: $B = IL(1 - T_E) E_H$, \overline{Q}_S es el promedio interanual de sedimentos en suspensión (kg s⁻¹), \overline{Q} es el promedio interanual del caudal (km³ a⁻¹), A es el área de la cuenca (km²), R es el relieve máximo (km), \overline{T} es la temperatura promedio espacial de la cuenca (°C), ω es una constante de proporcionalidad (0,02), L es el factor litológico de la cuenca (-), T_E es la eficiencia de captura de sedimentos en embalses, ciénagas y planos de inundación (-) y E_h es la

Tabla 1. Factores naturales que controlan la erosión en la cuenca del río Magdalena (**Restrepo & Syvitski, 2006; Restrepo, et al., 2006a**)

Clasificación/Modelo-Ecuación	r ²	Valor p	Prueba F
Cuenca			
(1) $\log Sy = -0,8838 + 0,8140 \log R - 0,3906 \log Q_{\max}$	0,5840	0,0001 ^c	16,15
Cuenca alta			
(2) $Sy = 107,092 + 0,4227 Q_{\max}$	0,7513	0,0001 ^c	33,23
Cuenca media			
(3) $Sy = 3484,95 - 0,5042 H - 38,1722 Hr - 2,3837 Q$	0,7704	0,0241 ^b	6,71
Cordillera Central			
(4) $\log Sy = 1,3576 + 0,4401 \log A$	0,4823	0,0122 ^b	9,32
Cordillera Occidental			
(5) $\log Sy = 12,733 - 2,1389 \log H + 0,7755 \log Q - 0,9718 \log P - 0,4048 \log A$	0,8950	0,0001 ^c	202,13

r² = coeficiente de determinación de la regresión múltiple; p = valor p de probabilidad sobre la variable independiente; ^a = significativo con 90 % de confianza; ^b = significativo con 95 % de confianza; ^c = significativo con 99 % de confianza.

Sy = producción de sedimentos (t km⁻² a⁻¹); R = escorrentía; Q = caudal promedio interanual; Q_{max} = promedio de caudales máximos interanuales; A = área; P = precipitación promedio interanual; H = altura promedio de la cuenca; Hr = coeficiente entre la altura máxima y la longitud de la cuenca

influencia humana, ajustada numéricamente a los índices de deforestación para la cuenca del Magdalena (Kettner, et al., 2010).

Este modelo BQART ya se había implementado para la cuenca del río Magdalena en el marco de un proyecto conjunto de la Universidad Eafit y la Universidad de Colorado en Estados Unidos financiado con fondos de la NASA para la modelación de la erosión continental (Kettner, et al., 2010). La variación espacial y temporal de los datos climatológicos, hidrológicos, geológicos, litológicos y de deforestación se obtuvieron de las bases de datos de estudios anteriores de la Universidad Eafit (Restrepo, 2005; Restrepo & Syvitski, 2006; Restrepo, et al., 2006a; Restrepo, 2008) y de nuevos datos del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios

Ambientales de Colombia (Ideam) sobre tasas de transporte de sedimentos y caudales con corte al año 2000.

En general, el modelo BQART sobreestimó el transporte de sedimentos en 21 sistemas tributarios del Magdalena en un 25 % (Tabla 2). Un 50 % de la erosión en la cuenca del Magdalena es de origen natural, y se explica por variables hidrológicas, del relieve y climáticas. El término *B*, que en litología se refiere a la eficiencia de la retención, y en la variable humana a indicadores de deforestación, explicó un 32 % adicional del transporte de sedimentos para toda la cuenca. El 82 % de los datos simulados se ajustó bien a los datos observados (Figura 2). Para cualquiera de las cuencas del Magdalena, el modelo simuló bien el transporte de sedimentos dentro de un factor de desviación de 3.

Tabla 2. Factores naturales y de origen humano empleados para simular la variabilidad espacial del transporte de sedimentos en la cuenca del río Magdalena (Kettner, et al., 2010)

Tributario	Caudal (km ³ a ⁻¹)	Área (km ²)	Relieve (km)	Temp (° C)	Transporte de sedimentos observado ^a (Mt a ⁻¹)	Transporte de sedimentos simulado ^b (Mt a ⁻¹)
Río Magdalena	226,3	257.438	5,4	21,8	144,2 ± 48,37	183 - 207
2. Suaza	1,4	1.014	1,6	17,9	0,57 ± 0,35	0,18
3. Páez	5,7	4.760	3,6	12,9	2,89 ± 1,44	1,17
7. Cabrera	2,2	2.713	3,6	20,0	1,85 ± 1,00	4,20
9. Sumapaz	1,3	2.433	3,7	10,8	0,50 ± 0,38	0,84
10. Bogotá	1,2	5.409	2,9	12,3	1,32 ± 1,28	5,29
11. Coello	1,3	1.041	3,5	17,1	1,64 ± 2,34	1,06
13. Recio	0,6	643	4,7	4,3	0,16 ± 0,11	0,05
16. Gualí	0,7	458	4,6	12,7	0,19 ± 0,10	0,15
17. Guarino	1,0	840	2,9	14,9	0,45 ± 0,46	0,24
18. La Miel	7,7	2.363	2,5	19,9	2,66 ± 1,43	3,28
19. Negro	4,3	4.575	3,3	21,9	7,97 ± 6,75	6,11
20. Cocorná	1,8	790	2,1	27,6	0,59 ± 0,64	0,47
22. Samaná	5,7	1.713	2,7	18,7	0,93 ± 0,35	0,52
23. Nare	12,5	5.564	2,9	21,3	2,59 ± 1,53	0,95
24. Carare (bajo)	8,3	4.909	3,6	20,1	16,76 ± 8,85	17,45
24a. Carare (alto)	7,3	1.607	3,1	19,1	10,87 ± 5,09	3,87
25. Opón	2,8	1.752	1,9	22,8	3,35 ± 1,70	7,68
27. Suárez(bajo)	9,5	9.775	3,7	13,9	3,41 ± 1,93	8,80
27a. Suárez(alto)	6,2	5.115	2,9	11,7	2,64 ± 1,06	3,80
28. Fonce	2,7	2.083	3,2	14,0	0,57 ± 0,22	1,80
29. Sogamoso	13,7	21.211	3,7	12,3	11,22 ± 5,75	33,70
30. Cauca	75,2	66.751	4,2	21,6	49,05 ± 11,7	49,73
31. Cesar	1,7	18.827	1,8	25,0	0,15 ± 0,07	0,10
Sumatoria subcuencas					121	151,43

Los números de los tributarios indican la codificación de las subcuencas para el análisis espacial.

^a Valores observados de transporte anual de sedimentos y desviación estándar

^b Valores simulados después de aplicar el modelo BQART incluyendo el término *B*

En conclusión, el modelo BQART fue calibrado para el Magdalena con un excelente ajuste estadístico y puede usarse para simulaciones y proyecciones de la erosión por cambio climático o influencias humanas directas en la cuenca (Kettner, et al., 2010).

Con base en la estimación de la variable antrópica expresada en los índices de deforestación para el periodo 1980-2000 (Kettner, et al., 2010), el área de la cuenca del Magdalena con valores críticos de erosión representa el 78 % (Figura 3). En síntesis, tres cuartas partes de la cuenca andina más grande del país están en estado de erosión (incluso algunos investigadores lo llaman estado de “desertificación”).

Estos índices de erosión se calcularon con una ponderación numérica que incluyó el área de deforestación entre 1980 y 2000 para cada sistema tributario, asignando valores numéricos diferentes de acuerdo con el porcentaje de variación de la superficie de bosques en el periodo de 20 años (Kettner, et al., 2010). Sin embargo, estos valores de erosión no han sido calculados con las tasas de deforestación actualizadas, por ejemplo, las disponibles después de la última evaluación de deforestación para el periodo 2000-2010 llevada a cabo por el Ideam en el año 2010. Estos indicadores numéricos de erosión tampoco se han simulado para condiciones previas a la intervención humana en la cuenca y para futuros escenarios con diferentes estados de intervención antrópica.

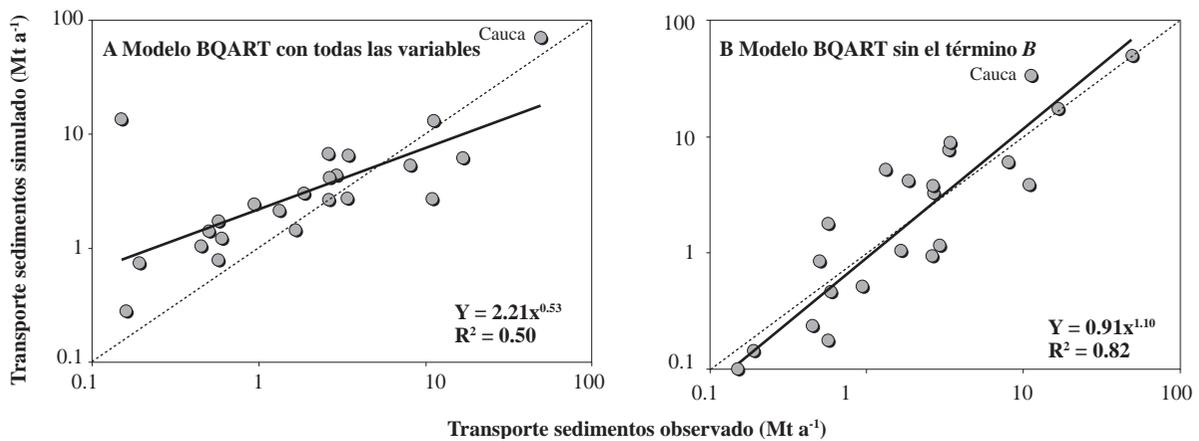


Figura 2. Datos observados de transporte de sedimentos en 23 cuencas tributarias del río Magdalena para el periodo 1980-2000 comparados con los datos simulados del modelo BQART sin incluir litología, eficiencia de retención de sedimentos y deforestación (A) y valores observados comparados con los simulados después de incluir el término B con las anteriores variables (B) (modificado de Kettner, et al., 2010).

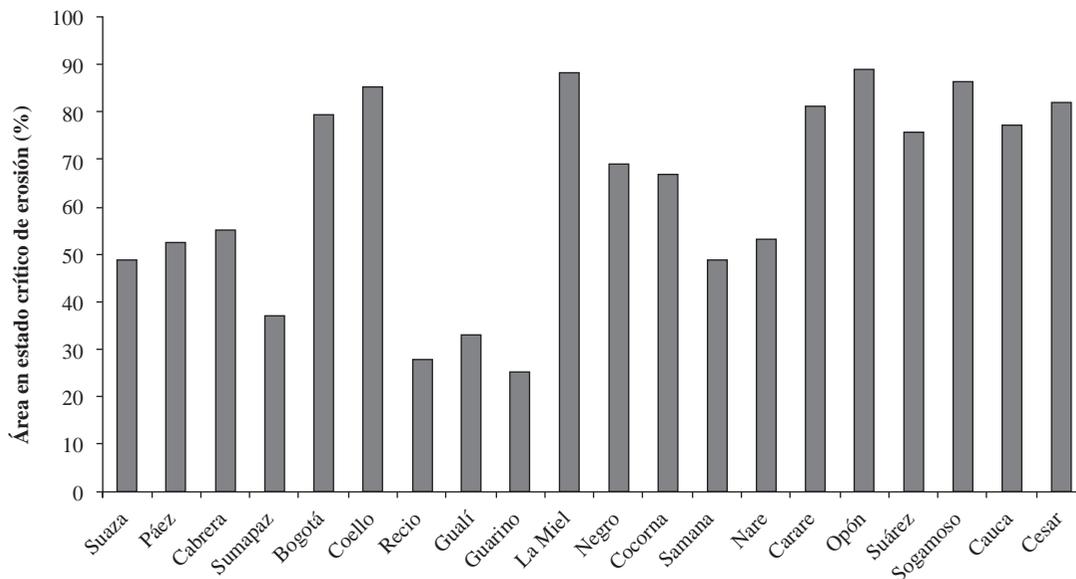


Figura 3. Porcentaje de área en estado de erosión para algunos sistemas tributarios del río Magdalena (datos de Kettner, et al., 2010).

Simulación de la erosión debida a la deforestación (1980-2010)

Con base en las metodologías de análisis utilizadas en el estudio de erosión en el río Magdalena (Restrepo, 2005; Restrepo, et al., 2006a, 2006b; Restrepo & Syvitski, 2006, Restrepo, 2008; y Kettner, et al., 2010), se siguieron los siguientes pasos para la simulación del transporte de sedimentos durante el periodo 1980-2010: 1) el cálculo de las variables hidrológicas, climáticas, morfométricas y litológicas para cada subcuenca, actualizando los valores de caudal y transporte de sedimentos con corte al año 2010; 2) estimación de las áreas de deforestación en los periodos de 1980-2000 y 2000-2010 en cada subcuenca tributaria del Magdalena (Tabla 2), con base en los estudios de deforestación en la cuenca para el periodo 1980-2000 de Restrepo (2005), Restrepo & Syvitski (2006) y del Ideam para el de 2000-2010 a escala nacional. Los análisis de las bases de datos de deforestación, tanto las del programa ArcInfo del estudio de transporte de sedimentos de la Universidad Eafit (Restrepo, 2005; Restrepo & Syvitski, 2006; Restrepo, et al., 2006a), como las del estudio del Ideam para el periodo 2000-2010 se analizaron en el laboratorio SIG de la Universidad Eafit (Ideam, 2011); 3) implementación del modelo numérico BQART (caudal, área de cuenca, temperatura, máxima elevación, litología, depósito y deforestación), ya calibrado para la cuenca del Magdalena, y 4) estimación del ajuste estadístico del modelo BQART en cada subcuenca tributaria (valores

medidos *versus* valores simulados) y cálculo del porcentaje de varianza explicado por el modelo en relación con la deforestación en los periodos 1980-2000 y 2000-2010.

El análisis del cambio en la cobertura forestal de la cuenca del Magdalena entre 1980 y 2000 indica que aproximadamente el 43 % del área de bosques fue talada (Figura 4). Gran parte de estos suelos fueron transformados en áreas de agricultura y ganadería, de hecho, las áreas de bosque transformadas en este periodo se duplicaron. La tasa de deforestación anual fue de 2,1 %, valor de deforestación reportado como uno de los más altos de cuencas tropicales a nivel mundial (Restrepo & Syvitski, 2006) (Figura 4 A y B).

Otras evaluaciones sobre la deforestación en el Magdalena han mostrado que hasta el 2000 las áreas naturales de bosques eran del orden de 23 % (evaluación de deforestación de *The Nature Conservancy - TNC*, 2012) y de al menos 10 % en el año 2005, valor este basado en el mapa de ecosistemas de la cuenca del Magdalena levantado por el Instituto Humboldt (Restrepo, 2005) (Figura 1S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/141/745>). En general, desde la década de los años setenta, las tasas de deforestación se han incrementado casi exponencialmente sin mostrar ninguna desaceleración en las tres últimas décadas.

Los valores de deforestación para los periodos 1980-2000 y 2000-2010 se acoplaron al modelo BQART para la simulación del transporte de sedimentos en el periodo 1980-

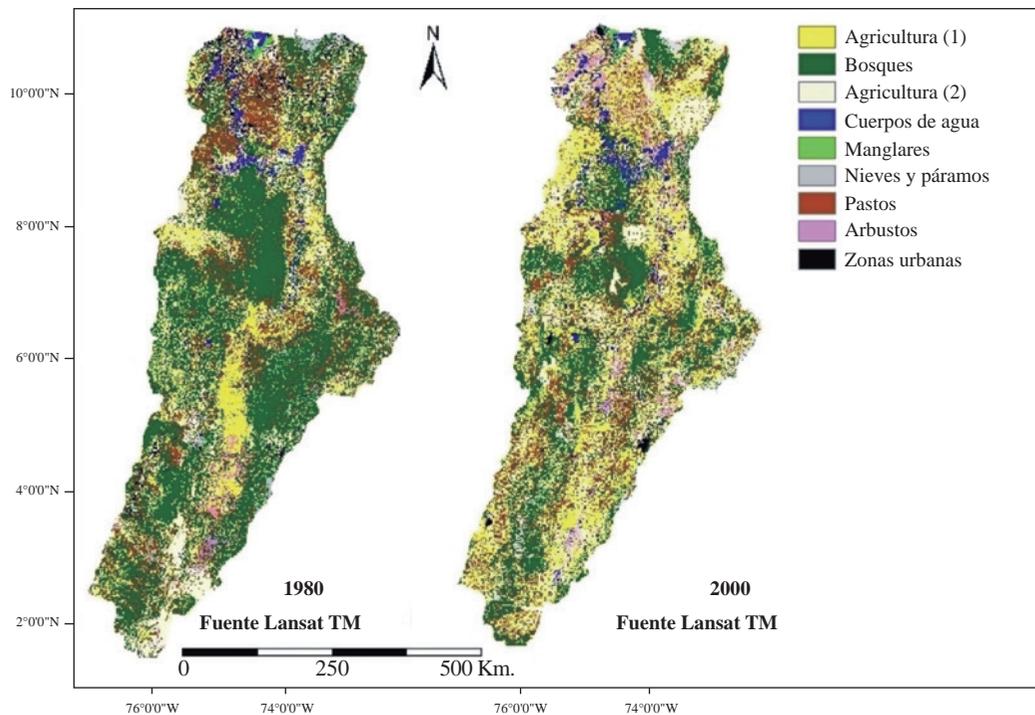


Figura 4. Mapas de cambios en el uso del suelo en el cuenca del río Magdalena para el periodo 1980-2000 derivados de la clasificación de imágenes Landsat (modificado de Restrepo & Syvitski, 2006).

2010 (Tabla 3). Los resultados para la cuenca del Magdalena mostraron que el modelo explicó el 86 % de la varianza en el transporte de sedimentos una vez todas las variables naturales y humanas se incluyeron en la simulación; la varianza correspondiente a los aportes de sedimentos sin incluir E_h , y la influencia antrópica ajustada numéricamente con los índices de deforestación fue de 77 %. En otras palabras, la deforestación explicó un 9 % del transporte de sedimentos en la cuenca durante las últimas tres décadas (Figura 5).

El análisis entre décadas de la sumatoria de los aportes simulados de sedimento debidos a la deforestación en cada subcuenca tributaria indicó que durante las tres últimas décadas un total de 417 Mt de sedimentos fueron generadas

por las actividades de tala de bosques (Tabla 4). Para la última década (2000-2010), la producción combinada de sedimentos de la cuenca por deforestación fue de 160 Mt, valor cercano al transporte anual del Magdalena en la estación más aguas abajo de Calamar.

La producción anual de sedimentos en el Magdalena por deforestación durante la década de 2000 al 2010, de 16 Mt a^{-1} , es cercana al aporte anual del río Patía, que es el valor de descarga de sedimentos más alto de todo el Pacífico americano (Restrepo & Kettner, 2012; Restrepo, 2012). En otras palabras, debido a la deforestación, el río Magdalena transporta cada año lo correspondiente a un río Patía a las zonas bajas de inundación de la Depresión

Tabla 3. Factores naturales y humanos usados para simular la variabilidad espacial del transporte de sedimentos en la cuenca del río Magdalena para el periodo 1980-2010

Tributario	Caudal ($km^3 a^{-1}$) 1980-2010	Área (km^2)	Relieve (km)	Temp ($^{\circ}C$)	Transporte de sedimentos observado ^a ($Mt a^{-1}$) 1980-2010	Transporte de sedimentos simulado ^b ($Mt a^{-1}$) 1980-2010	Transporte de sedimentos simulado ^c ($Mt a^{-1}$) $E_h = 1$ 1980-2010
Río Magdalena	245	257.438	5,4	21,8	188,2	149	
2. Suaza	1,4	1.014	1,6	17,9	0,47	0,18	0,59
3. Páez	5,5	4.760	3,6	12,9	2,98	2,71	3,87
7. Cabrera	2,2	2.713	3,6	20,0	1,55	4,2	6
9. Sumapaz	1,4	2.433	3,7	10,8	0,38	0,86	2,85
10. Bogotá	1,3	5.409	2,9	12,3	1,35	5,43	3,88
11. Coello	1,2	1.041	3,5	17,1	1,16	1,05	0,75
13. Recio	0,7	643	4,7	4,3	0,16	0,05	0,16
16. Gualí	0,8	458	4,6	12,7	0,26	0,15	0,5
17. Guarino	1,6	840	2,9	14,9	0,57	0,28	0,93
18. La Miel	7,8	2.363	2,5	19,9	2,32	3,29	2,35
19. Negro	4,4	4.575	3,3	21,9	7,09	6,17	8,82
20. Cocorná	1,8	790	2,1	27,6	0,49	0,47	0,66
22. Samaná	5,8	1.713	2,7	18,7	0,9	0,53	1,76
23. Nare	12,8	5.564	2,9	21,3	2,25	0,96	1,37
24. Carare	8,4	4.909	3,6	20,1	15,04	17,52	12,51
25. Opón	2,8	1.752	1,9	22,8	3,29	7,74	5,53
27. Suárez	9,4	9.775	3,7	13,9	3,3	17,58	12,56
28. Fonce	2,7	2.083	3,2	14,0	0,63	1,8	2,58
29. Sogamoso	13,8	21.211	3,7	12,3	10,91	33,73	24,09
30. Cauca	76,0	66.751	4,2	21,6	48,51	50,1	17,79
31. Cesar	1,7	18.827	1,8	25,0	0,14	0,1	0,1
Sumatoria subcuencas					104	155	110

Los números de los tributarios indican la codificación de las subcuencas para el análisis espacial.

^a Valores observados de transporte anual de sedimentos para el periodo 1980-2010

^b Valores simulados después de aplicar el modelo BQART incluyendo el término B para el periodo 1980-2010

^c Valores simulados sin incluir la variable humana por deforestación en el término B ($E_h = 1$) para el periodo 1980-2010

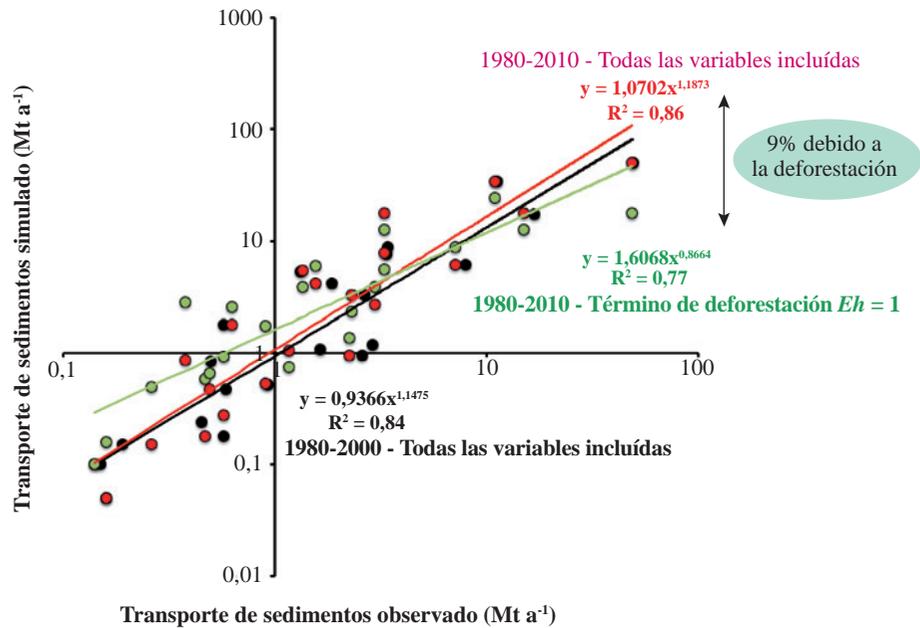


Figura 5. Datos observados de transporte de sedimentos en 23 cuencas tributarias del río Magdalena comparados con los datos simulados del modelo BQART para los periodos 1980-2000 (color negro) y 1980-2010 (color rojo), después de incluir las variables naturales y humanas. La simulación sin incluir el término de deforestación ($E_h = 1$) para el intervalo 1980-2010 se indica con color verde.

Momposina, el Canal del Dique y su delta en Bocas de Ceniza. También es importante resaltar que las cuencas tributarias como la del Cauca, el Suárez, el Sogamoso y el Carare han transportado durante los últimos diez años un orden de magnitud más de sedimentos en comparación con los otros tributarios (Tabla 4).

Tendencias del transporte de sedimentos del río Magdalena, 1970-2011

Los siguientes análisis de la serie de transporte de sedimentos del Magdalena en la estación más aguas abajo de Calamar para el periodo 1972-2011, se presentan como una herramienta para establecer conexiones temporales entre décadas de las posibles relaciones entre tendencias e impactos humanos en la cuenca.

Para identificar y evaluar la significancia estadística de las tendencias interanuales en el caudal y el transporte de sedimentos del Magdalena en Calamar, se hicieron pruebas de Mann-Kendall (TMK) en las series. Esta es una prueba no-paramétrica que no exige un tipo o función de distribución específico en la serie de datos (Yue, et al., 2002). La prueba se ha usado ampliamente para detectar tendencias lineales de series hidrológicas, especialmente de caudal, y puede emplearse como un indicador del cambio hidrológico en sistemas fluviales (Yue, et al., 2002; Restrepo, et al., 2014, entre otros). Los resultados estadísticos de las pruebas en las series del Magdalena se muestran en la tabla 5.

Según los resultados de estas pruebas, las tendencias ascendentes en los aportes fluviales fueron todas estadísticamente representativas. Los incrementos en el caudal en

el periodo entre 1940 y 2011, así como en el transporte de sedimentos entre 1972 y 2011 fueron significativos para toda la extensión de las series (Tabla 5, Figura 2S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/141/746>). Para los intervalos de tiempo posteriores al año 2000, tanto las pendientes Sen, que expresan la magnitud del cambio por unidad de tiempo, como los promedios interanuales de caudales y transporte de sedimentos, se incrementaron considerablemente en las descargas del Magdalena y del Dique en comparación con los valores anteriores al año 2000 (Tabla 5). De hecho, las tendencias de los aportes fueron mucho más pronunciadas para el periodo 2005-2011. Por ejemplo, el caudal promedio de $7.156 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ para el periodo 1940-1999, se incrementó a $8.833 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ entre los años 2005 y 2011, un aumento de $1.677 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ o del 24 % con respecto al promedio interanual de la serie completa del periodo 1940-2011. En relación con el transporte de sedimentos, estas tendencias ascendentes fueron igualmente representativas, mostrando un aumento de $100.000 \text{ ton día}^{-1}$ para el periodo 2005-2011 en relación con el promedio del periodo 1972-1999 (Tabla 5).

Entre el 2005 y el 2011, el transporte anual del Magdalena en Calamar se incrementó en un 32 % con respecto al promedio del periodo 1970-2000, es decir, un aumento de 44 millones de toneladas por año (Figura 6). Este ascenso en el transporte coincide con las tendencias ascendentes de deforestación en Colombia entre el 2005 y el 2010 (ver sección siguiente). Al convertir el transporte de sedimentos anual del Magdalena en Calamar en número de volquetas de seis toneladas y dado un valor específico de densidad

Tabla 4. Total de transporte de sedimentos simulado durante los periodos 1980-2000 y 1980-2010 en cada subcuenca tributaria del río Magdalena. Se muestran las cantidades totales durante la última década (2000-2010) y los valores debidos a la deforestación.

Tributario	Transporte total de sedimentos (Mt 20 a ⁻¹) 1980-2000	Transporte total de sedimentos (Mt 30 a ⁻¹) 1980-2010	Transporte total de sedimentos (Mt 10 a ⁻¹) 2000-2010
2. Suaza	3,6	5,4	1,8
3. Páez	23,4	81,3	57,9
7. Cabrera	84	126	42
9. Sumapaz	16,8	25,8	9
10. Bogotá	105,8	162,9	57,1
11. Coello	21,2	31,5	10,3
13. Recio	1	1,5	0,5
16. Gualí	3	4,5	1,5
17. Guarino	4,8	8,4	3,6
18. La Miel	65,6	98,7	33,1
19. Negro	122,2	185,1	62,9
20. Cocorna	9,4	14,1	4,7
22. Samana	10,4	15,9	5,5
23. Nare	19	28,8	9,8
24. Carare	349	525,6	176,6
25. Opón	153,6	232,2	78,6
27. Suárez	176	527,4	351,4
28. Fonce	36	54	18
29. Sogamoso	674	1011,9	337,9
30. Cauca	994,6	1503	508,4
31. Cesar	2	3	1
Sumatoria subcuencas	2875,4	4647,2	1771,6
Deforestación^a	230,0	418,2	159,5

^a Transporte total de sedimentos debido a la deforestación después de calcular el 9% de la varianza explicada por el factor Eh en el término B del modelo BQART.

Tabla 5. Resultados del test de Mann Kendall (TMK) para los promedios mensuales de las series de caudal y transporte de sedimentos del río Magdalena en Calamar antes y después del año 2000

Estación-Variable	Antes del 2000					Después del 2000				
	Primer año	Último año	Tau-K	Pendiente Sen	Promedio	Primer año	Último año	Tau-K	Pendiente Sen	Promedio
Calamar Q	1940	1999	0,082	13.538 m ³ /s/a	7.156	2000	2011	0,535	527.643 m ³ /s/a	7.,783
Calamar Qs	1972	1999	0,163	4.830 t/día/a	394.346	2000	2011	0,373	30.185 t/día/a	413.898
Calamar Q	2005	2011	0,222	599.500 m ³ /s/a	8.833
Calamar Qs	2005	2011	0,221	47.793 t/día/a	495.794

Q = caudal en m³ s⁻¹; Q_s = transporte de sedimentos en ton día⁻¹; t = toneladas de sedimentos en suspensión; s = segundos; a = año

de los sedimentos, el Magdalena transportó en Calamar 15 millones de volquetas anuales o 40.000 volquetas por día, para un promedio de 1.650 volquetas por hora. Por otra parte, el análisis de las desviaciones del transporte

de sedimentos del Magdalena en Calamar para el periodo 1970-2011, indica que aproximadamente el 60 % de las desviaciones positivas se presentó entre el 2000 y el 2011. Estos resultados preliminares indican que el Magdalena

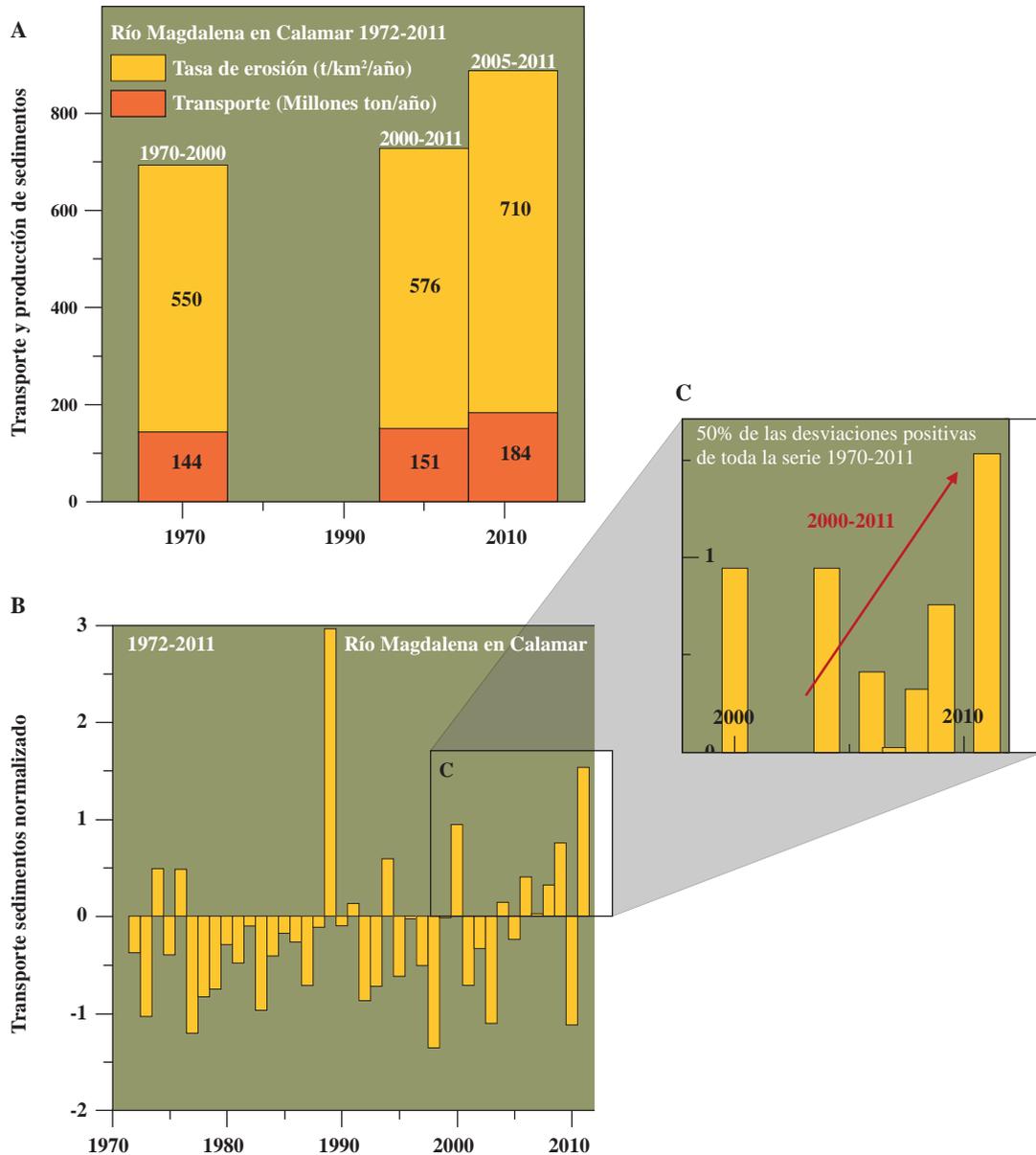


Figura 6. Aportes de sedimentos en suspensión y producción de sedimentos del río Magdalena en la estación Calamar para las décadas 1972-2000 y 2000-2011 (A) y serie de tiempo de transporte en suspensión normalizado entre 1972 y 2011 (B-C).

es el sistema fluvial del continente americano con las tasas de erosión más altas por kilómetro cuadrado de área hidrográfica para el periodo 2005-2011.

Indicadores ambientales y económicos en el río Magdalena

El desempeño ambiental de Colombia en la última década se ha medido y registrado en varias bases de datos globales en términos de índices de desempeño, cambios forestales y conflictos ambientales. El índice de desempeño ambiental (*Environmental Performance Index- EPI*) de la Universidad de Yale clasifica a Colombia en el puesto 85 a nivel global, con una calificación general de 50,77 sobre 100 (*EPI*, 2014). En

las áreas de manejo y cambio en las coberturas de los bosques, como también de los recursos hídricos, las calificaciones de 26,26 y 4,6, respectivamente, dan muestra de la degradación ambiental de las cuencas hidrográficas. Por su parte, la base global de deforestación, *Global Forest Watch (GFW, 2014)*, indica que solo queda el 14 % de la cobertura forestal primaria en todo el país. El área total de deforestación en el 2012 fue de 197.000 ha. Por último, el Atlas Global de Justicia Ambiental (*EJA, 2014*) sitúa a Colombia en el puesto número dos de países con mayores conflictos ambientales. Los datos muestran que en el país han ocurrido 72 conflictos ambientales generados principalmente por las actividades extractivas de recursos mineros, biomasa forestal y energía fósil.

Con relación a las actividades de deforestación, el estudio global de cuencas fluviales del Instituto Mundial de los Recursos (WRI) (**Revenega, et al., 2000**), señala que la cobertura de bosques en la cuenca del Magdalena era del 90 % antes de los asentamientos humanos. Hoy en día, los bosques no superan el 10 % en cobertura de acuerdo con la evaluación de ecosistemas en la cuenca del Magdalena, trabajo realizado por el Instituto Humboldt y publicado en el libro *Los Sedimentos del Magdalena: Reflejo de la Crisis Ambiental* (**Restrepo, 2005**).

Los indicadores de deforestación en Colombia son alarmantes. La última evaluación de deforestación hecha por el Ideam entre los años 2000 y 2010 muestra una tasa anual de deforestación de 336.000 hectáreas por año, un área de pérdida forestal similar al área del departamento del Atlántico. Al comparar este valor con los datos de deforestación global publicados en el estudio de evaluación mundial de los bosques de la Organización para la Alimentación y la Agricultura de las Naciones Unidas (**FAO, 2010**), Colombia, que ocupa solo el 0,1 % del área continental del mundo, representa el 5 % de la deforestación global. En otras palabras, nuestro país está en los primeros 10 lugares de deforestación a nivel mundial. No cabe duda de que eso contribuye a la degradación de nuestros suelos, influye en la erosión e incrementa el transporte de sedimentos de los ríos colombianos, incluido el de su máximo exponente, el río Magdalena (**Restrepo, 2013**).

Al observar los indicadores económicos en la cuenca del Magdalena que generan cambio en el uso de los suelos, incluida la agricultura, la minería, la urbanización y la electricidad, es evidente que en términos de su contribución al PIB nacional, la agricultura, seguida por la urbanización, son las actividades de origen humano que han transformado en mayor escala los suelos de la cuenca del Magdalena. Estas transformaciones comenzaron en la década de los setenta en el sector agrícola y en los años ochenta con la extracción minera (Figura 7).

Diversas evaluaciones sobre la deforestación en países tropicales han resaltado cómo gran parte de la pérdida forestal en los trópicos se debe a la transformación de los suelos en zonas agrícolas. **Geist & Lambin (2002)** reportan que el 96 % de la tala de bosques en Latinoamérica se debe a las actividades agrícolas. En un reciente análisis de más de 117 estudios econométricos, **Ferretti-Gallón & Busch (2014)** encontraron que el 58 % de la deforestación global actual en los trópicos ocurre debido al mayor retorno económico de la agricultura y el pastoreo.

De acuerdo con el Atlas de Justicia Ambiental (**EJA, 2014**), existe una clara conexión entre el número e intensidad de los conflictos ambientales y el modelo económico extractivo de los últimos gobiernos en Colombia. La inversión foránea pasó de 1.444 millones de dólares en 1994 a 15.612 millones en el 2012. Por ejemplo, el sector

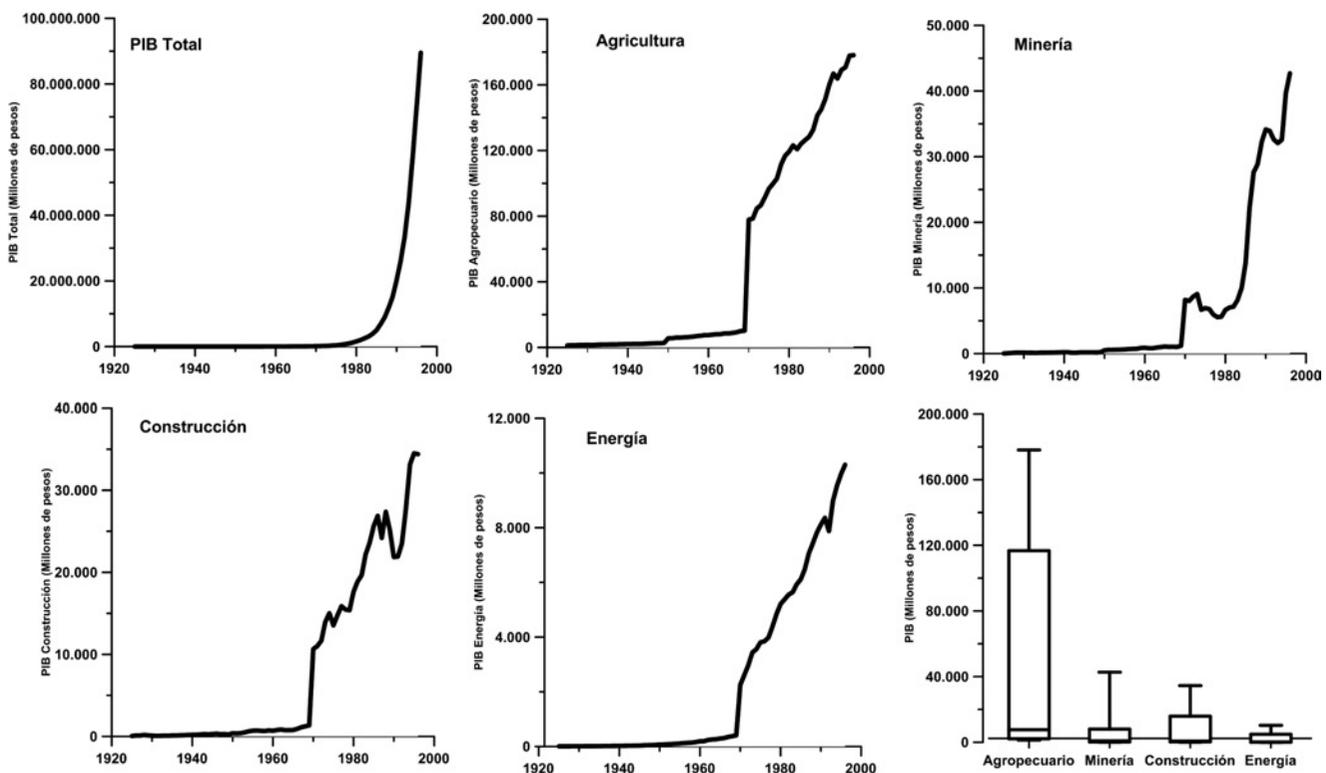


Figura 7. Contribución al PIB nacional de las actividades de origen humano que generan cambios en el uso de los suelos en la cuenca del río Magdalena para el periodo 1935-2000 (datos de indicadores económicos del Banco de la República).

extractivo de recursos naturales evidenció un incremento de 14 a 55 % en el mismo periodo. El sector minero aumentó su participación en el PIB nacional de 2 a 11 % entre los años 1979 y 2012. En general, el 64 % del total de las exportaciones del país en la última década se generó en el sector minero-energético.

No se han hecho análisis de los costos de la degradación de los suelos y, por ende, de la erosión en Colombia. En el reporte del Banco Mundial sobre las prioridades ambientales para la reducción de la pobreza en Colombia, **Sánchez-Triana, et al.** (2007) señalan que los costos de la erosión de los suelos podrían estar en el orden de los 2 billones por año. Sin embargo, los autores afirman que estos valores serían incluso mucho mayores debido a la escasez de bases de datos sobre los deslizamientos y las inundaciones y de otros cálculos asociados con los servicios ecosistémicos y de infraestructura. Por su parte, la ex Viceministra de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible, Adriana Soto (revista *Semana Sostenible*, junio de 2014), estimaba que los costos del deterioro de una hectárea de suelo son del orden de 5.000 dólares. Debido a que entre 1999 y 2010 se han deforestado cerca de 6 millones de hectáreas, el valor total de su restauración sería de cerca de 30 billones de dólares, aproximadamente el 8 % del PIB nacional del 2013.

Dados los indicadores económicos y de población, no sería desacertado afirmar que gran parte de estas realidades ambientales son el resultado principalmente de las actividades humanas en el Magdalena. De acuerdo con *The Nature Conservancy*, 86 % del PIB proviene de las actividades en la cuenca, representadas a escala nacional por el 75 % de la producción agrícola, el 70 % de la hidroelectricidad, el 90 % de la energía térmica y el 80 % de la producción de carbón. De hecho, 30 millones de habitantes están en la cuenca, es decir, cerca del 80 % de la población del país.

La figura 3S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/141/747>, resume las tendencias del transporte de sedimentos del río Magdalena para el periodo 1972-2011 en la estación de aforo más aguas abajo, Calamar, localizada antes de la confluencia con el Canal del Dique y con el delta en Bocas de Ceniza. Los datos de esta estación resumen el comportamiento general de los pulsos y tendencias de los aportes fluviales provenientes de las partes media y alta de la cuenca. Aunque no dan una medida de la variabilidad espacial aguas arriba, sí representan el comportamiento acumulado de todos los procesos de producción y de depósito de sedimentos.

En general, las tendencias ascendentes más representativas se dieron a mediados de los años setenta, a finales de los ochenta y noventa, y especialmente en la última década, del 2002 al 2011. Todos estos periodos coinciden con los incrementos en los indicadores económicos (Figura 7) y con el aumento en las tasas de deforestación en Colombia para el periodo 2005-2010 (Figura 1S).

Las implicaciones de la erosión del río Magdalena en las inundaciones de la Depresión Momposina: ¿cambio climático o actividades humanas?

La planicie aluvial de la Depresión Momposina, sobre la cual confluyen las descargas fluviales de los ríos y tributarios del Cauca, Magdalena y San Jorge, es una de las grandes zonas inundables del mundo. Se trata de una especie de “delta interior”, con una extensión de 2.850 km². Esta depresión tectónica, compuesta por sistemas de ciénagas, quebradas, caños y humedales, desempeña un papel regulador o de “amortiguador hídrico” de toda la región del bajo Magdalena. Estas llanuras de inundación se expanden al absorber el exceso de agua en el sistema durante las temporadas de invierno o lluvias intensas y se contraen a medida que liberan agua lentamente durante el verano o la estación más seca, con el fin de mantener el flujo de la corriente. La gran destrucción de los humedales y los planos de inundación del río Magdalena, producto de actividades humanas como la alteración hidráulica, el desvío de cauces para irrigación de zonas de agricultura, así como el aumento de las tasas de sedimentación causado por la minería del oro en el bajo Cauca, la construcción de obras civiles y los procesos erosivos en la parte media y alta de la cuenca del Magdalena, ha dado como resultado el deterioro de un mecanismo natural de control y regulación de los flujos extremos y las inundaciones. Gran parte de los eventos extremos de inundación en regiones como Mompox, Magangué, Calamar y Barranquilla están sujetos a la acción de esta “esponja fluvial”.

El problema de las inundaciones y su recurrencia en la Depresión Momposina se debe a la gran cantidad de sedimentos que se almacenan en esta región, producto de la erosión en el río Magdalena. Una cifra preliminar del estudio de la Universidad Eafit y la Universidad de Colorado indica que entre el 20 y 45 % de los sedimentos del sistema de los ríos Magdalena-Cauca-Cesar quedan retenidos en la Depresión cada año, una cifra que fluctúa entre 36 y 80 millones de toneladas anualmente. No cabe duda de que el impacto ambiental de la erosión disminuye la capacidad de carga hidrológica de las lagunas de la Depresión y La Mojana, y por lo tanto, genera eventos de inundación más pronunciados y recurrentes.

Las lluvias que se presentaron durante la ola invernal del periodo 2010-2011 fueron el resultado de la anomalía climática del fenómeno de la Niña y la localización de la banda nubosa de la zona de convergencia intertropical (**Hoyos, et al.**, 2013). Todavía existe gran controversia científica sobre si los cambios en la frecuencia y la magnitud de los eventos del Niño o la Niña en las últimas cinco décadas son resultado del cambio climático. De lo que no cabe duda alguna es de la capacidad de regulación hídrica que tienen los suelos y los bosques. En zonas andinas con relieve muy pronunciado, los bosques y sus suelos son la esponja hídrica que almacena el exceso de precipitación

y amortigua de forma natural la escorrentía que fluye en el ciclo hidrológico hacia los ríos. En estos sistemas montañosos de altas pendientes, la remoción de la cobertura forestal deja expuestos los suelos a la acción de las lluvias y al lavado activo o erosión superficial. En otras palabras, al remover la vegetación, los excesos hídricos en las cuencas fluviales no son filtrados y la escorrentía o caudal se presenta de forma errática o en pulsos, ocasionando las inundaciones de carácter extremo aguas abajo y el incremento en los sedimentos transportados desde las zonas activas de erosión.

Los análisis de las tendencias de los aportes fluviales en la estación Calamar demuestran que los incrementos en el caudal y el transporte de sedimentos del Magdalena han sido más pronunciados durante la última década (Tabla 5, Figuras 2S, 6 y 3S). Estos resultados coinciden con la evaluación general de los aportes de los ríos del Caribe colombiano, los cuales han presentado aumentos significativos en el caudal durante el periodo posterior al año 2000 (Restrepo, *et al.*, 2014). Por lo tanto, los ríos que drenan los Andes del norte están experimentando ascensos en los caudales sin que sus cuencas muestren aumentos interanuales en los valores de precipitación. El análisis de las tendencias de precipitación en Colombia (Carmona & Poveda, 2014) indica que en la región central de los Andes no existe una tendencia uniforme de aumento o reducción de la precipitación. Así, la hipótesis de que los ríos están transportando mayores niveles de escorrentía debido al cambio climático está aún por comprobarse.

Para entender si las tendencias interanuales en el caudal y el transporte de sedimentos tienen relación con el cambio climático, se deben analizar las series de tiempo de la precipitación total y de la frecuencia e intensidad de los episodios extremos de precipitación durante los últimos 50 años en cada subcuenca tributaria del Magdalena. Para relacionar espacial y temporalmente las tasas de cambio en el caudal y el transporte de sedimentos desde la cuenca del Magdalena con los indicadores de variabilidad climática como la precipitación, la temperatura del aire y los caudales, se deberían analizar los resultados recientes de las tendencias de largo plazo de series hidroclimáticas en Colombia, incluidos los de Carmona & Poveda (2014).

En conclusión, los problemas ambientales de gran parte del país son transferidos aguas abajo y depositados en la Depresión Momposina y en La Mojana en términos de aportes de agua, sedimentos y contaminantes. La cuenca Magdalena-Cauca requiere un sistema integrado de análisis y control ambiental que incluya componentes como la deforestación, la erosión de suelos, el transporte de sedimentos y las estrategias de control y mitigación de inundaciones. Este modelo integrado, que conciba la cuenca hidrográfica como un sistema continuo desde aguas arriba hasta su desembocadura en el Caribe, daría las pautas para entender hidráulicamente el sistema de inundación y su proyección en el tiempo, información prioritaria para

los planes de ordenamiento regional y ambiental. ¿Cómo controlar las inundaciones? ¿Por qué se han vuelto tan extremas? ¿Por qué la Depresión y La Mojana se inundan con más frecuencia que antes? ¿Hasta cuándo seguirá este comportamiento? ¿Se intensificarán las inundaciones en el futuro? ¿Cuánto tiempo le queda a la Depresión Momposina para llenarse de sedimentos? ¿Cuáles serían las implicaciones futuras de esta situación? Las respuestas a estas preguntas que, por supuesto, no se conocen aún, serían la base para elaborar los planes nacionales de ordenamiento ambiental y mitigación de desastres.

El cambio climático y la degradación ambiental en Colombia no dan espera. Hay que empezar ya a generar las bases científicas antes de hacer obras hidráulicas y seguir enterrando miles de millones de pesos en la Depresión y La Mojana al mismo ritmo, o mayor, que la acumulación de los sedimentos provenientes de la erosión del río Magdalena.

Agradecimientos

Los estudios sobre las causas de la erosión en la cuenca del río Magdalena han sido financiados por Colciencias (2004-2008). Se ha contado con fondos de la NASA para la simulación del transporte de sedimentos mediante el proyecto *Inter-disciplinary Research in Earth Science Program* (NNH06ZDA001N-IDS) (2009-2010) con la Universidad de Colorado en Boulder y el proyecto de la Unesco sobre Ríos Tropicales, IGCP 582 (2007-2013). Los resultados presentados en este artículo sobre la simulación del aporte de la deforestación en el transporte de sedimentos de la cuenca del Magdalena para el periodo 1980-2010 está financiado por el proyecto actual titulado “La erosión en el río Magdalena debida a la deforestación, 1950-2010: Tasas históricas y simulación”, financiado por el Fondo para la Investigación de la Ciencia y la Tecnología del Banco de la República (No.3.276, periodo 2014-2015).

Información suplementaria

Figura 1S. Mapas de coberturas boscosas en la cuenca del Magdalena y en Colombia para los periodos (A) 2000, (B) 2005 y (C) 2012 (tomado de Restrepo 2005, TNC 2012, IDEAM 2013). También se muestran las áreas de deforestación en la cuenca durante el periodo 2005-2010 con base en el análisis de deforestación IDEAM-REED en el 2014 (D).

Figura 2S. Tendencias del transporte de sedimentos del río Magdalena en Calamar para los periodos 1972-2011 (arriba), 2000-2011 (centro) y 2005-2011 (abajo).

Figura 3S. Serie de tiempo de transporte de sedimentos en suspensión del río Magdalena en la estación Calamar durante el periodo 1972-2011, con los valores de transporte promedio antes y después del año 2000 y para el periodo 2005-2011.

Conflicto de intereses

El autor declara que no tiene ningún conflicto de intereses.

Bibliografía

- Ahnert, F.** 1970. Functional relationships between denudation, relief and uplift in large mid-latitude drainage basins. *American Journal of Science* **268**: 243-263.
- Ahnert, F.** 1984. Local relief and the height limits of mountain ranges. *American Journal of Science*. **284**: 1035-1055.
- Bonachea, J., Viola, M., Bruschi, M.A., Hurtado, L., Forte, L.M., da Silva, M., Etcheverry, R., Cavallotto, J., Marcilene, F., Dantas, O., Lázaro, V., Zuquette, M.A., Bezerra, O., Remondo, J., Rivas, V., Gómez-Arozamena, J., Fernández, G., Cendrero, A.** 2010. Natural and human forcing in recent geomorphic change; case studies in the Rio de la Plata basin. *Science of the Total Environment*. **408**: 2674-2695.
- Bruijnzeel, L.** 1990. Hydrology of moist tropical forest and effects of conversion: a state of the knowledge. UNESCO: **224**.
- Carmona, A.M., Poveda, G.** 2014. Detection of long-term trends in monthly hydro-climatic series of Colombia through Empirical Mode Decomposition. *Climate Change*. doi 10.1007/s/10584-013-1046-3.
- Cendrero, A., Rivas, V., Remondo, J.** 2004. Influencia humana sobre los procesos geológicos superficiales; consecuencias ambientales. En Naredo, J.M., Ed., *Incidencia de la especie humana sobre la Tierra*. Colección Economía y Naturaleza, Fundación César Manrique, Lanzarote.
- Cendrero, A., Remondo, J., Bonachea, J., Rivas, V., Soto J.** 2006. Sensitivity of landscape evolution and geomorphic processes to direct and indirect human influence. *Geogr Fis Geodin Quatern*. **29**: 125-137.
- Douglas, I.** 1967. Man, vegetation and the sediment yield of rivers. *Nature*. **215**: 925-928.
- Dunne, T.** 1979. Sediment yield and land use in tropical catchments. *Journal of Hydrology*. **42**: 281-300.
- EJA-Environmental Justice Atlas.** 2014. <http://ejatlas.org/>.
- EPI-Environmental Performance Index.** 2014. <http://epi.yale.edu/epi>.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).** 2010. State of the World's forests 2009. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Report. **117**.
- Ferretti-Gallon, K., Busch, J.** 2014. What drives deforestation and what stops it? A meta-analysis of spatially explicit econometric studies. Center for Global Development Working Paper. **361**.
- Fournier, F.** 1960. Climat et erosion: la relation entre l'érosion du sol par l'eau et les précipitations atmosphériques. Presse Universitaire de France. **201**.
- Geist, H.J., Lambin, E.F.** 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *Bioscience*. **52**: 143-150.
- GWF-Global Forest Watch.** 2014. <http://www.globalforestwatch.org/>.
- Harrison, C.G.A.** 2000. What factor controls mechanical erosion rates? *International Journal in Earth Sciences*. **531**.
- Higgitt, D., Lu, X.** 2001a. Sediment delivery to the three gorges: 1. Catchment controls. *Geomorphology*. **41**: 143-156.
- Higgitt, D., Lu, X.** 2001b. Sediment delivery to the three gorges: 2. Local response. *Geomorphology*. **41**: 157-169.
- Holeman, J.N.** 1968. Sediment yield of major rivers of the world. *Water Resources Research*. **4**: 737-747.
- Hovius, N.** 1998. Controls on sediment supply by large rivers. En: *Relative Role of Eustasy, Climate, and Tectonism in Continental Rocks*. SEPM (Society of Sedimentary Geology) Special Publication. **59**: 3-16.
- Hoyos, N., Escobar, J., Restrepo, J.C., Arango, A.M., Ortiz, J.** 2013. Impact of the 2010–2011 La Niña Phenomenon in Colombia, South America: The human toll of an extreme weather event. *Appl. Geogr.* **39**: 16-25.
- Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales-IDEAM.** 2011. Memoria técnica de la cuantificación de la deforestación histórica nacional -escalas gruesa y fina. Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales-IDEAM. **91**.
- Jansson, M.B.** 1982. Land erosion by water in different climates. Uppsala, Unga Rapport 57, Department of Physical Geography, Uppsala University. **151**.
- Jansen, J.M.L., Painter, R.B.** 1974. Predicting sediment yield from climate and topography. *Journal of Hydrology*. **21**: 371-380.
- Kettner, A., Restrepo, J.D., Syvitski, J.P.M.** 2010. Simulating spatial variability of sediment fluxes in an Andean drainage basin, the Magdalena River. *Journal of Geology*. **118**: 363-379.
- Kjerfve, B., Wiebe, W., Restrepo, J.D., Kremer, H., Salomons, W.** 2002. CariBas – The Caribbean Basins Perspective. En: Kjerfve, B., Kremer, H., Salomons, W., Crossland, J.M. Eds. *CariBas – Activities in River Catchments and their Impacts on Coastal Systems in the Caribbean*. LOICZ-IGBP Report. **27**: 3-28.
- Krishnaswamy, J., Halpin, D., Ritcher, D.** 2001. Dynamics of sediment discharge in relation to land-use and hydro-climatology in a humid tropical watershed in Costa Rica. *Journal of Hydrology*. **253**: 91-109.
- Langbein, W.B., Schumm, S.A.** 1958. Yield of sediment in relation to mean annual precipitation. *Transactions of the American Geophysical Union*. **39**: 1076-1084.
- Ludwig, W., Probst, J.** 1998. River sediment discharge to the oceans: Present controls and global budgets. *American Journal of Science*. **298**: 265-295.
- Meybeck, M.** 2002. Water quality in river systems. En: Goudie, D., Ed., *Environmental Change and Human Society*. Oxford University Press.

- Milliman, J.D., Syvitski, J.P.M.** 1992. Geomorphic/tectonic control of sediment transport to the ocean: the importance of small mountainous rivers. *Journal of Geology*. **100**: 525-544.
- Ohmori, H.** 1983. Erosion rates and their relation to vegetation from view point of world-wide distribution. *Bulletin of the Department of Geography-University of Tokyo*. **15**: 77-91.
- Pinet, P., Souriau, M.** 1988. Continental erosion and large-scale relief. *Tectonics*. **7**: 563-582.
- Restrepo, J.D., Kjerfve, B.** 2000a. Water discharge and sediment load from the western slopes of the Colombian Andes with focus on Rio San Juan. *Journal of Geology*. **108**: 17-33.
- Restrepo, J.D., Kjerfve, B.** 2000b. Magdalena River: Inter-annual variability (1975-1995) and revised water discharge and sediment load estimates. *Journal of Hydrology*. **235**: 137-149.
- Restrepo, J.D., Kjerfve, B.** 2002. River Discharge, Sediment Load, and Sediment Yield Estimates for the Magdalena River and Other Caribbean Rivers of Colombia: Environmental Implications. En: Kjerfve, B., Kremer, H., Salomons, W., Crossland, J.M., Eds., *CariBas - Activities in River Catchments and their Impacts on Coastal Systems in the Caribbean*. LOICZ-IGBP Report. **27**: 86-97.
- Restrepo, J.D.** 2005. Los Sedimentos del Río Magdalena: Reflejo de la Crisis Ambiental. Fondo Editorial Universidad EAFIT. **267**.
- Restrepo, J.C., Restrepo, J.D.** 2005. Efectos Naturales y Antrópicos en la Producción de Sedimentos en la Cuenca del Río Magdalena. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales*. **29**: 239-254.
- Restrepo, J.D., Syvitski, J.P.M.** 2006. Assessing the Effect of Natural Controls and Land Use Change on Sediment Yield in a Major Andean River: The Magdalena Drainage Basin, Colombia. *Ambio: a Journal of the Human Environment*. **35**: 44-53.
- Restrepo, J.D., Kjerfve, B., Restrepo, J.C., Hermelin, M.** 2006a. Factors Controlling Sediment Yield from a Major South American Drainage Basin: The Magdalena River, Colombia. *Journal of Hydrology*. **316**: 213-232.
- Restrepo, J.D., Zapata, P., Díaz, J.M., Garzón, J., García, C.** 2006b. Fluvial Fluxes into the Caribbean Sea and their Impact on Coastal Ecosystems: The Magdalena River, Colombia. *Global and Planetary Change*. **50**: 33-49.
- Restrepo, J.D.** 2008. Applicability of LOICZ Catchment-Coast Continuum in a Major Caribbean Basin: The Magdalena River, Colombia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **77**: 214-229.
- Restrepo, J.D., López, S.A., Restrepo, J.C.** 2009. Geomorphic factors controlling sediment yield in the Andean rivers of Colombia. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*. **16**: 79-92.
- Restrepo, J. D.** 2012. Assessing the effect of sea-level change and human activities on a major delta on the Pacific coast of northern South America: The Patía River. *Geomorphology*. doi:10.1016/j.geomorph.2012.02.004.
- Restrepo, J.D., Kettner, A.** 2012. Human induced discharge diversion in a tropical delta and its environmental implications: the Patía River, Colombia. *Journal of Hydrology*. **424**: 124-142.
- Restrepo, J.D.** 2013. The perils of human activity on South American deltas: Lessons from Colombia's experience with soil erosion. En: *Deltas: Landforms, Ecosystems and Human Activities*. En Proceedings of HP1, IAHS-IAPSO-IASPEI Assembly, IAHS Publ. **358**.
- Restrepo, J., Ortíz, J.C., Pierini, J., Schrottke, K., Maza, M., Otero, L., Aguirre, J.** 2014. Freshwater discharge into the Caribbean Sea from the rivers of Northwestern South America (Colombia): Magnitude, variability and recent changes. *Journal of Hydrology*. **509**: 266-281.
- Revenga, C., Brunner, J., Henninger, N., Kassem, K., Payne, R.** 2000. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Freshwater Systems. World Resource Institute, 65. <http://www.wri.org/wr2000>.
- Rivas, V., Cendrero, A., Hurtado, M., Cabral, M., Giménez, J., Forte, L., del Río, L., Cantú, M., Becker, A.** 2006. Geomorphic consequences of urban development and mining activities; an analysis of study areas in Spain and Argentina. *Geomorphology*. **73**: 185-206.
- Sánchez-Triana, E., Ahmed, K., Awe, Y.** 2007. Prioridades ambientales para la reducción de la pobreza en Colombia: un análisis ambiental del país para Colombia. Informe del Banco Mundial, Direcciones para el desarrollo, medio ambiente y desarrollo sustentable. Report No. **38610**: 522.
- Syvitski, J.** 2003. Supply and flux of sediment along hydrological pathways: Research for the 21st century. *Global and Planetary Change*. **810**: 1-11.
- Syvitski, J.P.M., Milliman, J.D.** 2007. Geology, Geography, and Humans Battle for Dominance over the Delivery of Fluvial Sediment to the Coastal Ocean. *The Journal of Geology*. **115**: 1-19.
- Syvitski, J.P.M., Kettner, A.J.** 2011. Sediment Flux and the Anthropocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. **369**: 957-975.
- Stallard, R.** 1988. Weathering and erosion in the humid tropics. En: Lerman, A., Meybeck, M., Eds., *Physical and Chemical Weathering in Geochemical Cycles*. Kluwer Academic Publishers: p. 225-246.
- Summerfield, M.A., Hulton, N.J.** 1994. Natural controls of fluvial denudation in major world drainage basins. *Journal of Geophysical Research*. **99**: 13871-13884.
- Yue, S., Pilon, P., Cavadias, G.** 2002. Power of the Mann-Kendall and Spearman's rho test to detecting monotonic trends in hydrological series. *Journal of Hydrology*. **259**: 254-271.
- Verstraeten, G., Poesen, J.** 2001. Factors controlling sediment yield from small intensively cultivated catchments in a temperate humid climate. *Geomorphology*. **40**: 123-144.

- Verstraeten, G., Poesen, J., de Vente, J., Koninckx, X.** 2003. Sediment yield variability in Spain: A quantitative and semiquantitative analysis using reservoir sedimentation rates. *Geomorphology*. **50**: 327-348.
- Vörösmarty, C.J., Meybeck, M.** 2000. Riverine transport and its alteration by human activities. *IGBP Newsletter*. **39**: 24-29.
- Walling, D.E.** 1999. Linking land use, erosion and sediment yields in river basins *Hydrobiologia*. **410**: 223-240.
- Walling, D.E., Fang, D.** 2003. Recent trends in suspended sediment loads of the world's rivers. *Global and Planetary Change*. **39**: 111-126.
- Wilson, L.** 1973. Variations in mean annual sediment yield as a function of mean annual precipitation. *American Journal of Science*. **273**: 335-349.
- Yang, S.L., Zhao, Q.Y., Baelkin, I.M.** 2002. Temporal variation in the sediment load of the Yangtze River and the influences of human activities. *Journal of Hydrology*. **263**: 56-71.

Coda waves' tomography for surficial exploration

Carlos Alberto Vargas-Jiménez¹, Alvaro O. Pedroza-Rojas^{1,2}, Alexander Caneva-Rincón³

¹Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá, Colombia

²Universidad Francisco de Paula Santander, Cúcuta, Colombia

³Universidad Antonio Nariño, Bogotá, Colombia

Abstract

This work extrapolates the application of coda-waves' imaging, in order to determine lateral anomalies of attenuation for surficial targets, and providing experimental elements that justify its use in an economic way with a relatively good resolution. A numerical procedure for the spatial inversion of the attenuation, inside a small region, has been established. The numerical effectiveness of the inversion was evaluated carrying out a field experiment, which detects, based on attenuation contrasts, the presence of a tunnel built in the Colombian Eastern Cordillera. The experimental work allows the validation of the proposed method, and the acquisition of associated information about the geotechnical conditions at the experimental site.

Key words: Coda waves, attenuation, scattering, tomography, surficial exploration.

Tomografía de ondas coda para exploración superficial

Resumen

En este trabajo se extrapola la aplicación de estimación de imágenes a partir de ondas Coda, en busca de definir anomalías laterales de atenuación relacionadas con objetivos superficiales y suministrando elementos experimentales que justifican su uso de manera económica con una relativamente buena resolución. Se presenta un procedimiento numérico para la inversión espacial de la atenuación para un volumen o región pequeña. La efectividad numérica de la inversión fue evaluada mediante un experimento de campo, que basado en contrastes de atenuación, detecta la presencia de un túnel construido en la Cordillera Oriental de Colombia. El trabajo experimental permite la validación del método propuesto, así como la manera en que fueron adquiridos los datos alrededor de un propósito geotécnico.

Palabras clave: ondas coda, atenuación, dispersión, tomografía, exploración superficial.

1. Introduction

Inelastic attenuation is the energy loss that seismic waves suffer while they propagate through a medium. In a seismogram the attenuation is represented by the amplitude reduction, caused by geometric spreading, intrinsic attenuation due to the medium anelasticity, scattering associated with the inhomogeneities, among other factors. The end part of a seismogram of short period, normally in the frequency range between 1 and 50 Hz, is called "coda" or "seismic coda waves". The coda is an important feature of seismograms of local earthquakes. Short period coda waves coming from nearer earthquakes became a subject of detailed study since mid the past century. Estimates of scattering and absorption parameters of the Earth can be derived from coda observations.

The seismic coda depends on the composition of the medium between the seismic station and event location, independently of the energy released in the earthquake or elastic perturbation (Aki & Chouet, 1975). Its duration is an increasing function of the magnitude of the event, and

corresponds to approximately 60% of the seismogram (Lee *et al.*, 1972). Snieder (2006) remarks that "coda waves are sensitive to changes in the subsurface because the strong scattering generated by the heterogeneity of the medium and the repeated sampling of waves along a limited region of space". Therefore, the analysis of "the coda of seismograms" is important because brings information about the medium crossed by these seismic waves.

Different works have been carried out to demonstrate and to apply the capability of the coda waves to reconstruct the attenuating structure of subsoil. For example, the quality factor Q_c (which characterizes the attenuation) has been estimated to assess the effect of tectonic and seismic activity in the NW Himalayas (Kumar *et al.*, 2005). In that work the authors observed that the quality factor of the coda waves is

*Corresponding author:

Carlos Alberto Vargas Jimenez, cavargasj@unal.edu.co

Recibido: 16 de enero de 2015

Aceptado: 26 de abril de 2015

strongly dependent on frequency, which indicates that the region is tectonically active and may incorporating large crustal heterogeneities.

In Colombia has been emphasized its use in the determination of temporary contrasts of attenuation associated with eruptive processes (Londoño & Sudo, 2002), and to identify the spatial contrast of attenuation at regional level (Vargas, 1999; Ugalde *et al.*, 2002; Vargas *et al.*, 2004; Vargas & Mann, 2013). Nevertheless its seismological use has not been applied extensively in terms of a spatial characterization of geotechnical purposes.

The use of coda waves for geotechnical purposes have been applied in several cities. For example, after the Calima earthquake (Colombia, February 8, 1995, $M_L = 6.6$) a geotechnical zonation was carry out in Pereira city. Spectra of the coda waves allowed the observation of contrasts of amplification, the identification of the dependency on the frequency and dominant periods of 0.5 s in fluvio-lacustrine formations and anthropic landfills, while the deposits of volcanic ash did not offer clarity about dependency on frequency, neither on dominant period (Carvajal & Vargas, 2001). Vargas *et al.* (2001), obtained the transfer function “Soft Formations/Rock” in two places of the Armenia city using neural networks. In Vargas *et al.* (2001) coda waves associated to three-dimensional accelerographic records from aftershocks of the Armenia earthquake (Colombia, January 25, 1999, M_w

= 6.2) were used. A similar pattern with seismic coda waves of earthquakes in the region of Guerrero (Mexico) was applied in order to obtain the transfer function of the shallow formations of Mexico City (Vargas & Cuenca, 2003).

Despite the good information that provides the analysis of coda waves, is not common to find examples that evaluate its aptitude to *define* lateral variation of geotechnical properties. An explanation of such situation seems to be the relative good availability of other methods as seismic techniques (refraction and reflection) and electromagnetic arrays (GPR), which offer 2D images of relatively acceptable quality for geotechnical purposes. On the other hand, 3D tomography images have been associated with intensive computational processes that could lead to misinterpretations when there is not additional information from other techniques.

This work extrapolates the application of coda waves using tomography in order to determine lateral anomalies of attenuation for geotechnical purposes, and providing experimental elements that justify its use in an economic way with a relatively good resolution.

2. Geotectonic frame

Colombia is located in the northwest corner of the South American. It is a region of high seismic activity as result, mainly, of the convergence of three lithospheric plates: Nazca, South America and Caribbean. Figure 1 shows that Colombia's topography is dominated by the Andean

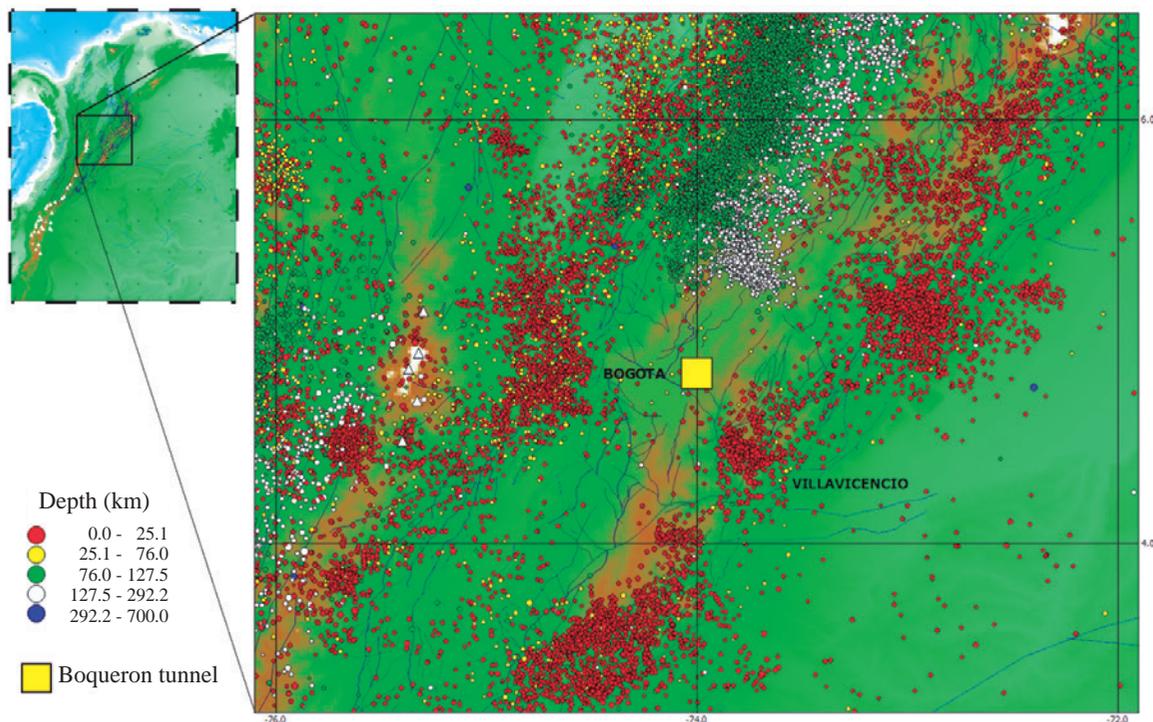


Figure 1. Location of the study area. Figure on the left-upper corner shows the Colombian map with topography and main tectonic features. Right map shows the study area (area around the Boqueron tunnel near to Bogota) and seismicity located in the Eastern Cordillera and reported by the National Seismological Network of Colombia. White triangles correspond to active volcanos.

Cordillera that is crossed by an intricate system of faults. Seismicity along the Andean region is coming from different sources, e.g. subduction, surficial active faults, volcanoes and anthropogenic events. Nevertheless, seismicity near to Bogota and the study area (the Boqueron tunnel) is sparse and with low recurrence.

The study area of this work is located on the Eastern Cordillera, which is the eastern branch of the Andean Cordillera in Colombia. The experimental site was located near the northern entrance to the “Boquerón” tunnel (known also as the “Argelino Duran Quintero” tunnel), which is located on the road that connects Bogotá and Villavicencio cities. This road crosses different rock units and geological structures of the Eastern Cordillera, thus explaining the variation in the geomechanical behavior observed at different sections during rainfall events.

At the exit from Bogotá, the road passes through rocks belonging to the so-called Guaduas and Bogotá Paleogene formations, comprising shales covered in several sectors by fluvio-glacial deposits. In the vicinity of the Boquerón tunnel, sandstones with intercalated shales are present, which form part of the “Arenisca Dura” Formation of the Guadeloupe Group - Upper Cretaceous age (Lobo-Guerrero, 1992).

The experimental site (“Boqueron” tunnel) is located relatively close to the “Piedemonte Llanero” fault system. A recent and relevant earthquake is associated to the activity of this geological structure. The so-called “Quetame” earthquake, on May 24, 2008, 55 km south-east of Bogotá, 30 km depth, and $M_L = 5.5$, hit the central-eastern region of Colombia and seriously affected the neighboring localities, including Bogotá city, and the road, which connects Bogotá and Villavicencio cities (where the tunnel is located). No structural damage of the tunnel was reported regarding this event.

3. Attenuation parameters

The quality factor Q is a dimensionless parameter of measurement of the attenuation of seismic waves. Its inverse, that is the specific factor of attenuation, is defined as:

$$\frac{2\pi}{Q} = \frac{\Delta E}{E} \tag{1}$$

where, ΔE represents the energy of a harmonic excitation, dissipated by cycle, in a certain volume, and E is the stored elastic energy during the same cycle. In contrast to the previous parameter, the attenuation factor γ is defined as the coefficient of inelasticity with respect to the distance:

$$\gamma = -\frac{dA/A}{dr} \tag{2}$$

It means the relative variation of the amplitude with respect to the distance due to anelastic effects. Integrating Eq. 2 we obtain:

$$A = A_0 e^{-\gamma(r-r_0)} \tag{3}$$

This equation represents the variation of the amplitude A of the seismic wave with the distance r , being A_0 and r_0 initial constants. Q and γ can be related to the equation of energy of a harmonic movement:

$$E = \frac{1}{2} kA^2 \tag{4}$$

where k is the elastic constant, and A is the amplitude of the movement. Calculating the $\frac{\Delta E}{E}$ ratio from (4), and replacing (1) we obtain:

$$\frac{dA}{A} = -\frac{\pi}{QT} dt \tag{5}$$

Here we consider that ΔE in (1) represents the energy loss, which is, for this reason, a negative quantity. The obtaining of (5) supposes the following approach, valid for the case of not perfectly elastic behavior or weak dissipation:

$$\frac{\Delta A}{T} \cong -\frac{dA}{dt} \tag{6}$$

Integrating (5) and considering that $T = 2\pi/\omega$, being T the period, and ω the angular frequency, we obtain:

$$A = A_0 e^{-\frac{\omega}{2Q}(t-t_0)} \tag{7}$$

Eq. (7) represents the variation of the amplitude of the seismic wave with time, where A_0 and t_0 are constants. Comparing (3) and (7) it is observed that γ and Q take into account the effects of the energy absorption on the amplitude of the movement. γ evaluates the energy variation in space, whereas Q considers the time variation of the energy in a point. Equating these equations and considering that the energy is propagating with velocity v , we obtain:

$$\gamma = \frac{\pi f}{Qv} \tag{8}$$

Taking into consideration the phenomenon of attenuation in time, Dainty (1981) determined that the overall attenuation of coda waves is the sum of the contributions of intrinsic absorption $1/Q_i$, and the attenuation by scattering $1/Q_s$, and proposed the following expression:

$$\frac{1}{Q} = \frac{1}{Q_i} + \frac{1}{Q_s} \tag{9}$$

This expression can be rewritten as:

$$\frac{1}{Q(\omega)} = \frac{1}{Q_i} + \frac{g\nu}{\omega} \tag{10}$$

being g the coefficient of relaxation. This expression has been questioned when it is used supposing that the intrinsic absorption is independent of the frequency.

4. Modeling of Q by means of hypothesis of single scattering

4.1. Basic concepts

The proposals of modeling the quality factor Q of Coda, or Coda Q , have evolved from the first ideas raised by Aki (1969) that supposed that coda waves propagate in homogeneous and isotropic medium, with heterogeneities located randomly and uniformly distributed, and where source and receiver are coincident. This model, based on weak relaxation, is known as Model of Single Backscattering, and was the point of inspiration of some proposed methods later. This theory is based on the fact that the *power spectrum* of *coda waves* can be expressed as:

$$P(\omega, t) = S(\omega) \cdot C(\omega) \cdot R(\omega) \quad (11)$$

where, $S(\omega)$ has information about the focal parameters, $C(\omega)$ about the region characteristics, and $R(\omega)$ about the conditions and system of registry. This equation is valid for $t > 2t_\beta$, being t_β the time of arrival of S -waves (Rautian & Khalturin, 1978). The form of $P(\omega, t)$ was expressed by Aki and Chouet (1975) in its model of Single Backscattering under the following premises:

1. Coda is composed by S -waves.
2. The effects due to multiple scattering are not taking into account.
3. The scatterers are distributed on uniform and random form.
4. The propagation medium is uniform, and is limited only in the surface.

In a system of ideal registry, the effect of the term $R(\omega)$ in (11) can be neglected. We suppose that $\phi = (\omega|r)$ is the Fourier Transform of the displacement due to waves that have undergone some process of scattering with some single heterogeneity located at a distance r ; $\phi = (\omega|r)$ depends on the seismic source as well as on the scatter. Supposing an uniform and random distribution of heterogeneities responsible for scattering the waves, and taking $N(r)$ as the number of scatters within a radius r around the station, then the number of heterogeneities in a region limited by the interval $(r, r + \Delta r)$ will be $(\frac{dN}{dr})\Delta r$. In this case, the waves that travel toward the receiver, originated on scatters located in the interval $(r, r + \Delta r)$, will have to arrive at the station in a time interval $(t, t + \Delta t)$, where $\Delta t = 2\Delta r / v$. For a large distance range Δr (such that the corresponding Δt is greater than the duration of the travel of a wave that has undergone the scattering in a single heterogeneity, and for a random distribution of heterogeneities) the sum of the energy obtained by arrivals of waves at the receiver after undergoing scattering, in heterogeneities, for $(t, t + \Delta t)$, will have to be equal to Δt times the density of the *power spectrum* of *coda waves*. Therefore, we can write:

$$P(\omega, t)\Delta t = \sum_{r < r_n < r + \Delta r} |\phi_n(\omega)|^2 = \frac{dN}{dr} \Delta r |\phi(\omega|r)|^2 \quad (12)$$

where, r_n is the distance from the n^{th} scatterer to the registry station. If now we considered that this phenomenon takes place for internal waves, we can consider a density \mathcal{E} of scatters by volume unit. The number of heterogeneities within a spherical region in the radius interval $(r, r + \Delta r)$ is:

$$\left(\frac{dN}{dr}\right)\Delta r = 4\pi r^2 \mathcal{E} \Delta r \quad (13)$$

Thus, it is possible to rewrite (12) as:

$$P(\omega | t)\Delta t = |\phi(\omega | r)|^2 4\pi r^2 \mathcal{E} \Delta r \quad (14)$$

If additionally we consider the effect of geometric expansion of the seismic waves, the *power spectrum* of amplitude of the coda waves depends on the traveled distance, according to the expression:

$$|\phi(\omega | r)| = |\phi(\omega | r_0)| \left(\frac{r_0}{r}\right)^2 \quad (15)$$

Besides the geometric expansion, the related anelastic attenuation in (1), (5) and (7) allows Eq. 15 be rewritten as:

$$|\phi(\omega | r)| = |\phi(\omega | r_0)| \left(\frac{r_0}{r}\right)^2 e^{-\left(\frac{\omega t}{2Q}\right)} \quad (16)$$

Taking (14) and (16) with $r = vt/2$ and $\Delta r = v\Delta t/2$, the expression for the *density of the power spectrum* of *coda waves* is obtained for internal waves that have undergone scattering with some heterogeneity of the medium:

$$P(\omega, t) = |\phi(\omega | r_0)|^2 8r_0^4 \pi \mathcal{E} v^{-1} t^{-2} e^{-\left(\frac{\omega t}{Q}\right)} \quad (17)$$

In this way, $P(\omega, t)$ can be expressed in a simplified way as:

$$P(\omega, t) = \frac{\beta}{2} g(\pi) |\phi_0(\omega | r)|^2 \quad (18)$$

where, β is the velocity of S -waves, $g(\pi)$ is the directional scattering coefficient, defined as 4π times the fractional energy loss due to the relaxation of primary waves per unit of distance, measured from the direction of propagation of the wave. Combining the equations (16) and (18), taking into account the attenuation effect in the *propagation from the scatter* to the *station*, and by linearization, we obtain:

$$\ln[t^2 A_{obs}(f | r, t)] = C - Q_c^{-1} 2\pi f t \quad (19)$$

where, C is a constant with respect to t , and $A_{obs}(f | r, t)$ the amplitude of the registry, previously filtered at frequency f . In this way, Q_c^{-1} can be found by a single linear regression.

The previous model was extended by Sato (1977) to the case when source and receiver were not coincident. His model, called Model of Single Isotropic Scattering supposes three-dimensional, infinite and perfectly elastic medium in which the scatters are distributed randomly in a homogenous medium. In this model, the distribution of heterogeneities

is characterized by the average free-path L_s , which is determined by the probability that a primary wave has to undergo a scattering by a heterogeneity of the medium. This probability, of dimension L^{-1} , is equal to the inverse one of the average free-path and is named the turbidity g . In addition, the source is placed at the origin, the receiver is located at a distance r from origin, and the i^{th} scatterer at distances r_i from source.

In such conditions, the energy density of the scattered wave by i^{th} heterogeneity E_s^i , without considering the second order and higher terms in the estimation of σ (effective cross section of the scattering process), and at the frequency f ($f = \frac{1}{T} \approx \frac{\omega}{2\pi}$), can be expressed as:

$$E_s^i(\vec{r}, f|t) = \frac{n_0 \sigma}{(4\pi)^2} v^{-1} \frac{1}{r_1^2 r_2^2} L\left(t - \frac{r_1 + r_2}{v} | f\right) \quad (20)$$

r, r_1, r_2 as shown in Figure 2. $L(t|f)$ is the power spectral density generated at the source, and n_0 is the density of scatterers distributed homogeneously.

The energy density of all the waves that have undergone a single scattering is equal to the sum of all scalar densities, E_s^i , thus:

$$E_s(\vec{r}, f|t) = \frac{n_0 \sigma}{(4\pi)^2} v^{-1} \int \frac{1}{r_1^2 r_2^2} L\left(t - \frac{r_1 + r_2}{v} | f\right) dV \quad (21)$$

The integral is extended over the whole volume of the medium.

This equation can be written as:

$$E_s(\vec{r}, f|t) = n_0 \sigma \int_{-\infty}^{\infty} G_s(\vec{r}, t-t') L(t'|f) dt' \quad (22)$$

where, G_s is the Green's function defined as:

$$G_s(r, t) = \frac{1}{(4\pi)^2 v} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{r_1^2 r_2^2} \delta\left(t - \frac{r_1 + r_2}{v}\right) dV \quad (23)$$

Attention is called to the fact that in the term $\delta\left(t - \frac{r_1 + r_2}{v}\right)$ the single scattered waves at a distance r and at a time t consist of the scattered waves from scatterers distributed over a spheroidal shell of which the foci are the source and the receiver. Applying in (23) a spherical transformation of coordinates with center in the source, the following equations are obtained:

$$G_s(r, t) = \frac{1}{4\pi r^2} K\left(\frac{vt}{r}\right) \theta\left(\frac{vt}{r} - 1\right), \quad (24)$$

$$K(x) = \frac{1}{x} \text{In} \frac{x+1}{x-1},$$

where, r, v, t as defined herein above and

$$\theta(x) = \begin{cases} 1, & x > 0 \\ 0, & x \leq 0 \end{cases} \quad (25)$$

being $\theta(x)$ the Heaviside's step function, and for **Sato** (1977) corresponds to the causality condition, which means that the apparent propagation velocity is less than or equal to v .

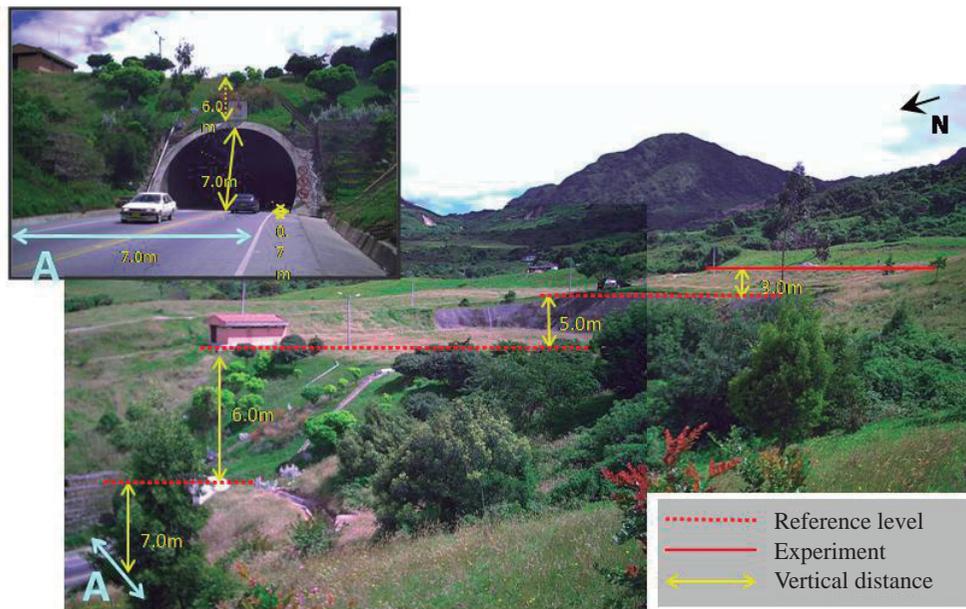


Figure 2. Panoramic photograph of the northern entrance of the “Boquerón” tunnel located in the road, which connects Bogota and Villavicencio cities. At the top left a detail of the cross section of the tunnel with the lower reference level area. In the photo mosaic (right) several horizontal references levels on which were built retaining works and the drainage water channel for the structure. In the top the reference line (21.0 m above level A), where the experiment was performed.

Now, if it is supposed that the energy generation is expressed by

$$L_u(t | f) = \frac{W_0(f)}{u} S_u(t) \quad (26)$$

being $L_u(t | f)$ the average energy production per unit time of the elastic wave, within a unit angular frequency band around w at the source (subscript u denotes the source time duration of the considered impulse at the source), $W_0(f)$ is the total radiated energy within a unit angular frequency band.

$$S_u(t) = \begin{cases} 1, & 0 \leq t \leq u \\ 0, & \text{other cases} \end{cases} \quad (27)$$

As “ u ” is a short time with respect to the direct wave travel time, it is possible to approach $\left(\frac{1}{u}\right)S_u(t)$ to a delta function, and to write directly after the integration:

$$E_s^i(r, f | t) = \frac{n_0 \sigma W_0}{4\pi r^2} K\left(\frac{vt}{r}\right) \theta\left(\frac{vt}{r} - 1\right) \quad (28)$$

If the direct S-wave energy is named E_{sw} , and the Q value is considered, the equation (28) can be expressed as

$$E_{sw}(f) = \frac{W_0}{4\pi r^2 v u} e^{-\frac{\omega t_s}{Q}} \quad (29)$$

As the energy ratio $\frac{E_{sw}}{E_s}$ is approximately equal to $\frac{A_s}{A_c}^2$, with A_s taken as the maximum S-wave amplitude, and A_c as the coda wave amplitude, it is possible to obtain:

$$\left(\frac{A_s}{A_c}\right)^2 \approx \frac{E_{sw}}{E_s} = \frac{1}{n_0 \sigma \beta u} K\left(\frac{vt}{r}\right)^{-1} e^{-\frac{\omega}{Q_c}(t-t_s)} \quad (30)$$

In equations (29) and (30) t_s is the travel time of the direct S-wave, and Q_c is the coda Q . According to **Sato** (1977), by performing a *linear regression* of equation (30) we obtain Q_c^{-1} from a single linear regression on filtered seismograms at frequency f (Figure 1S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/184/832>).

4.2. 3D Tomographic analysis of Q_c

As it has been demonstrated by different authors (**Singh & Herrmann**, 1983; **Pujades et al.**, 1990; **Xie & Michell**, 1990) the regionalization of Q_c implies to consider that the chosen frequency is sensitive to the presence of scatters of certain sizes. Conventionally, from the law $Q_c(f) = Q_0 f^n$ it has been obtained the term Q_0 to regionalize Q_c to 1 Hz. Following the model of seismic coda proposed by **Aki** (1969) and **Aki and Chouet** (1975), as well as the results of scattering found by **Malin** (1978), **Pulli** (1984) and **Durán et al.** (2003), in an instant t , the amplitude of coda must be due to back-scattering of the primary waves at the scatters located in ellipses whose foci are the registry station and the hypocenter respectively. For homogenous scatters distribution, the sampled volume by coda waves can be expressed as:

$$\frac{x^2}{\left(\frac{vt}{2}\right)^2} + \frac{y^2}{\left(\frac{vt}{2}\right)^2} + \frac{z^2}{\left(\left(\frac{vt}{2}\right)^2 - R^2/4\right)} = 1 \quad (31)$$

This ellipsoid represents the geometric place of the points whose sum of distances to foci is constant and equal to vt (R is the distance source-receiver).

Following **Singh & Herrmann** (1983), for an instant t the observed coda wave amplitude corresponds to the interaction of the primary waves with the scatters located in the ellipsoid given by the expression (31). **Herrmann**, (1980) proposed a method that allows an estimation of the quality factor Q_0 corresponding to each time t . This value is the average quality factor and corresponds to the area included within the ellipse. If the study area is composed of sub-regions, then the following equation can be written:

$$\sum_{i=1}^n \frac{t_i}{Q_{0i}} = \frac{T}{Q_0} \quad (32)$$

being, t_i the time that the wave spends crossing the region with quality factor Q_{0i} and T is the sum of t_i 's. This equation represents the attenuation of coda waves for simple scattering.

4.3. Sampled Region

The observed attenuation of coda waves or the elastic disturbances in the ground is a complex process due to a “multiple relaxation” or “multiple scattering” in the heterogeneities of the propagation medium. The influence of the scattering in coda decreases with the order of the interaction, due to the diminution of the energy involved in successive interactions; in this way, the predominant effects in coda are due mainly to the low number of interactions. For this work we are assuming that the first order or “single scattering” represents a reasonably approach for imaging the subsurface.

The average sampled volume can be represented by the average lapse time, given as: $t_{av} = t_{start} + \Delta t_{win}/2$, where t_{av} is the average of the interval of time for the first order scattering, t_{start} is the beginning of the interval of time, and Δt_{win} is the length of the window (**Vargas et al.**, 2004). By using the S-wave velocity v , and associating the ellipsoidal shell volume as function of the time, then the relation between the volume and Q_c can be expressed as:

$$\frac{V_{TOTAL}}{Q_{av}} = \sum_j \frac{V_{Block-j}}{Q_j} \quad (33)$$

where, V_{TOTAL} is the total sampled volume, and each value of Q_c measurement is an average estimated value Q_{av} (or apparent Q) for the sampled volume. $V_{Block-j}$ are the volume fractions whose true quality factor values are represented by Q_j .

If a constant propagation velocity is assumed, then, the process on which the ellipsoidal volume is sampled by one

of the rays that leaves from one of the foci, outward away within a lapse of time, and later it is scattered toward the second focus, can be expressed as:

$$\frac{1}{Q_{av}} = \frac{1}{Q_1} \frac{V_{Block-1}}{V_{TOTAL}} + \dots + \frac{1}{Q_j} \frac{V_{Block-j}}{V_{TOTAL}} + \dots + \frac{1}{Q_n} \frac{V_{Block-n}}{V_{TOTAL}} \quad (34)$$

where, the ratio $\frac{V_{Block-j}}{V_{TOTAL}}$ represents the fraction of the volume associated to the total travel time used in the scattering process during the step along the block of order j . If the process is repeated for each pair station-hypocenter, then the region is sampled enough to assure a reliable inversion. The equation (34) has the form:

$$a_1 x_1 + \dots + a_i x_i + \dots + a_n x_n = y \quad (35)$$

where,

$$y = \left(\frac{1}{Q_{av}} \right) \quad x_i = \left(\frac{1}{Q_i} \right) \quad a_i = \left(\frac{V_{Block-i}}{V_{TOTAL}} \right) \quad (36)$$

This way, it is possible to use a least squares estimation to obtain the values of $Q_c(x_i)$, in whose case the compact matrix system can be written as:

$$AX = Y \quad (37)$$

being, “**A**” a coefficients matrix ($k \times n$), “**X**” a vector ($n \times 1$), and “**Y**” a vector ($k \times 1$), where k is the number of station-hypocenter pairs, and n is the number of parameters to be inverted. A solution of (37) can be obtained by means of the damped least square method (Crosson, 1979). According to this method, the solution matrix [**A**] and the resolution matrix [**R**] can be found from the following equations:

$$X = [A^T A + \sigma^2 I]^{-1} A^T Y \quad (38)$$

$$R = [A^T A + \sigma^2 I]^{-1} A^T A \quad (39)$$

4.4. Synthetic test

Following Vargas *et al.* (2004) several numerical tests were completed in order to evaluate the efficiency of the previous inversion procedure. In effect, it was solved the direct problem for the case of a 2D regular distribution of attenuation anomalies over an area with many well distributed station-epicenter pairs. As it can be seen in Figure 2S(a), <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/184/833>, a chess model was implemented by dividing the total area in 8×8 equal area sectors. In this case the used values were $Q_c = 30$ and $Q_{av} = 90$. In order to estimate the inverse problem, a pattern of 500 ellipses distributed randomly were calculated. As it is appreciated in Figure 2S(b), as product of a greater ellipses concentration, the best sampled area is at the center. Then, the associated to Q_c or Q_{av} elliptical areas were calculated, related with every hypothetical station - epicenter pair. Based on the sectors of a regular grid we obtain:

$$\frac{A_{TOTAL}}{Q_{av}} = \sum_j \frac{A_{Cell-j}}{Q_j} \quad (40)$$

The figures 2S(c), 2S(d) and 2S(e), respectively represent: the inverted model, the number of ellipses per cell (EPC), and the diagonal elements distribution of the resolution matrix (RDE) of the Eq. (39). As we can see, in the cells covered by a large number of ellipses the solution is reliable and the attenuation values are well solved. In the same way, the procedure was extended to a 3D model, similar to the previous chess structure, and with the same attenuation values.

In this case, 2000 pairs of ellipsoidal foci that rea-sonably sample all the volume (Figure 3S(a), <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/184/834>) on $8 \times 8 \times 8$ blocks were considered. Although the sampling frame respect to depth is ideal, the procedure suggests that the results are reliable for 3D tomographic procedures (see figures 3S(b) and 3S(c)).

5. Field experiment and data

In order to validate the numerical effectiveness of the tomographic procedure, we designed a field acquisition experiment that was carried out in an area where the subsoil contains “well-known objects”, and that defines contrasts of attenuation anomalies. Once analyzed the logistic and operational implications associated with the experiment, it was selected an area on the entrance of the “Boqueron” tunnel. This tunnel that connects the Bogotá and Villavicencio cities presents a slope of 2.6% and its internal coating was built in conventional concrete, on a semicircular projection of radius 9.0 m. Nowadays, this tunnel drives the vehicular traffic flow along 2.4 km by two 3.5 m wide traffic lanes and 0.7 m wide sidewalks. The zone of influence of the experiment is located about 200 m from the tunnel entrance. This entrance is shown in the panoramic photography in Figure 2. The zone where the experiment was developed is located approximately 21 m above the entrance of the tunnel and deployed almost 80 m of horizontal distance from this entry.

5.1. Experimental procedure

Figure 3(a) shows a schematic representation of the field experiment. The design consisted of a line of 30 seismic sensors type DX-20x, oriented E-W (2.0 m of distance between each one). In this experiment a mass of 7.25 kg was used to generate excitations by hammer blows against a steel plate. The hammer’s shots were applied on two profiles at both ends of the seismic line: One profile, 40.0 m length to the East, with blows each 4.0 m, and the other profile, 70.0 m length to the West, with blows each 2.0 m.

1380 signals were captured of which 1139 were selected and, that by their quality, allowed us to calculate Q_c values using the model of Sato (1977), with a time window $\Delta t_{win} = 1$ s. In Figure 1S(b) is presented an example of the processed signal

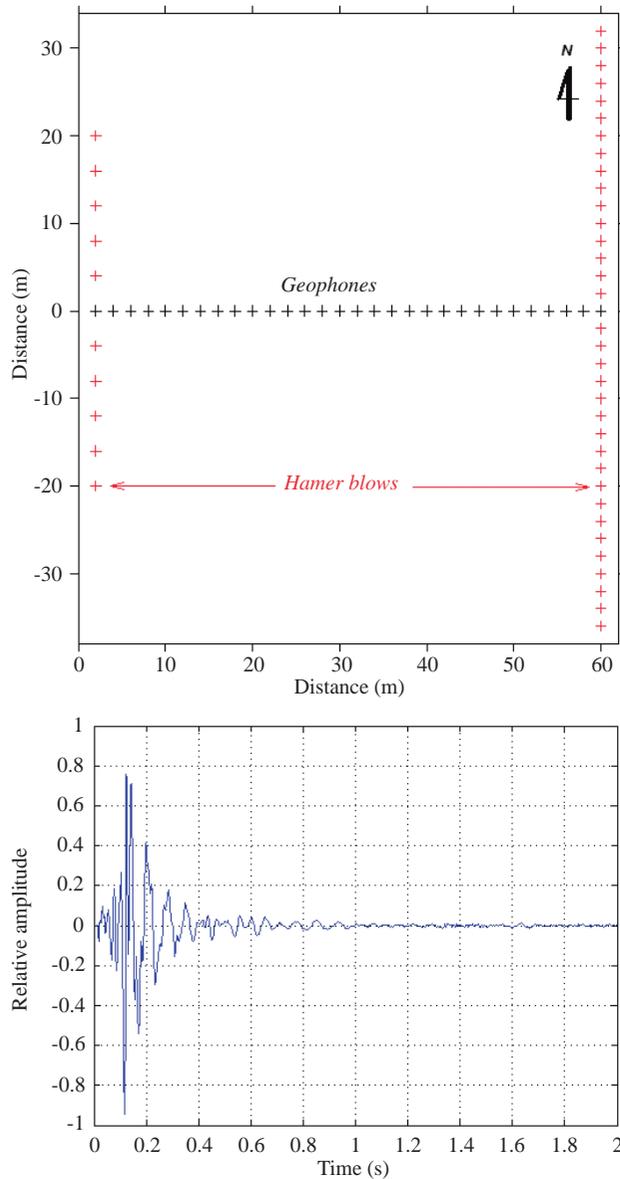


Figure 3. (a) Schematic diagram of the data acquisition associated to the experiment; (b) Example of seismogram recorded.

type, for the estimation of the attenuation. To determine the Q_c quality factor using the Single Backscattering method (Aki & Chouet, 1975), the following procedure was implemented:

1. Filtering of seismogram. It was applied a bandpass-filter process for each seismogram over the frequency bands 20-40 Hz, in order to detect heterogeneities whose wavelength allowed the tunnel identification.
2. Calculation of the energy from quadratic average amplitudes, for $t \pm 0.05$ s with sliding windows of 0.05 s.
3. Choosing a time window defined by the time from $2(r/v)$ to $2(r/v) + 1$ s, from the excitation's initial time.

4. Adjusting the root mean square (rms) of the amplitudes by using linear regression by least squares. The value of Q_c^{-1} was obtained from the slope of the regression. Only amplitudes greater than two times the background noise level were considered.

5. We considered the Q_c^{-1} values for which the adjustment by using least square shows a coefficient of correlation greater than 0.7. Finally, the frequency dependence law of the coda Q ($Q_c^{-1} = Q_o^{-1}f^n$) was adjusted by using the set of values of Q_c^{-1} found at different frequencies.

5.2. Spatial inversion of Q_c

We performed the proposed scheme of spatial inversion by using the equations (32) to (39), and estimating Q_c for $f = 30$ Hz and $v = 150$ m/s. The velocity (v) was determined by means of a refraction exercise, and the chosen frequency allowed detecting as low wavelengths as 5.0 m. In Figure 3 the space distribution of the sampling ellipsoids is observed. This distribution covers an associated volume of 240 m in N-S direction, 190 m in E-W direction, and 130 m in depth. This volume was discretted in a matrix of $15 \times 15 \times 15$ nodes that involves the cubical region around the tunnel.

6. Discussion

Figure 4 shows the fractions of the ellipsoidal volume that involve the air layer and that were not considered for the spatial inversion. The distribution of mesh nodes associated to the tomography is concentrated in the subsoil. Also we can see that, due to the form and the concentration of the ellipsoids is difficult to perform the sampling at the cube corners.

In a similar way to the case of the synthetic tests, in this experiment is possible to confirm that the nodes at depths greater than 55 m do not allow enough collecting information for deducing the distribution of attenuation (Figure 5a). It is generally observed the largest sampling densities toward the center of the analyzed volume, such that in some areas are observed values higher than 50 ellipsoids per cell, whereas toward the periphery it decreases to less than 5 ellipsoids per cell. This situation is closely related to the distribution of the diagonal elements of the resolution matrix (RDE). As shown in Figure 5b, although the solution has low values of RDE ($< 10^{-5}$), the higher estimates are located toward the center of the study area, and substantially decrease toward the volume's corners that define the cube. Two aspects must be considered: 1) The estimations of RDE at depths greater than 40 m suggests that the inversion's solution has little reliability; and 2) the low values of RDE indicate that the density of inverted nodes is very high with respect to the volume of data available for the tomography.

Despite this situation, and in similar way to the synthetic tests, the distribution of anomalies attenuation (Figure 6) allows the estimation of Q_c values in the range $10 < Q_c < 100$ for the areas where number of ellipsoids per

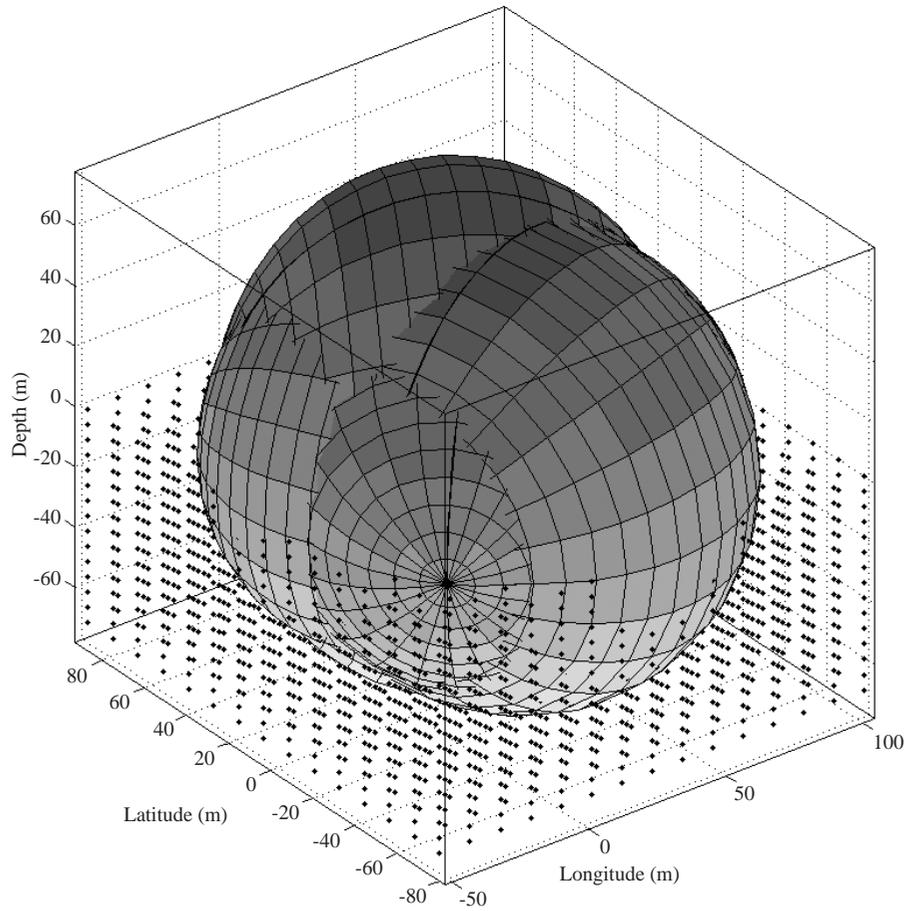


Figure 4. Distribution of Sampling's ellipsoids of Q_c in the study area. The black points represent the nodes where attenuation's true values were estimated.

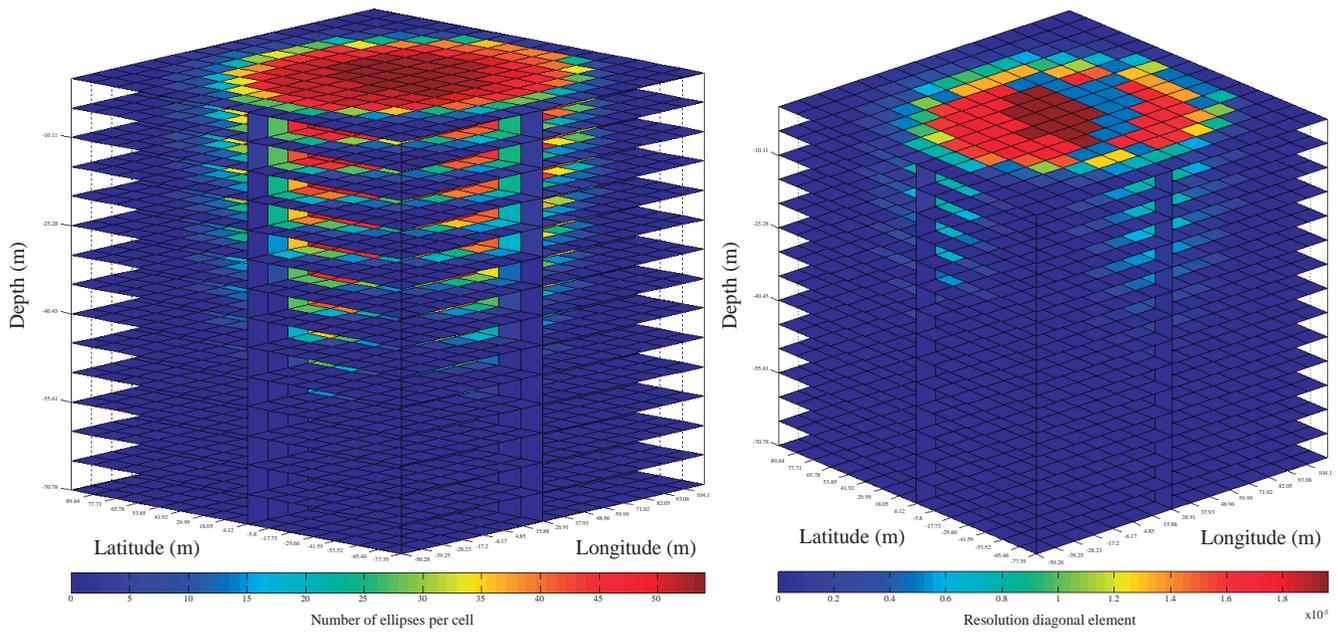


Figure 5. (a) Distribution of the sampling density of ellipsoids for sampling of the Q_c in the study area; (b) Distribution of the diagonals elements of the resolution matrix related to the general inversion of attenuation in the study area.

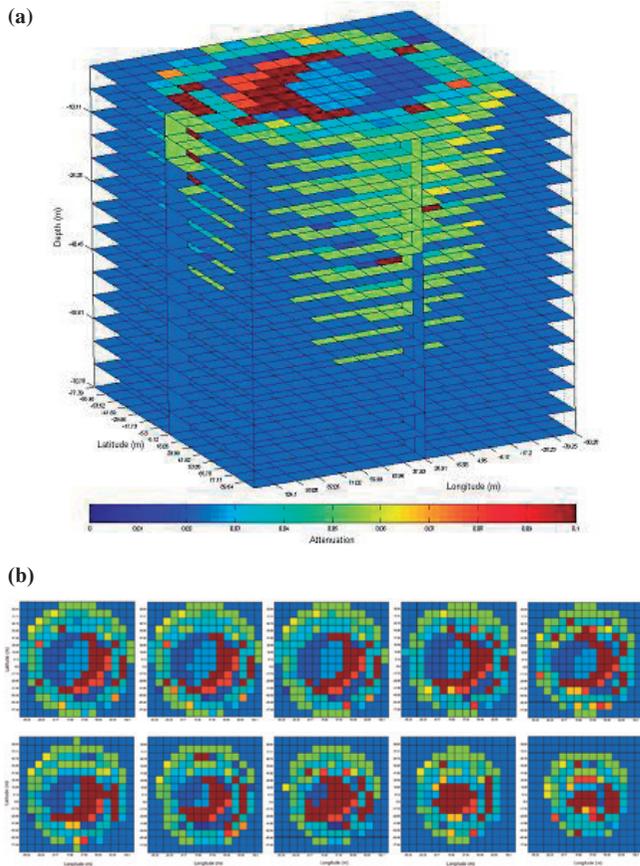


Figure 6. Distribution of estimated values of attenuation in the study area. (a) Inverted volume; (b) First ten inverted sections from the reference level (0.0 m) to approximately 45.0 m of depth.

cell and RDE are higher. According to the above exposed the most appropriate depth for interpretations are located in the range 0 - 45 m. At west there is a good coincidence between high values of RDE and low values of attenuations with presence of more competent rock (Figure 6). On the other hand, in the east area, the highest attenuation values could correspond to unconsolidated material that was noted during the field activities. In fact, in this region was possible to note the presence of a water outcrop, which is canalized to avoid infiltration problems inside the main works of the tunnel.

A smoothed image of the estimated attenuation inside the volume analyzed shows that the region where the sensors' lines and excitations were unfolded, covers a region where appears the highest contrasts of attenuation (Figure 7a). Laterally these contrasts allow to detect the presence of a region of high attenuation in the sector where the tunnel runs (Figure 7b). Toward west sector and to depths until 10 m it is possible to identify a region of high attenuation that could be related to a saturated zone due to the presence of water outcrops.

7. Conclusions

In this work we have implemented a procedure for studying the spatial variation of the coda wave's attenuation for surficial exploration purposes. Based on the parameters that govern the estimation of the quality factor Q_c as well as its spatial distribution, it was performed a numerical simulation for the spatial inversion of the attenuation inside an regularly discreet area. Several synthetic experiments showed that it is possible to use this procedure to determine

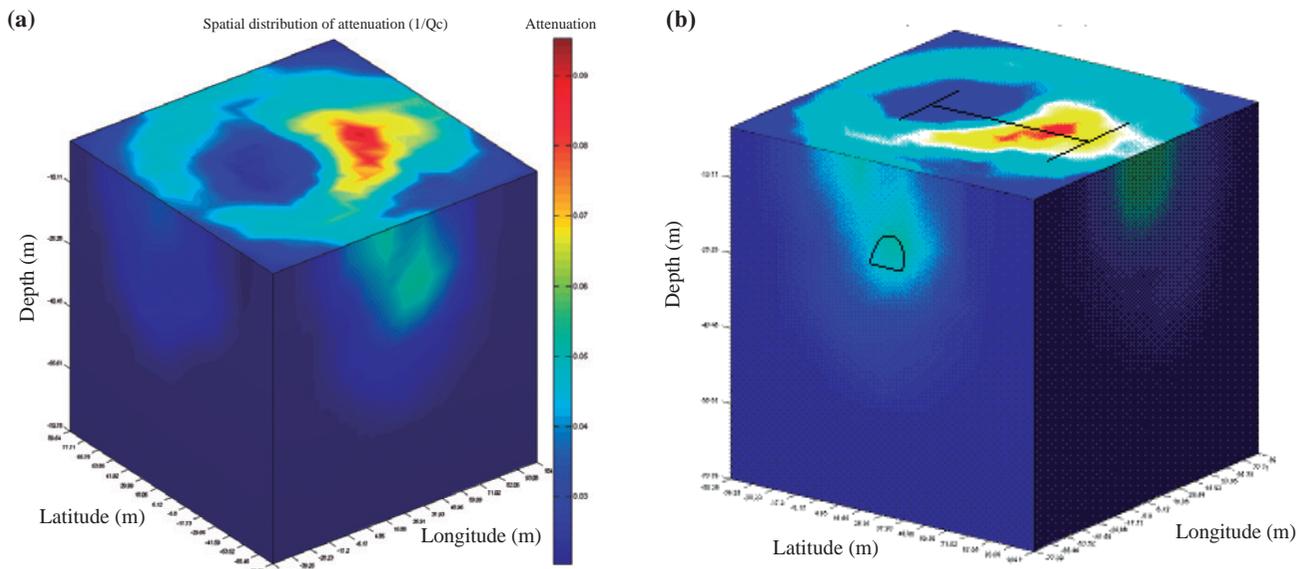


Figure 7. Smoothed image in 3D of estimated values of attenuation in the study area. (a) Perspective from the SW; (b) Perspective from the NW with the projection in surface of the lines of sensors and excitations. The projection of the tunnel is located approximately on one of the lateral anomalies.

tomographic images of 2D and 3D attenuation. This procedure in small scales suggests that may be a useful tool for geotechnical purposes.

The procedure allows a better understanding of attenuation structures of subsoil, as result of the presence of geotechnical anomalies. A field experiment with controlled-geometry in the “Boqueron” tunnel western entry and located in road, which connects the Bogotá and Villavicencio cities, allowed the validation of the method, and found additional information related to the geomechanical behavior of the study area. In general, it was observed that the method was effective despite the low resolution of the inversion.

Whatever the numerical reliability of the method of tomographic inversion based on coda, it is necessary to evaluate its exploratory capability by means of other methods and controlled field experiments. In addition, although the system was conceived in terms of a low cost experiment,

some aspects related to the levels of saturation of the signal, the synchronism of the system, the consumption of power, the versatility, among others, must be considered for hardware implementations on future.

Acknowledgments

This work was partially supported by the Universidad Nacional de Colombia, with the Hermes' projects 5965 “*Influencia de las propiedades geotécnicas de los macizos rocosos en la propagación y atenuación de ondas sísmicas*” and 17186 “*Distribución espacial de la microsismicidad en la Sabana de Bogotá y sus alrededores, Fase II: Sostentamiento instrumental*”, as well by COLCIENCIAS under Project “*Distribución espacial de la microsismicidad en la Sabana de Bogotá y sus alrededores, Fase I: despliegue instrumental - implementación de subred con cinco estaciones*”, Contract Contrato 201-2006. We also thank to two anonymous reviewers and the Editor-in-Chief of the RACCEFyN, Dr. Elizabeth Castañeda.

Supplementary information

Figure 1S. Example of original signal (top), the filtered signal between 20 and 40 Hz (middle), and the energy density $A_{obs}(t, r | f)$ (bottom).

Figure 2S. Synthetic tests (chess model). (a) The original distribution of attenuation areas; (b) Random distribution of 500 sampling ellipses; (c) Solution of the inverse problem; (d) Weighting of the number of ellipses crossing each cell; (e) Distribution of the diagonal elements of the resolution matrix.

Figure 3S. Synthetic test of a pattern of contrasting attenuation in 3D. (a) Foci pairs distribution and sampling ellipsoids; (b) Original model of areas of attenuation (left), and solved model by inversion (right); (c) Distribution of the diagonal elements of the resolution matrix (left) and the number of ellipsoids crossing each block (right).

Conflict of interests

Authors declare they have none.

Bibliography

- Aki, K.** (1969). Analysis of seismic coda of local earthquake as scattered waves. *J. Geoph. Res.*, **74**, pp. 615-631.
- Aki, K. & Chouet, B.** (1975). Origin of coda waves: source, attenuation and scattering effects. *J. Geoph. Res.* **80**, pp. 3322-3342.
- Carvajal, C. A. & Vargas, C. A.** (2001). Respuesta de sitio de ondas coda en Pereira. *Revista Horizontes*, V. **4**, pp. 63-77.
- Crosson, R. S.** (1976). Crustal structure modeling of earthquake data, 1. Simultaneous Least Squares Estimation of hypocenter and velocity parameters. *J. Geophys. Res.*, **81**, pp. 3036-3046.
- Dainty, A. M.** (1981). A scattering model to explain seismic Q observations in the Lithosphere between 1 and 30 Hz. *Geophys Research Letters*, 8 (11), pp. 1126-1128.
- Durán, J. P., Vargas, C. A. & Briceño, L. A.** (2003). Tomografía de CODA-Q del Piedemonte Llanero, Colombia. *Revista Geofísica, IPGH UNAM, México*: V. **58**, No. 2, pp. 81-96.
- Herrmann, R.** (1980). Q estimates using the coda of local earthquakes. *Bull. Seism. Soc. Am.* **70**, pp. 447-468.
- Kumar, N., Parvez, I. A. & Virk, H.S.** (2005). Estimation of coda wave attenuation for NW Himalayan region using local earthquakes. *Physics of the Earth and Planetary Interiors* **151**, pp. 243-258.
- Lee, W. H., Benett, R. E. & Meagher, K. L.** (1972). A method of estimating magnitude of local earthquakes from signal duration. *Geol. Survey. Open-File Rep.* 28.
- Lobo-Guerrero, A.** (1992). Geología e Hidrogeología de Santafé de Bogotá y su Sabana. VII Jornadas Geotecnicas de la Ingeniería de Colombia, Bogotá.
- Londoño, J. M. & Sudo, Y.** (2002). A warning model based on temporal changes of coda Q for volcanic activity at Nevado del Ruiz Volcano, Colombia. *Bull. Volcanology.* **64**, pp. 303-315.
- Malin, P. E.** (1978). A first order scattering solution for modeling lunar and terrestrial seismic coda, Ph.D. dissertation, Princeton University, Princeton New Jersey.
- Pujades, L. G., Canas, J. A., Egozque, J. J., Puigvi, M. A., Pous, J., Gallart, J., Lana, X. & Casas, A.** (1990). Coda Q

- distribution in the Iberian Peninsula. *Geophys. J. Int.*, **100**, pp. 285-301.
- Pulli, J. J.** (1984). Attenuation of coda waves in New England. *Bull. Seism. Soc. Am.*, V. **74**, pp. 1149-1166.
- Rautian, T. & Khalturin, V.** (1978). The use of the coda for determination of the earthquake source spectrum. *Bull. Seism. Soc. Am.* V.**68**, No.4, pp. 923-948.
- Sato, H.** (1977). Energy propagation including scattering effects. Single isotropic scattering approximation. *J. Phys. Earth.*, **25**, pp. 27-41.
- Singh, S. & Herrmann, R.** (1983). Regionalization of crustal Coda Q in the continental United States. *J. Geophys. Res.*, V. **88**, B1, pp. 527-538.
- Snieder, R.** (2006). The theory of coda wave interferometry. *Pure and Applied geophysics*, V. **163**, No. 2, pp. 455-473.
- Ugalde, A., Vargas, C. A., Pujades, L. G. & Canas, J. A.** (2002). Seismic coda attenuation after the Mw = 6.2 Armenia (Colombia) earthquake of 25 January 1999. *J. Geophys. Res.* **10**, 1029/2001GB000197.
- Vargas, C. A.** (1999). Atenuación de ondas coda en la región central de los Andes de Colombia-Eje Cafetero. Tesina de Máster en Ingeniería Sísmica y Dinámica Estructural. Universidad Politécnica de Catalunya.
- Vargas, C. A., Monsalve, H., Bermúdez, M. L. & Cuenca, J.** (2001). Utilización de redes neuronales para la determinación de respuestas de sitio a partir de ondas Coda: Aplicación para Armenia, Colombia. *Revista Geofísica Colombiana*, V. **5**, pp. 27-31.
- Vargas, C. A. & Cuenca, J. C.** (2003). Application of neural networks to obtain the site response in Mexico city. *Geofísica Colombiana*, V.**7**, pp.74-78.
- Vargas, C. A., Ugalde, A., Pujades, L. & Canas, J. A.** (2004). Spatial variation of coda wave attenuation in Noth-Western Colombia. *Geophysical Journal International*, V.**158**, No.2, pp. 609-624.
- Vargas, C.A. & Mann, P.** (2013). Tearing and Breaking Off of Subducted Slabs as the Result of Collision of the Panama Arc-Indenter with Northwestern South America. *Bulletin of the Seismological Society of America*, Vol. **103**, No. 3, pp. 2025-2046, June 2013, doi: 10.1785/0120120328.
- Xie, J. & Mitchell, B. J.** (1990). A back projection method for imaging large scale lateral variation in Lg coda Q with application to continental Africa. *Geophysical Journal*, V. **100**, pp. 161-181.

Enfoque y alcance

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN) 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 físicas (física, físico-química, materiales y matemáticas); ciencias naturales (biología, botánica, zoología, ecología, bioquímica, química); ciencias de la tierra (geología, medio ambiente); ciencias humanas (filosofía, sicología, antropología, sociología); ciencias biomédicas y ciencias químicas, 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, Online Computer Library Center – OCLC, Zentralblatt für Mathematik, Zoological Record, RLG. Nacionalmente se encuentra reseñada en la base de datos Publindex de Colciencias.

La página web de la Revista (www.raccefyn.co) permite el acceso libre y abierto a los artículos con el fin de contribuir a la visibilidad, al acceso y a la difusión de la producción científica.

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 37 volúmenes.

Criterios para publicar

Indicaciones a los autores

Los autores deben tener en cuenta las siguientes indicaciones:

1. Los trabajos presentados deberán ser originales en inglés o español y de alto nivel sobre aspectos relacionadas con las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Todos los trabajos aceptados quedan 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 internet (Ver transferencia de derechos de autor).
2. El autor de la correspondencia debe aceptar mediante comunicación escrita firmada que el manuscrito es un trabajo original y no ha sido publicado por ningún medio, ni está siendo evaluado por otra publicación impresa o electrónica y que ha sido aceptado por todos los autores para su publicación en la Revista y que los derechos de

autor no han sido cedidos a nadie con anterioridad (Ver formato declaración originalidad, conflicto de intereses y sesión de derechos de autor en la página web de la Revista: <http://www.raccefyn.co>).

3. La participación de los autores en el trabajo debe ser suficiente como para aceptar públicamente la responsabilidad de los aportes de cada uno. El orden de los autores en la publicación deberá ser una decisión compartida de los coautores, que deben ser capaces de explicar el orden en el que aparecen sus nombres.
4. De acuerdo con el ICMJE, todos los colaboradores que no cumplen los criterios de autoría o hayan realizado contribuciones menores deben aparecer en la sección de agradecimientos, pero no ser citados como autores. Las ayudas económicas y materiales deben aparecer en los agradecimientos.
5. La terminología física, química y bioquímica, debe seguir las normas del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de la Química Pura y Aplicada (IUPAC). Deben usarse las abreviaturas internacionales convencionales y las unidades del Sistema Internacional (SI). Los nombres científicos se deben escribir con la forma recomendada por “International Code of Botanical Nomenclature”

Envío y presentación del manuscrito

Los artículos deben enviarse a través de <http://www.raccefyn.co>

El manuscrito, incluyendo además de la página del título, el resúmenes, las referencias, las tablas y sus títulos, las leyendas de figuras, deben estar escritos en procesador de palabras Word a doble espacio, usando la fuente Arial de tamaño 12, sin justificar el texto. No olvide usar la numeración en todo el manuscrito.

Los manuscritos deben incluir la siguiente información:

1. Una página en Word con los nombres y apellidos (nombre completo y apellido, 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.
2. Título completo del manuscrito en español e inglés.
3. Título corto
4. Resumen en español y en inglés que no supere 250 palabras.
5. Palabras clave en español y en inglés que no superen en número a seis.

6. Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico y dirección electrónica.
7. Direcciones electrónicas de todos los coautores.
8. Texto, referencias y tablas en un mismo archivo junto con las leyendas de las figuras.
9. Figuras en formato jpg o tiff.

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 la metodología empleada en el estudio.

Análisis estadístico: señalar los métodos estadísticos utilizados y cómo se han analizado los datos.

Resultados: deben presentarse en secuencia lógica, con las tablas y 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 la 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: Resumen de la investigación y su estado actual. Aquí se pueden plantear objetivos futuros a seguir en la línea de investigación.

Citación: todas las referencias bibliográficas se insertarán en el texto y deberán llevar siempre el apellido del autor o autores y el año de publicación entre paréntesis. 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 son tres, cuatro o cinco autores se pondrán los apellidos de todos los autores la primera vez que se referencian en el texto, y después sólo se pondrá el apellido del primer autor seguido de *et al.* Si son seis o más autores sólo se pondrá el apellido del primero añadiendo "*et al.*", desde la primera vez que se referencian. Si existieran varias referencias de un autor en un mismo año se consignarán con las letras a, b, c, etc., después del año.

Cita directa o textual

Si la cita textual tiene menos de 40 palabras se presenta entre comillas dentro del texto y al final se incluye entre paréntesis el apellido, año de publicación y la página de donde se extrajo.

Ejemplo:

El objetivo de los estudios explicativos es "responder a las causas de los eventos físicos o sociales" (Hernández, Fernández y Baptista, 1991, p.66).

Si la cita comprende más de 40 palabras se ubica en un bloque independiente del texto, sin comillas y dejando una sangría al lado izquierdo.

Ejemplo:

Las revistas científicas son sistemas contextuales de comunicación, de difusión académico investigativa y fortalecimiento de competencias científicas (escritura, investigación, evaluación, edición), en los cuales la comunidad académica comparte creencias, orientaciones y el compromiso de contribuir, utilizar y hacer avanzar el conocimiento de forma colaborativa y cooperativa. (Mesa & Sánchez, 2010, p.4).

Parfraseo o resumen

Se debe mencionar al autor y la fecha.

Ejemplo:

Según Sánchez (1991), el cemento es uno de los materiales más populares e indispensables en la construcción actual.

Existen dos tipos de aprendizaje: la recepción pasiva de conocimientos y el redescubrimiento de la realidad (Piaget, 1980).

Si se cita un documento escrito entre tres y cinco autores, deben escribirse los apellidos de todos la primera vez que se citen y después incluir el apellido del primer autor seguido de "*et al.*" (sin cursiva y con punto después del "al.").

Si se cita un documento escrito por seis o más autores, se presenta la primera cita con el apellido del primer autor seguido de "*et al.*". En la lista de referencias escriba las iniciales y apellidos de los primeros seis autores y para los restantes utilice "*et al.*"

Lista de referencia

Es el listado alfabético (según el primer apellido de los autores citados en negrilla) de las fuentes consultadas y citadas durante la redacción de un trabajo. La lista de referencias es obligatoria. Se deben citar de la siguiente manera:

Libros

Autor. Año. Título completo. Edición. Editorial, lugar de publicación, página

Ejemplo:

Ramírez J. E., S.J. 1975. Historia de los terremotos en Colombia. Segunda edición. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, 250 pp.

Revista seriada

Autor, A.A., B.B. Año. Título del artículo. Título de la revista publicación seriada, volumen (número entre paréntesis), páginas del artículo.

Ejemplo:

Ríos, L., Riva, F., Canaquire, L. 2008. Reporte situacional del tráfico ilegal de fauna silvestre en la Rev. Acad. Colomb. Cienc. 38(147):218-22.

Artículo de revista electrónica

Ejemplo:

Sarabia A., Cifuentes H., Dimate M. 2006. Estudio macrosísmico del sismo ocurrido el 12 de julio de 1785. Ingeominas. Bogotá. Fecha de consulta. Disponible en: <http://aplicaciones1.ingeominas.gov.co/sicat/html/Metadato.aspx?CID=239714>

Artículo de periódico impreso:

Ejemplo:

Duque, J. G. 7 de junio de 2012. Antioquia reasume competencia para decidir futuro del túnel. El Colombiano, pp. 10.

Tesis

Ejemplo:

Gómez Capera A.A. 1998. *Atenuación de la intensidad sísmica para el territorio colombiano*. Tesis de grado en Física, Facultad de Ciencias, Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Congresos y simposios

Ejemplo:

Sánchez Upegui, A. A. Octubre 2010. *Aplicación de la lingüística textual en los criterios de evaluación de artículos académicos e investigativos*. En Simposio Nacional de Pedagogía y Currículo. Red Colombiana de Pedagogía, Medellín

Trabajos inéditos o publicaciones informales

Si el trabajo está disponible en un sitio web institucional o personal agregue el nombre de la institución y URL.

Ejemplo:

Jaramillo, G. 2012. El patrimonio arquitectónico. Manuscrito inédito. Departamento de Artes, Universidad Latinoamericana. Disponible en: <http://..>

Materiales legales

En cuanto a las citas en el texto se proporcionan los mismos datos de cualquier referencia, autor, año y en lo posible

número de página, si no hay un autor identificado, se anotan las primeras palabras del título y la fecha.

Ejemplo:

Colombia. Ministerio de Educación Nacional. Ley 23 de 1982 sobre derechos de autor.

Tablas y figuras

Las tablas y cuadros se denominan tablas y llevan numeración arábiga 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, utilice 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 figuras, se enumeran según el orden de aparición y sus leyendas se escriben 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 de lo contrario 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 a 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 apoya económicamente.

Proceso de revisión por pares

Se recibirán solo los artículos que cumplan con todos los requisitos que se mencionan en las indicaciones a los autores. Los artículos serán evaluados en primera instancia por el Editor y el Comité Editorial de la Revista.

Cada manuscrito será enviado a dos especialistas en el tema, que evaluarán y enviarán sus recomendaciones. Este proceso de revisión tendrá una duración de 20 días.

El editor informará a cada uno de los autores el avance de su trabajo en el proceso de evaluación.

Los pares académicos adoptan 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 una tercera evaluación.

En cualquiera de las opciones, el autor será informado y deberá realizar las modificaciones correspondientes en el manuscrito y enviarlo en las cuatro semanas siguientes. Además deberá enviar un documento en el que responda a todas las observaciones hechas por los evaluadores.

Cuando el autor demore más de 30 días en responder a las sugerencias de los evaluadores, el artículo no será considerado para publicación en el siguiente número de la revista. En caso de sobrepasar dicho plazo, se entenderá que los autores retiran el trabajo en su forma actual y, si se remite de nuevo, el Comité Editorial de la Revista podrá considerar que se trata de un nuevo trabajo.

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

Aceptados los artículos estos se enviarán a corrección ortotipográfica. Se usará la herramienta de control de cambios de Word, en la cual quedará registro de cada una de las sugerencias realizadas y los comentarios o dudas para que el autor o autores aprueben y contesten.

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 y el número del volumen en que 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 ortotipográficos, de manejo visual de la información o imprecisiones involuntarias, el (los) autor(es) podrán comunicarse al correo de la Revista para que puedan realizarse en las versiones electrónicas de la Revista.

Falsificaciones 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 interés que pueda de alguna manera

influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y publicación, éste 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, etc.

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, etc.

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 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 y/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 a revisión junto con los manuscritos.

e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN).

To our readers and authors

Criteria for publication

Information for Authors

The authors must adhere to the following requirements:

1. The works submitted must be original, in English or Spanish, and of high quality 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 transferance of authors' rights).
2. The author submitting the work must confirm via written and signed communication that the manuscript represents original work and that it has not been published in any form, and that it is not under review by any other publisher for publication in hard copy or in electronic format and that publication in the Revista has been agreed by all authors, and the authors' rights have not been previously granted to a third party. (See form for declaration of originality, conflicts of interest, and authors' rights).
3. The participation of the authors in the submitted work must be materially sufficient so as to share in the public responsibility of its contents. The order of appearance of the each of the authors of the publication must reflect a decision shared by all the co-authors, each of whom must be prepared to justify the order in which his name appears.
4. In accordance with the ICMJE (www.raccefyn.co), all collaborators who do not comply with the criteria for authorship, or who have realized minor contributions must be included in the Acknowledgement Section, and must not be cited as authors. The Acknowledgement Section must also include reference to any financial and economic assistance.
5. The terminology must adhere to the International Code for Botanical Nomenclature. The physical, chemical or biochemical terminology norms of the Nomenclature Committee of International Union for Pure and Applied Chemistry (IUPAC). The abbreviations must follow the international conventions as well as the units must conform to the International System (SI). The scientific names must be written in the format recommended by the "International Code of Botanical Nomenclature".

Submission and Presentation of manuscript

The manuscripts should be submitted using the website of the Academy: <http://www.accefyn.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 Areal font size 12 without justification. Do not forget to number the entire manuscript.

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.
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.

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.

Conclusion: an up to date survey of the investigation. Mention can be made here of future objectives of the same line of investigation.

Bibliography: these citations must be verifiable, enumerated and referred to in the body of the article enclosing each number with square brackets. When a citation is made, indicate in the text the author, the year and page in the following way:

Direct or textual quotation

If the textual citation has under 40 words it should be given in between quotation marks within the text and at the end it should include in parenthesis the surname, the year of publication and the page from which it was extracted.

Example:

The objective of the explicative studies is “to respond to the causes of the physical or social events” (Hernández, Fernández and Baptista, 1991, p.66)

If the citation goes over 40 or more words it must be placed in a separate block independent of the text, without quotation marks allowing for bleeding on the left margin.

Example:

The scientific journals are contextual system of communication, of academic or investigative diffusion and strengthening of scientific competence (writing, investigation, evaluation, editing), in which the academic community shares beliefs, orientation and the commitment to contribute, use and advance the formal knowledge of collaboration and cooperation. (Mesa & Sánchez, 2010, p.4)

Paraphrase or summary

Mention must be made of the author and the date.

Example:

According to Sánchez (1991), cement is one of the most popular and indispensable materials in today’s construction.

There exist two types of learning: the passive reception of knowledge and the rediscovery of reality (Piaget, 1980)

If a cited document has between three or five authors, the surnames of all the authors must be given the first time they are cited and afterwards include the surname of the first author followed by “et al.” (not in italics and with a period after the “al.”).

If a cited document has six or more authors, place the first citation with the surname of the first author followed by “et al.” In the bibliographical list write the initials and surnames of the first six authors and for the rest use “ et al.”

Bibliographical list

It is the list, in alphabetical order (according to the first surname of the cited authors, which should be in bold) of the sources consulted and cited in the text of the article. It is mandatory to include the bibliographical list. It should be cited in the following way:

Books

Author. Year of publication. Title of the book. Edition. Publisher, place of publication, page(s).

Example:

Ramírez J. E., S.J. 1975. Historia de los terremotos en Colombia. Segunda edición. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, 250 pp.

Article from periodical journal

Author, A.A., Author, B.B. Year. Title of the article. Title of the journal, volume (number in parenthesis), pages.

Example:

Ríos, L., Riva, F., Canaquire, L. 2008. Reporte situacional del tráfico ilegal de fauna silvestre en la en la región nororiental del Perú. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 38(147):218-22.

On line periodical article

Example:

Sarabia A., Cifuentes H., Dimate M. 2006. Estudio macrosísmico del sismo ocurrido el 12 de julio de 1785. Ingeominas. Bogotá. Date of query: (day, month, year). Available at: <http://aplicaciones1.ingeominas.gov.co/sicat/html/Metadato.aspx?CID=239714>

Newspaper article

Example:

Duque, J. G. 7 de junio de 2012. Antioquia reasume competencia para decidir futuro del túnel. El Colombiano, pp. 10.

Thesis

Example:

Gómez Capera A.A. 1998. *Atenuación de la intensidad sísmica para el territorio colombiano*. Tesis de grado en Física, Facultad de Ciencias, Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Congresses and symposia

Example:

Sánchez Upegui, A. A. Octubre 2010. *Aplicación de la lingüística textual en los criterios de evaluación de artículos académicos e investigativos*. In: Simposio Nacional de Pedagogía y Currículo. Red Colombiana de Pedagogía, Medellín

Unpublished manuscript or informal publications

If the work is available at an institutional or personal web site, please add the name and URL of the institution.

Example:

Jaramillo, G. 2012. El patrimonio arquitectónico. Manuscrito inédito. Departamento de Artes, Universidad Latinoamericana. Recuperado de <http://...>

Legal documents

Regarding the citations in the text, the same data included in all other references should be provided (author, year, and if available, the same page number). If there is no identifiable author, the first words of the title should be noted, as well as the date.

Example:

Colombia. Ministerio de Educación Nacional. Ley 23 de 1982 sobre derechos de autor.

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.

The peer-review process

Only articles which comply with the requirements mentioned in the information for authors will be accepted. The articles

will be given their first evaluation by the Editor and the Editorial Committee of the Revista.

Each manuscript will be sent to two experts on the topic who will provide recommendations after review and evaluation. This process of revision will have a duration of 30 days.

The editor will inform each of the authors of the status of the process of evaluation of their work.

The academic peers will adopt one of three options: a) acceptance without modifications; b) acceptance with corrections; c) Deny acceptance. In case of disagreement among the peers, the original manuscript will be sent out for a third evaluation.

Under any of the three options, the author will be informed and must follow the corresponding modifications of the manuscript and return it within the following four weeks. In addition, the author(s) must provide a written document with answers to all the peers observations.

If the author takes more than 30 days to respond to the suggestions from the reviewers, the article will not be considered for publication in the next issue of the Revista. In case the response from the author takes longer than the allocated time, it is understood that the authors will retrieve the work in its present form and, if a new submission is made, the Editorial Committee of the Revista may treat it as a new work.

The works accepted for publication become property of the Revista ACCEFYN and may be reproduced in their entirety or partially by the Revista.

The Revista does not assume responsibility for the scientific content, nor for the legal implications of any of the published articles.

Publication of the manuscript

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.

Conflicts of interest

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).

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 (ACCEFYN), except in the following cases:

a) 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, as long as the corresponding credit is given to the Revista of ACCEFYN. 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 of ACCEFYN.

b) 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.

c) If the Revista of ACCEFYN were approached for permission by a third party for using, printing or publishing specifically articles already published, the Revista of ACCEFYN must obtain the express permission of the author and co-authors of the work and/or of the employer with the exception of use in classrooms, libraries, or reprinted in a collective work.

d) The Revista of ACCEFYN reserves the possible use in its front cover of figures submitted with the manuscripts.

e) No other right, other than the author's right, can be claimed by the Revista of ACCEFYN.