



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 153 • Págs. 439-562 • Octubre - Diciembre de 2015 • Bogotá - Colombia





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 153 · Págs. 439-562 · Octubre - Diciembre 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 Madrián
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

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

Título: *Anguria* -Inscripción ms., a lápiz, en la parte inf. centrado, de [José Jerónimo Triana]: “Anguria”. -- Inscripción ms., a lápiz, en la parte inf. dcha., de [S. Díaz]: “*Gurania spinulosa* (Poepp. & Endl.) Cogn.” -- En el verso, inscripción ms., a lápiz, en la parte central, de Eduardo Balguerías Quesada: “Dr. Balguerías” [firma y rúbrica].

Nombre científico: *Gurania spinulosa* (Poepp. & Endl.) Cogn. (Cucurbitaceae).

Signatura: DIV. III A-2064 Archivo Real Jardín Botánico de Madrid, 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 A-2064, Tomo XLV(1), Cucurbitales y Campanulales parte I // Determinó las láminas y redactó los textos Santiago Díaz Piedrahita -1985, 42 pp. 50 h. de lám. color y b. y 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 153 · Págs. 439-562 · Octubre - Diciembre de 2015 · Bogotá - Colombia

Contenido - Contents

Ciencias físicas

Fabricación y caracterización de carbón activado y de nanoplaquetas de carbón a partir de *Guadua angustifolia* Kunth para aplicaciones en electrónica

Fabrication and characterization of activated carbon and carbon nanoplatelets from *Guadua angustifolia* Kunth for their application in electronics

Jhon Jairo Prías-Barragán, Narly Andrea Echeverry-Montoya, Hernando Ariza-Calderón 444

Materia oscura a partir del sector escalar en un modelo $U(1)_X$

Dark matter from scalar sector in a model

Roberto Enrique Martínez-Martínez, Jorge Luis Nisperuza-Toledo,

Fredy Alexander Ochoa-Perez 450

Diversidad de mariposas y su relación con el paisaje en la cuenca del río Lagunillas, Tolima, Colombia

Butterflies diversity and their relationship to the landscape in the Lagunillas River basin in north Tolima, Colombia

Leonardo A. Ospina-López, M. Gonzalo Andrade-C., Gladys Reinoso-Flórez 455

Orquídeas del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia

Orchids of the Gaira river, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia

Diego Yepes-Rapelo, Eduino Carbonó-Delahoz, Michelle Pinto-Méndez 475

Diagnosis and observations of a hybrid hummingbird (*Metallura tyrianthina* x *Agelaiocercus kingi*) in the Eastern Andes of Colombia

Diagnosis y observaciones de un colibrí híbrido (*Metallura tyrianthina* x *Agelaiocercus kingi*) en la cordillera Oriental de Colombia

F. Gary Stiles, José Oswaldo Cortés-Herrera 481

Estructura de la población del cangrejo rey *Damithrax spinosissimus* en el Caribe colombiano

Population structure of the king crab *Damithrax spinosissimus* in the Colombian Caribbean region

Néstor Hernando Campos, Ana Milena Lagos, Adriana Bermúdez, Edna Márquez 491

Ciencias naturales

**Ciencias
naturales**

Differences in home range, activity patterns and diet of red howler monkeys in a continuous forest and a forest fragment in Colombia

Diferencias en el rango de hogar, el patrón de actividades y la dieta de monos aulladores rojos en bosque continuo y en un fragmento de bosque en Colombia

Pablo R. Stevenson, Marta L. Beltrán, Marcela J. Quiñones, Jorge A. Ahumada 503

Potencial amilolítico de microorganismos asociados al arroz cultivados a partir de almidón extraído de subproductos del grano

Amylolytic potential of microorganisms associated to rice crops cultured on starch from rice byproducts

Rubell Juneidy Vanegas-Zamora, Jonh Jairo Méndez-Arteaga, Walter Murillo-Arango 514

Análisis de la variabilidad genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) mediante genes del pelaje en Cartagena, Colombia

Analysis of genetic variations in populations of domestic cats (*Felis catus*) by coat genes in Cartagena, Colombia

Yiris Montes-Díaz, Yorlenis Cardales-Barrios, Enrique Pardo-Pérez 520

**Ciencias
de la tierra**

Transporte de sedimentos en suspensión en los principales ríos del Caribe colombiano: magnitud, tendencias y variabilidad

Suspended sediment load in Colombian Caribbean Rivers: Magnitude, trends and variability

Juan Camilo Restrepo-López, Juan Carlos Ortiz-Royero, Luis Otero-Díaz, Silvio Raúl Ospino-Ortiz 527

Agradecimientos

Acknowledgements 547

Enfoque y alcance

Focus and Scope 554

Fabricación y caracterización de carbón activado y de nanoplaquetas de carbón a partir de *Guadua angustifolia* Kunth para aplicaciones en electrónica

Jhon Jairo Prías-Barragán^{1,2,*}, Narly Andrea Echeverry-Montoya¹, Hernando Ariza-Calderón¹

¹ Laboratorio de Optoelectrónica, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

² Programa de Tecnología en Instrumentación Electrónica, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

Resumen

Se fabricaron y caracterizaron muestras de carbón activado y nanoplaquetas de carbón obtenidas de *Guadua angustifolia* Kunth empleada como precursor para aplicaciones en electrónica flexible. El carbón activado se obtuvo en un sistema de pirólisis bajo atmósfera controlada de nitrógeno a una temperatura de 573 K durante una hora y las nanoplaquetas, a una temperatura de 973 K durante una hora. El carbón se activó empleando hidróxido de sodio e hidróxido de potasio con una temperatura de activación de 973 K. Las nanoplaquetas se obtuvieron mediante procesos de molienda mecánica en mortero y procesos de cavitación durante seis horas. Las muestras de carbón activado se caracterizaron mediante isoterms de adsorción y se encontró un área superficial de 408,0 m²/g y 308,9 m²/g para el carbón activado con hidróxido de sodio e hidróxido de potasio, respectivamente. Se utilizó la difracción de rayos X para determinar la presencia de electrolitos remanentes del proceso de activación. Las imágenes obtenidas con el microscopio electrónico de barrido revelaron la estructura porosa del carbón y la presencia de las sales electrolíticas remanentes. Mediante voltametría cíclica se determinó una capacitancia específica máxima de 111 F/g. El carbón activado se empleó en la fabricación de un supercondensador flexible y se logró una capacitancia de 7,9 mF. Las nanoplaquetas se caracterizaron mediante las técnicas de difracción de rayos X, microscopía electrónica de barrido, espectrometría infrarroja con transformada de *Fourier* y microscopía electrónica de transmisión, con las que se corroboró la presencia de nanoplaquetas de grafito oxidado con espesores inferiores a 13 nm; las curvas de intensidad-voltaje evidenciaron un comportamiento no lineal, atribuido a efectos de percolación de los portadores de carga eléctrica. Estos resultados sugieren que el carbón activado y las nanoplaquetas de carbón son excelentes candidatos para aplicaciones electrónicas.

Palabras clave: carbón activado, *Guadua angustifolia* Kunth, nanoplaquetas, electrónica flexible.

Fabrication and characterization of activated carbon and carbon nanoplatelets from *Guadua angustifolia* Kunth for their application in electronics

Abstract

We report the fabrication and characterization of activated carbon and carbon nanoplatelets obtained from *Guadua angustifolia* Kunth for their application in flexible electronics. The activated carbon samples were obtained in a controlled pyrolysis system under nitrogen atmosphere at a temperature of 573 K for one hour, and the nanoplatelets at 973 K for one hour. The charcoal was activated using potassium hydroxide and sodium hydroxide at an activation temperature of 973 K. The nanoplatelets samples were obtained by mechanical grinding in a mortar, and cavitation for six hours. The activated carbon samples were characterized by adsorption isotherms, and we found a surface area of 408.0 m²/g and 308.9 m²/g for the carbon activated with sodium hydroxide and potassium hydroxide, respectively. X-ray diffraction was performed and the presence of electrolytes remaining from the activation process was determined. Scanning electronic microscopy images showed the porous carbon structure and allowed to identify the presence of the remaining electrolyte salts. Cyclic voltammetry was performed and a maximum specific capacitance of 111 F/g was determined. The activated carbon was used in the manufacture of a flexible supercapacitor, achieving a capacitance of 7.9 mF. The nanoplatelets were characterized by X-ray diffraction, scanning electronic microscopy, transmission electron microscopy and Fourier transform infrared spectroscopy techniques, corroborating the presence of oxidized graphite nanoplatelets with thicknesses below 13 nm; using current-voltage curves we found a nonlinear behavior attributed to the percolation effects of the electric charge carriers. These results suggest that activated carbon and carbon nanoplatelets samples are excellent candidates for electronic applications.

Key words: Activated carbon, *Guadua angustifolia* Kunth, nanoplatelets, flexible electronics.

Introducción

La producción de carbón depende, entre otros aspectos, de la disponibilidad, la calidad y los costos de la materia prima, parámetros que de acuerdo a las propiedades intrínsecas del precursor determinan las propiedades físicas y químicas del carbón resultante. El carbón tiene múltiples aplicaciones en diversos campos como la medicina, el tratamiento de aguas, la eliminación de olores y sabores, como agente decolorante en la industria del azúcar, así como para uso en máscaras de adsorción de gases tóxicos, entre otras (Prías-Barragán, *et al.*, 2011). La guadua como precursor en la producción de carbón se ha estudiado poco, a pesar de que su cultivo tiene una alta tasa de producción y de reposición y un bajo costo de mantenimiento, lo cual la convierte en un excelente candidato para la producción de carbón vegetal y carbón activado. El carbón activado presenta extensas áreas de superficie, tiene una gran conductividad eléctrica, es de bajo costo y tiene una elevada estabilidad química (Jayalakshmi & Balasubramanian, 2008), por lo que es un material ampliamente utilizado en la fabricación de supercondensadores. Por otra parte, los avances en el desarrollo de nanoplaquetas de carbón a partir de carbón vegetal y el estudio de sus propiedades físicas ha propiciado la integración de estos materiales al desarrollo de sensores electrónicos y otros dispositivos avanzados (Llobet, 2013; Liu, Zhao, Zhang, 2014). Se ha encontrado que las interesantes propiedades de transporte del grafeno también pueden presentarse en las nanoplaquetas de carbón y de grafito y que, por lo tanto, podrían emplearse en el desarrollo de aplicaciones de tecnología avanzada en electrónica (Rozploch, *et al.*, 2007). En este contexto, se presenta aquí el proceso de fabricación y caracterización de carbón activado y nanoplaquetas de carbón obtenidas a partir de *Guadua angustifolia* Kunth utilizada como precursor, y de su implementación en un supercondensador y en la configuración de un micropuente para aplicaciones en electrónica flexible.

Materiales y métodos

La carbonización del material precursor se hizo mediante descomposición térmica en una atmósfera controlada y con un sistema automatizado de pirólisis. Los productos resultantes de la carbonización fueron gases, líquidos y carbón, cuyas cantidades relativas dependieron de las propiedades del precursor y de los parámetros de operación del equipo de calentamiento (Lesme, 2010). Las muestras de *G. angustifolia* Kunth se cortaron inicialmente en tabletillas de aproximadamente 3 cm x 3 cm de la parte media del culmo empleando una caladora eléctrica; luego se llevaron a un reactor cilíndrico de pirólisis en el interior de una mufla con

temperaturas controladas que pueden alcanzar 1.173 K, y un consumo de potencia eléctrica de 4.400 W. Se aplicó vacío en el sistema y se hizo fluir dinitrógeno (N_2) para garantizar la obtención de carbón en una atmósfera no oxidante.

Las muestras de carbón activado se obtuvieron a una temperatura de carbonización de 573 K durante una hora. Una vez obtenido, el carbón se molió manualmente en mortero hasta obtener un tamaño de partícula menor a 180 μm , lo cual se verificó pasando el material por un tamiz Ro-Tap Model E. Posteriormente, se impregnó el carbón con los agentes de activación de hidróxido de sodio (NaOH) e hidróxido de potasio (KOH) en una relación agente de activación:carbón de 4:1; la muestra de carbón se sometió luego a un tratamiento térmico de impregnación a 423 K de temperatura durante cinco horas, la cual se aumentó después a 973 K durante una hora para lograr la activación. Las curvas de temperatura se establecieron a una razón de flujo de calor de 0,3 K/s y el proceso de enfriamiento a una de 0,1 K/s. Se procedió entonces al lavado del carbón activado con agua desionizada (pura) y a la adición de ácido clorhídrico (HCl) hasta obtener un pH neutro constante. En esta etapa del proceso se formaron sales de cloruro de sodio (NaCl) y de cloruro de potasio (KCl) solubles en agua, la mayor parte de las cuales se retiró del carbón por medio de filtración al vacío con un embudo Gooch y papel de filtro de grado 3. El carbón activado (CA) obtenido se empleó en la construcción de un dispositivo supercondensador, para lo cual el CA-NaCl y el CA-KCl se impregnaron con 0,5 mL de ácido sulfúrico (H_2SO_4) a 0,25 molar y se dispusieron sobre una lámina flexible de aluminio; ambos electrodos se colocaron paralelamente, separados mediante papel de filtro, y todo el dispositivo se encapsuló usando cinta polimérica transparente.

Por otro lado, la fabricación de las muestras de nanoplaquetas de carbón se hizo a partir del carbón vegetal obtenido a 973 K; las muestras se trituraron manualmente en un mortero y, posteriormente se pasaron por un tamiz vibratorio Ro-Tap model E con una malla de 20 μm , con lo que se obtuvo una cantidad de aproximadamente 0,5 g. A este fino polvo de carbón se lo sometió a procesos de cavitación mediante un baño ultrasónico en un equipo BRANSON de la serie 5210 durante seis horas.

Después de este procedimiento la muestra se depositó en un recipiente totalmente seco, al cual se le adicionó gradualmente agua desionizada (pura) hasta lograr la formación de una película delgada de nanoplaquetas suspendidas en la superficie del agua, proceso que tomó alrededor de cinco minutos; la película fue retirada del medio acuoso mediante una lámina de vidrio o acetato a la cual se adherían fácilmente las nanoplaquetas, que posteriormente fueron depositadas en un vaso de precipitado con 500 mL de agua desionizada (pura) en una razón solido:agua de 0,1 g/L. Después, la muestra se secó en una estufa de calentamiento

*Correspondencia:

Jhon Jairo Prías-Barragán, jjprias@uniquindio.edu.co

Recibido: 15 de octubre de 2014

Aceptado: 16 de septiembre de 2015

marca Lindberg Blue M y se obtuvo un polvo ultra fino que se caracterizó y se empleó en la elaboración de dispositivos del tipo de micropuentes electrónicos.

Las muestras de carbón activado se caracterizaron mediante isotermas de adsorción aplicando el método de Brunauer, Emmet y Teller (BET) en el equipo ASAP 2020. Estos análisis permitieron el cálculo del área superficial del carbón activado empleando la adsorción de moléculas de gas nitrógeno. En la caracterización estructural se utilizó un equipo de difracción de rayos X D8 Advance Bruker. Las imágenes de microscopía avanzada se tomaron con un microscopio electrónico de barrido (*scanning electronic microscope*, SEM) marca JEOL JSM 6490LV. La obtención de las imágenes se logró con voltajes que variaron entre 5 y 20 KV en un microscopio electrónico de transmisión (*transmission electron microscope*, TEM) JEOL 1011 JEM para variaciones de voltaje de 20 a 80 KV. Las curvas de intensidad-voltaje (I-V) se tomaron usando una fuente de corriente de precisión KEITHLEY 6220 y un nanovoltímetro KEITHLEY 2182A.

Resultados y discusión

Las muestras de carbón activado se caracterizaron mediante isotermas de adsorción. Con base en el respectivo análisis de resultados, se logró determinar un área específica para el CA-NaCl de 408,0 m²/g y tamaños promedio de microporo que variaron entre 0,43 y 0,80 nm, y de mesoporo entre 2,60 y 30,00 nm (según clasificación de la norma de la Unión Internacional de Química Pura y Aplicada, *International Union of Pure and Applied Chemistry* - IUPAC), lo cual es característico en carbones con una buena relación entre microporos y mesoporos. Este tipo de carbones tiene una amplia aplicación en el campo de la industria de licores, el azúcar y la electrónica como electrodos para supercondensadores (Jayalakshmi & Balasubramanian, 2008; Gamby, *et al.*, 2001). Mediante isotermas de adsorción de nitrógeno también se logró determinar un área específica de 308,9 m²/g para el CA-KCl y tamaños promedio de microporo de entre 0,47 y 0,60 nm y de mesoporo de entre 2,80 y 20,00 nm, lo cual evidencia un aumento en el tamaño de los microporos encontrados en el CA-KCl y, en consecuencia, la reducción del área superficial en este carbón activado, ya que los poros más pequeños son los que contribuyen en mayor medida al área superficial del material. En la Figura 1 y la Figura 2, se presentan los difractogramas de rayos X de las muestras de carbón activado, para los cuales, se observó la presencia de sales electrolíticas de NaCl y KCl, y se adicionaron las tarjetas PDF 00-005-0628 en el caso del CA-NaCl y la 041-1472 en el del CA-KCl. Estas sales resaltan en la estructura amorfa del carbón y su presencia podría disminuir el área de la superficie del carbón activado registrada en las isotermas de adsorción debido a la obstrucción de los microporos y los mesoporos, pero también podría contribuir en los procesos de carga y descarga como material electrolítico. Además,

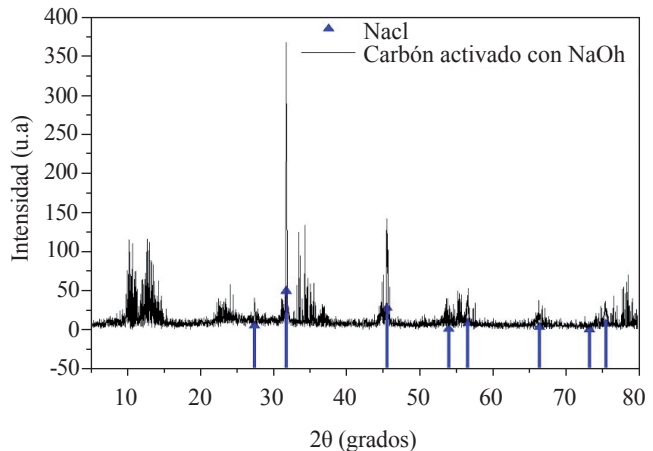


Figura 1. Difractograma de rayos X de CA-NaCl.

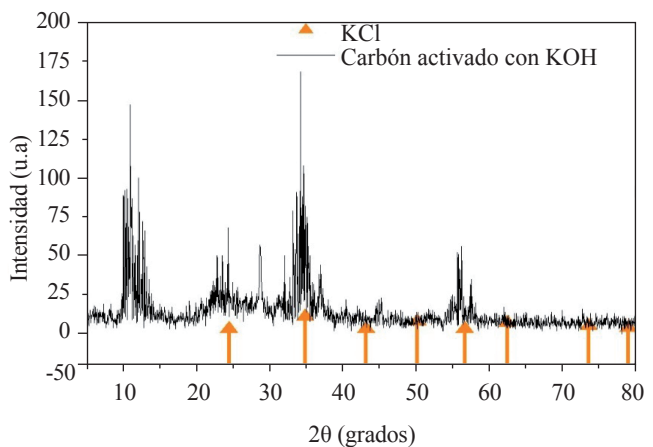


Figura 2. Difractograma de rayos X de CA-KCl.

el análisis cualitativo de los difractogramas sugiere que el carbón obtenido a partir del precursor *G. angustifolia* Kunth podría presentar una estructura del tipo del grafito oxidado, tal como ha sido propuesto por Geng, *et al.* (2009).

La Figura 3 presenta una micrografía obtenida con microscopio electrónico de barrido de una partícula de CA-NaCl en la cual se puede observar la estructura porosa de la muestra y las sales remanentes de NaCl adheridas a la superficie del carbón. En la literatura especializada esta adherencia se ha explicado por medio del modelo de Gouy-Chapman-Stern para una doble capa, de acuerdo al efecto de atracción electrostática por inducción del tipo Helmholtz (Wei & Yushin, 2012).

En la Figura 4 se presentan las mediciones de voltametría cíclica en CA-NaCl. Con base en el respectivo análisis, se encontró el valor de la capacitancia específica C del electrodo de CA mediante la siguiente expresión:

$$C = \frac{\int I dV}{v * m * \Delta V} \quad (1)$$

en donde I es la corriente eléctrica medida en amperios, ΔV es el potencial aplicado en voltios, v es la razón de cambio del voltaje aplicado y m es la masa del material activo en gramos (Guerrero-González, 2011). La capacitancia específica encontrada para el CA-NaCl a una velocidad de 10 mV/s fue de 111 F/g. Este elevado valor es muy importante para el desarrollo de dispositivos de supercondensación, pues según lo reportado por Wei & Yushin (2012), el máximo valor de capacitancia específica medido en electrodos de CA obtenido del bambú es de 65 F/g. Este importante incremento de un orden de magnitud en el valor de la capacitancia específica se podría atribuir a las diferencias en la materia prima, ya que el bambú pertenece a una especie diferente a la de *G. angustifolia* Kunth.

En la Figura 1S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/139/1178>, se presenta el voltagrama correspondiente a CA-KCl: la capacitancia específica encontrada a una velocidad de 10mV/s fue de 79 F/g. Los valores de capacitancia específica encontrados para CA-NaCl y CA-KCl concordaron con los valores de 65 F/g y 35

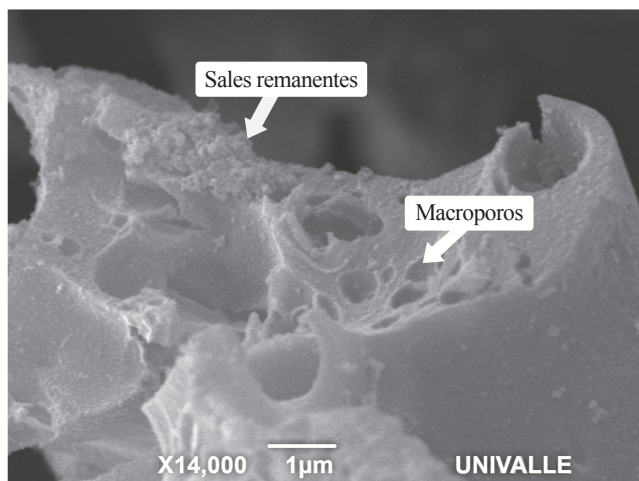


Figura 3. Micrografía de CA-NaCl obtenida con microscopio electrónico de barrido

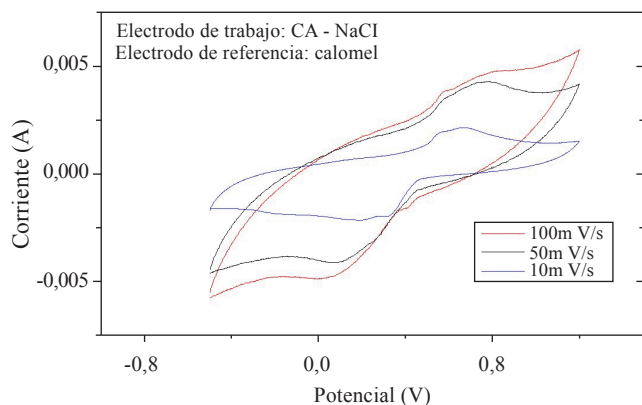


Figura 4. Voltagrama correspondiente a CA-NaCl

F/g reportados por Wei & Yushin (2012) como los típicos de la capacitancia específica en supercondensadores con electrodos de carbón obtenidos de bambú.

Las mediciones de capacitancia en el dispositivo supercondensador se han hecho mediante el método de curvas de carga–descarga y se han obtenido valores de capacitancia de 7,9 mF en prototipos de dispositivos de supercondensación flexibles, valor que concuerda con lo reportado por Pandolfo & Hollenkamp (2006) en el caso de supercondensadores rígidos. Los resultados de este estudio sugieren que con el uso de electrodos de carbón activado obtenidos de la guadua se podrían incrementar de manera apreciable los valores de capacitancia en dispositivos supercondensadores flexibles gracias a la elevada capacitancia específica que exhiben los electrodos de carbón activado. Las dimensiones del dispositivo supercondensador flexible propuesto fueron de 15 mm de ancho, 15 mm de longitud y 1 mm de espesor. Considerando la reducida dimensión y las capacitancias exhibidas por el dispositivo en mención, se sugiere que estos dispositivos pueden ser excelentes candidatos para el desarrollo de memorias electrónicas flexibles basadas en carbón activado obtenido de la guadua.

Por otro lado, para el caso de las muestras de nanoplaquetas, en la Figura 5 se presentan imágenes de TEM en las que se puede observar la formación de placas gráficas con alta traslucidez (espesor inferior a 13 nm medidos con microscopio de fuerza atómica) al paso de los electrones y con formas geométricas irregulares. Estas formas irregulares le confieren a las nanoplaquetas efectos electrostáticos importantes que propician su aglomeración, tal como se puede observar en la Figura 5 (parte izquierda), los cuales podrían influenciar de forma significativa el transporte electrónico en ellas y en dispositivos electrónicos del tipo de los micropuentes (Sangwan, et al., 2011).

En la Figura 6 se muestra la caracterización eléctrica del dispositivo en una configuración del tipo de micropuerto electrónico; se puede observar el efecto no lineal en la conducción eléctrica a partir de los 2 voltios, lo que se asemeja al comportamiento eléctrico de un diodo de punto de contacto. Este comportamiento eléctrico podría atribuirse

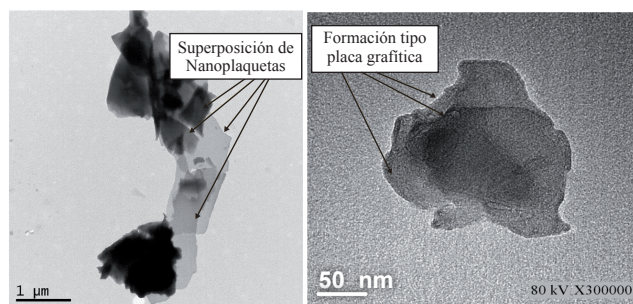


Figura 5. Imágenes de TEM en nanoplaquetas obtenidas de la guadua utilizada como precursor

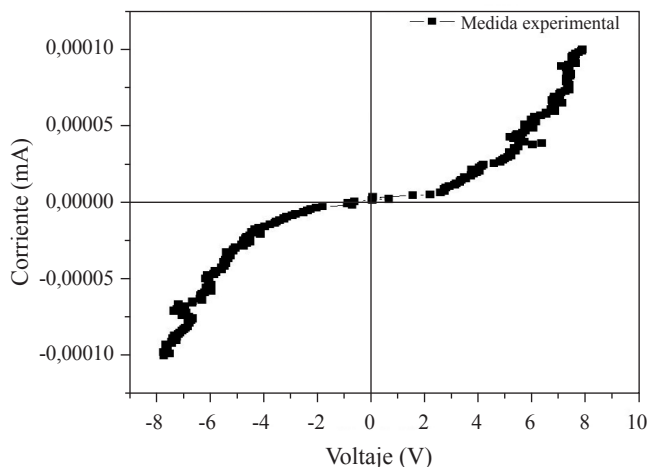


Figura 6. Curvas de intensidad-voltaje en micropuente elaborado con nanoplaquetas obtenidas de *Guadua angustifolia* Kunth, se puede observar una respuesta eléctrica similar a la de un diodo de punto de contacto.

a la percolación de portadores de carga eléctrica entre las nanoplaquetas, tal como ha sido reportado por **He & Tjong** (2013). Además, la aglomeración de las nanoplaquetas podría deberse a los efectos electrostáticos originados por sus formas irregulares, como se puede observar en las microfografías de transmisión de la Figura 5.

Con base en el análisis de curvas I-V en micropuentes de nanoplaquetas, se determinó un valor de conductividad eléctrica de 69×10^{-3} S/m, el cual concuerda con el orden de magnitud propuesto por **Geng, et al.** (2009) para el caso de nanoplaquetas de grafito oxidado. Estos resultados sugieren que las nanoplaquetas podrían emplearse en el desarrollo de sensores electrónicos y dispositivos avanzados (**Wen-Pin, et al.**, 2010).

Conclusiones

Se explica aquí la fabricación y la caracterización de muestras de carbón activado y nanoplaquetas de carbón obtenidas a partir del precursor *Guadua angustifolia* Kunth para aplicaciones en electrónica. Empleando muestras de carbón activado como electrodo, se propuso un prototipo de dispositivo supercondensador flexible, el cual presentó una capacitancia específica en el CA-NaCl y el CA-KCl de 111 F/g y 79 F/g, respectivamente, y una capacitancia eléctrica de 7,9 mF en un dispositivo flexible y de dimensiones reducidas. Usando muestras de nanoplaquetas de carbón se logró una configuración de micropuente electrónico con respuestas del tipo del diodo de punto de contacto, y en la caracterización eléctrica en corriente continua se encontraron efectos no lineales atribuidos a la percolación de la corriente eléctrica en el dispositivo. Los resultados sugieren que las muestras de carbón activado y de nanoplaquetas de carbón obtenidas del precursor *G. angustifolia* Kunth podrían utilizarse en el desarrollo de sensores electrónicos y dispositivos avanzados.

Información suplementaria

Figura 1S. Voltagrama correspondiente a CA-KCl

Agradecimientos

Este trabajo recibió el apoyo financiero de la Universidad del Quindío y de Colciencias.

Conflicto de intereses

Los autores no tienen ningún conflicto de intereses que pueda de alguna manera influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y de publicación.

Bibliografía

- Gamby, J., Taberna, P. L., Simon, P., Fauvarque, J. F., Chesneau, M.** (2001). Studies and characterisations of various activated carbons used for carbon/carbon supercapacitors. *Journal of Power Sources*. **101**: 109-116. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378775301007078>
- Guerrero-González, D.R.** (2011). Desarrollo de materiales nanoestructurados basados en óxidos de manganeso con uso potencial en electrodos para dispositivos de almacenamiento de energía (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia. Manizales.
- Geng, Y., Wang, S. J., Kim, J. K.** (2009). Preparation of graphite nanoplatelets and graphene sheets. *Journal of Colloid and Interface Science*. **336**: 592-598. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/S0021979709004147>
- He L. X. & Tjong S. C.** (2013). Zener tunneling in conductive graphite/epoxy composites: Dielectric breakdown aspects. *eXPRESS Polymer Letters*. **7** (4): 375-382.
- Jayalakshmi, M. & Balasubramanian, K.** (2008). Simple capacitors to supercapacitors - An overview. *International Journal Electrochemical Science*. **3**: 1196-1217. Recuperado de <http://www.electrochemsci.org/papers/vol3/3111196.pdf>
- Lesme J. R.** (2013). Pirolisis de biomasa. Experiencias y aplicaciones. Manuscrito en preparación. Centro de Estudios de Eficiencia Energética. Recuperado de <http://cengidoc.cengican.org/Portal/SubOtrasAreas/Cogeneracion/Presentaciones/PirolisisBiomasa.pdf>
- Liu, Y., Zhao, Y., Zhang, Y.** (2014). One-step green synthesized fluorescent carbon nanodots from bamboo leaves for copper (II) ion detection. *Sensors and Actuators B*. **196**: 647-652. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0925400514002019>
- Llobet, E.** (2013). Gas sensors using carbon nanomaterials: A review. *Sensors and Actuators B*. **179**: 32-45. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0925400512011938>
- Pandolfo, A. G. & Hollenkamp, A. F.** (2006). Carbon properties and their role in supercapacitors. *Journal of power sources*.

- 157: 11-27. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378775306003442>
- Prías Barragán, J. J., Rojas González, C. A., Echeverry Montoya, N. A., Fonthal, G., Ariza-Calderón, H.** (2011). Identificación de las variables óptimas para la obtención de carbón activado a partir del Precursor *Guadua angustifolia* Kunth. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas y de la Tierra. **35** (135): 157-166.
- Rozploch, F., Patyk, J., Stankowski, J.** (2007). Graphenes bonding forces in graphite. Acta Physica Polonica A. **112** (3): 557-562, Recuperado de <http://przyrbwn.icm.edu.pl/APP/PDF/112/a112z308.pdf>
- Sangwan, V. K., Southard, A., Moore, T. L., Ballarotto, V. W., Hines, D. R., Fuhrer, M. S., Williams, E. D.** (2011). Transfer printing approach to all-carbon nanoelectronics. Microelectronic Engineering. **88**: 3150–3154.
- Wei, L., & Yushin, G.** (2012). Nanostructured activated carbons from natural precursors for electrical double layer capacitors. Nano Energy. **1**: 552-565. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2211285512001097>
- Wen-Pin S., Li-Chi, T., Chian-Wen, L., Ming-Yuan, C., Chienliu, C., Yao-Joe, Y., Kuang-Chao, F.** (2010). Flexible temperature sensor array based on a graphite-polydimethylsiloxane composite. Sensors. **10**: 3597-3610.

Materia oscura a partir del sector escalar en un modelo $U(1)_X$

Roberto Enrique Martínez-Martínez, Jorge Luis Nisperuza-Toledo*, Fredy Alexander Ochoa-Perez

Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Resumen

Considerando una extensión al modelo estándar de las partículas fundamentales del tipo $SU(3)_C \otimes SU(2)_L \otimes U(1)_Y \otimes U(1)_X$, la cual contiene un escalar singlete como candidato a materia oscura, se estudian cotas a la masa de este escalar a partir de los datos de densidad reliquia para materia oscura provenientes del experimento Planck, los límites de la sección eficaz de dispersión DM-nucleón independiente de spin reportados por LUX, y las cotas de la fracción del ancho de decaimiento invisible del bosón de Higgs obtenidas en el colisionador LHC del CERN. Se obtienen regiones permitidas para la masa del escalar al considerar diferentes escenarios para el espacio de parámetros del modelo.

Palabras clave: modelo estándar, materia oscura, densidad reliquia.

Dark matter from scalar sector in a model

Abstract

By considering an extension of the standard model of fundamental particles like $SU(3)_C \otimes SU(2)_L \otimes U(1)_Y \otimes U(1)_X$, which contains a scalar singlet as a dark matter candidate, we study bounds to the mass of the scalar from the relic density data for dark matter from Planck experiment, the boundaries of the DM-nucleon spin independent scattering cross section reported by LUX, and bounds from the Higgs invisible decay width fraction obtained by the LHC collider at CERN. We obtain allowed regions for the mass of the scalar by consider different scenarios to model space parameters.

Key words: Standard model, dark matter, relic density.

Introducción

El enigma de la materia oscura (DM por sus siglas en inglés) en el Universo es uno de los principales temas de investigación de la física contemporánea. Actualmente existe un consenso bastante generalizado entre la comunidad científica el cual considera que el problema de DM concierne a la búsqueda de una partícula (o partículas) eléctricamente neutra y que interactúa débilmente, catalogada como WIMP por sus siglas del inglés para Weakly Interacting Massive Particle (Arneodo, 2013; Strigari, 2012). Esta búsqueda tradicionalmente se ha abordado a través de tres categorías que se complementan entre sí: detección directa, detección indirecta y búsqueda en aceleradores. La detección directa hace referencia a la dispersión elástica de partículas DM con núcleos en detectores que pueden medir la energía de retroceso del núcleo (nuclear recoil) del proceso. La detección indirecta busca cuantificar las partículas resultantes de la interacción de DM con la materia ordinaria a través de procesos de decaimiento o aniquilación de DM.

Por otra parte, diversas extensiones al modelo estándar de las partículas fundamentales (ME) han sido consideradas en la literatura, las cuales contienen partículas exóticas adicionales cuyas características podrían estar en concordancia con los datos experimentales de detección directa e

indirecta. Entre esos modelos se tiene la extensión $SU(3)_C \otimes SU(2)_L \otimes U(1)_Y \otimes U(1)_X$, (Martínez, Nisperuza, Ochoa & Rubio, 2014a), denotado 1_X en lo que sigue, la cual contiene un candidato escalar singlete σ_0 como posible candidato a DM. En la referencia (Martínez, Nisperuza, Ochoa & Rubio, 2014b) se estudian algunas consecuencias fenomenológicas al considerar este escalar como partícula DM.

Este trabajo considera la simetría 1_X y un espacio de parámetros específicos de la misma con el fin de obtener cotas a la masa M_σ del escalar σ_0 . Estas regiones permitidas para M_σ se hallan haciendo uso de los datos más recientes de densidad reliquia provenientes del experimento Planck (Planck Collaboration, Ade, et al., 2013), los límites de la sección eficaz de dispersión DM-nucleón independiente de spin reportados por LUX (LUX Collaboration, Akerib, et al., 2014), y las cotas de la fracción del ancho de decaimiento invisible del bosón de Higgs obtenidas en el colisionador LHC del CERN (ATLAS Collaboration, Aad, et al., 2014; CMS Collaboration, Chatrchyan, et al., 2014).

*Correspondencia:

Jorge Luis Nisperuza Toledo, jlnisperu@unal.edu.co

Recibido: 5 de junio de 2015

Aceptado: 21 de octubre de 2015

Búsqueda de materia oscura a través de datos de detección directa e indirecta

Una de las herramientas principales en la búsqueda de DM a través de detección indirecta, es el conocimiento del valor preciso de la densidad reliquia CDM provenientes del experimento Planck:

$$\Omega_{\text{CDM}}h^2 = 0.1199 \pm 0.0027 \quad (1)$$

Esta densidad reliquia está estrechamente relacionada con el promedio térmico de la sección eficaz de dispersión por la velocidad relativa $\langle\sigma v\rangle$ de DM con las partículas del ME. Específicamente, mediante el estudio de la evolución de una especie DM vía ecuación de Boltzmann, se tiene que:

$$\Omega_\psi h^2 = \frac{(1.07 \times 10^9)x_f}{\sqrt{g^* m_{pl}}(GeV)\langle\sigma v\rangle} \quad (2)$$

siendo m_{pl} la masa de Planck, g^* los grados de libertad efectivos (los cuales son dependiente del modelo) y x_f el parámetro $x = \frac{m}{T}$ evaluado en la temperatura de freeze-out, siendo m la masa de la partícula DM y T la temperatura. $\langle\sigma v\rangle$ contiene todas las interacciones de DM con las partículas del modelo y el cálculo de $\Omega_\psi h^2$ es llevado a cabo con el software micrOMEGAS (Belanger, Boudjema, Puknov & Semenov, 2013).

Por otra parte, la idea principal de la detección directa de DM consiste en la posibilidad de detectar la energía de retroceso del núcleo originado de la interacción de DM con núcleos en procesos de dispersión. La sección eficaz para la amplitud de dispersión DM-nucleón en reposo se escribe (Seungwon, Ko, Park & Wan, 2014; Del Nobile, et al., 2014)

$$\sigma_T = \frac{4M_\sigma^2 M_N^2}{\pi(M_\sigma + M_N)^2} |A_{SI}|^2 \quad (3)$$

donde M_σ es la masa de la partícula DM, M_N la masa del nucleón blanco, mientras que A_{SI} es la amplitud independiente de spin. En este trabajo se realiza el cálculo de esta cantidad a través del software micrOMEGAS.

En la literatura se encuentra el uso de datos de detección directa e indirecta, específicamente de $\Omega_\psi h^2$ y σ_T , para acotar el espacio de parámetros en modelos extendidos que consideran partículas escalares como candidatos DM, (ver por ejemplo Chang, Edezhath, Hutchinson & Luty, 2014; Cogollo, et al., 2014; Nisperuza, 2015; Yaguna, 2011). También se tiene que los datos de detección directa han sido utilizados para la búsqueda de DM en extensiones mínimas del modelo estándar con un escalar singlete (Feng, Profumo & Ubaldic, 2015) y en modelos supersimétricos (Ellis, Olive, Santoso & Spanos, 2005).

Otra de las herramientas relevantes en detección directa es la fracción del ancho invisible de decaimiento del bosón de Higgs (γ) del ME:

$$Br(h_0 \rightarrow inv.) = \frac{\Gamma(h_0 \rightarrow inv.)}{\Gamma(h_0 \rightarrow todas.)} \quad (4)$$

la cual impone límites al decaimiento de DM a través del Higgs del ME. Los datos más recientes son reportados por las colaboraciones ATLAS (ATLAS Collaboration, Aad, et al., 2014) y CMS (CMS Collaboration, Chatrchyan, et al., 2014), indicando $Br(h_0 \rightarrow inv.) < 0.58$ al 95% C.L. y $Br(h_0 \rightarrow inv.) < 0.75$ al 95% C.L., respectivamente.

Las referencias (Sanabria, 2014; Shafi, Hanif & Salih, 2015) muestran un panorama adicional sobre el estado actual de la búsqueda de DM a través de datos de detección directa con LCH.

Modelo $SU(3)_C \otimes SU(2)_L \otimes U(1)_Y \otimes U(1)_X$

Contenido de partículas.

A continuación se describe el conjunto completo de partículas del modelo, el cual incluye todas las partículas ME y también nuevas partículas exóticas.

$$\begin{aligned} \tilde{q}_L^n = i\sigma_2 q_L^n &= \begin{pmatrix} U^n \\ D^n \end{pmatrix}_L \sim \left(2, \frac{1}{3}, 0\right); J_L^n \sim \left(1, -\frac{2}{3}, 0\right) \\ J_L^n &\sim \left(1, -\frac{2}{3}, -\frac{1}{3}\right) \\ q_L^3 &= \begin{pmatrix} U^3 \\ D^3 \end{pmatrix}_L \sim \left(2, \frac{1}{3}, \frac{1}{3}\right); T_L^n \sim \left(1, \frac{4}{3}, \frac{1}{3}\right) \\ T_R^n &\sim \left(1, \frac{4}{3}, \frac{2}{3}\right) \\ U_R^i &\sim \left(1, \frac{4}{3}, \frac{2}{3}\right); D_R^i \sim \left(1, -\frac{2}{3}, -\frac{1}{3}\right); \\ l_R^i &\sim \left(2, -1, -\frac{1}{3}\right); (v_R^i)^c \sim \left(1, 0, -\frac{1}{3}\right); \\ e_R^i &\sim (1, -2, -1); N_R^i \sim (1, 0, 0); \end{aligned} \quad (5)$$

donde $i=1, 2, 3$ y $n=1, 2$ son índices de familia mientras que $(SU(2)_L, U(1)_Y, U(1)_X)$ denota las reglas de transformación para el modelo.

El contenido de fermiones nuevos consta de los quarks singletes T y J^n , los cuales son de tipo up y down, respectivamente. Adicionalmente, se tienen los neutrinos $(v_R^i)^c$ y N_R^i , los cuales se incluyen para el estudio de la generación de masas de neutrinos.

Para los campos escalares se construyen dobletes y singletes de $SU(2)_L$,

$$\begin{aligned} \chi_0 &= \frac{1}{\sqrt{2}}(v_\chi + \xi_\chi + iC_\chi) \sim \left(1, 0, -\frac{1}{3}\right); \langle\chi_0\rangle_0 = v_\chi \\ \phi_1 &= \begin{pmatrix} \phi_1^+ \\ \frac{1}{\sqrt{2}}(v_1 + \xi_1 + i\phi_1^0) \end{pmatrix} \sim \left(2, 1, -\frac{2}{3}\right); \langle\phi_1\rangle_0 = v_1 \\ \phi_2 &= \begin{pmatrix} \phi_2^+ \\ \frac{1}{\sqrt{2}}(v_2 + \xi_2 + i\phi_2^0) \end{pmatrix} \sim \left(2, 1, -\frac{1}{3}\right); \langle\phi_2\rangle_0 = v_2 \\ \sigma_0 &= \frac{1}{\sqrt{2}}(v_\sigma + \xi_\sigma + iC_\sigma) \sim \left(1, 0, -\frac{1}{3}\right); \langle\sigma_0\rangle_0 = v_\sigma \end{aligned} \quad (6)$$

De los anteriores campos, ϕ_2 es un nuevo escalar doblete, el cual es necesario para obtener fermiones cargados masivos; χ_0 y σ_0 son campos adicionales singletes, donde σ_0 es el responsable del rompimiento de la simetría 1_X para lo cual es necesario imponer la jerarquía $v_\chi \gg v$. El nuevo campo σ_0 no es esencial para el rompimiento espontáneo de la simetría, por lo que se escoge $v_\sigma = 0$ para convertirlo en el candidato a DM de este trabajo. Finalmente, los campos de gauge del modelo son los siguientes,

$$\begin{aligned} W_\mu &= \begin{pmatrix} W_\mu^3 & \sqrt{2}W_\mu^+ \\ \sqrt{2}W_\mu^- & -W_\mu^3 \end{pmatrix} \sim (3,0,0) \\ B_\mu &\sim (0,1,0) \\ Z'_\mu &\sim (0,0,1), \end{aligned} \quad (7)$$

siendo Z'_μ un nuevo bosón de gauge asociado a la simetría $U(1)_X$.

Sector Escalar.

Se muestra aquí una versión adecuada del potencial escalar del modelo, indicado en la referencia **Martínez, et al.**, (2014a). Este potencial tiene en cuenta al escalar σ_0 como candidato a DM y es construido introduciendo la simetría global $\sigma_0 \rightarrow e^{i\theta} \sigma_0$ en la expresión más general del potencial para 1_X , renormalizable e invariante $SU(3)_C \otimes SU(2)_L \otimes U(1)_Y \otimes U(1)_X$,

$$\begin{aligned} V_H &= \mu_1^2 |\phi_1|^2 + \mu_2^2 |\phi_2|^2 + \mu_3^2 |\chi_0|^2 + \mu_4^2 |\sigma_0|^2 + f_2 (\phi_2^\dagger \phi_1 \chi_0 + h.c) \\ &+ \lambda_1 |\phi_1|^4 + \lambda_2 |\phi_2|^4 + \lambda_3 |\chi_0|^4 + \lambda_4 |\sigma_0|^4 \\ &+ |\phi_1|^2 (\lambda_6 |\chi_0|^2 + \lambda'_6 |\sigma_0|^2) + |\phi_2|^2 (\lambda_7 |\chi_0|^2 + \lambda'_7 |\sigma_0|^2) \\ &+ \lambda_5 |\phi_1|^2 |\phi_2|^2 + \lambda'_5 |\phi_1^\dagger \phi_2|^2 + \lambda_8 |\chi_0|^2 |\sigma_0|^2 \end{aligned} \quad (8)$$

Es importante notar que el anterior potencial no contiene términos impares de σ_0 lo cual evita el decaimiento directo de la materia oscura en otras partículas escalares.

Acoples de DM con los bosones de gauge neutros.

El sector cinético del lagrangiano de Higgs se escribe

$$\mathcal{L}_K = i \sum_{i=1,2} (D_\mu^D \phi_i)^\dagger (D^{\mu D} \phi_i) + (D_\mu^S \sigma_0)^\dagger (D^{\mu S} \sigma_0) + (D_\mu^X \chi_0)^\dagger (D^{\mu X} \chi_0) \quad (9)$$

donde $D_\mu^D = \partial_\mu - ig W_\mu^a T_a - ig' \frac{Y}{2} B_\mu - ig_X X Z'_\mu$ y $D_\mu^S = \partial_\mu - ig' \frac{Y}{2} B_\mu - ig_X X Z'_\mu$ denotan las derivadas covariantes para los escalares dobles y singletes, siendo g , g' , y g_X las constantes de acople asociadas a $SU(2)_L$, $U(1)_Y$ y $U(1)_X$, respectivamente; los W_μ^a son los 3 bosones de gauge asociados a $SU(2)_L$; $2T_a$ son las matrices de Pauli; Y y X corresponden a la hipercarga y a la carga bajo el grupo $U(1)_X$, y los campos B_μ y Z'_μ son los bosones de gauge asociados a las simetrías $U(1)_Y$ y $U(1)_X$, respectivamente.

Con el rompimiento espontáneo de la simetría y luego de efectuar las rotaciones surge el autoestado neutro no masivo correspondiente al fotón A_μ , los autoestados cargados $W^\pm = (W_\mu^1 \pm W_\mu^2)/\sqrt{2}$ con masa $M_W = gv/2$. También se tienen los

autoestados Z del ME y el nuevo bosón Z' cuyas masas, a orden dominante ($(v/v_\chi)^2 \ll 1$), son $M_Z \approx \frac{gv}{2C_W}$ y $M_{Z'} \approx \frac{g_X v_\chi}{2C_{W'}}$, siendo $\tan\theta_W = \frac{g'}{g}$ el ángulo de Weinberg.

Lagrangianos de Yukawa y de Dirac.

El lagrangiano de Dirac, el cual describe las interacciones entre los fermiones y los bosones de gauge, se escribe

$$\mathcal{L}_D = i \sum_{f,i} \bar{f}_L^i \gamma^\mu D_\mu f_L^i + \bar{f}_R^i \gamma^\mu D_\mu f_R^i, \quad (10)$$

donde las $\bar{f}_{L,R}^i$ contienen fermiones del modelo 1_X . En la referencia **Martínez, et al.**, (2014a) este lagrangiano es expandido para el sector débil neutro y es escrito en términos de acoples vectoriales y axiales. En este trabajo se obtienen todos los acoples directamente a través del paquete computacional LanHEP (**Semenov**, 2010).

Por otra parte, el potencial de Yukawa más general que se puede construir para el modelo 1_X se describe también en la referencia **Martínez, et al.**, (2014a). Para la búsqueda de DM, y con el fin de simplificar el análisis, se asumen matrices de Yukawa diagonales. Con esto, el lagrangiano de Yukawa se escribe como

$$\begin{aligned} -\mathcal{L}_Y &= \bar{q}_L^i (\tilde{\phi}_1^U h_1^U + \tilde{\phi}_2^U h_2^U)_{ij} U_R^j + \bar{q}_L^i (\phi_1 h_1^D + \phi_2 h_2^D)_{ij} D_R^j \\ &+ \bar{q}_L^i (\phi_1 h_1^J + \phi_2 h_2^J)_{im} J_R^m \\ &+ \bar{J}_L^n (\chi_0 h_\chi^D)_{nj} D_R^j + \bar{J}_L^n (\sigma_0 h_\sigma^J + \chi_0 h_\chi^J)_{nm} J_R^m + h.c \quad (11) \\ &+ \bar{l}_L^i (\tilde{\phi}_1^D h_1^D)_{ij} \nu_R^j + \bar{l}_L^i (\tilde{\phi}_2^D h_1^D)_{ij} \nu_R^j + (\bar{\nu}_R^c)^\dagger (\chi_0^* h_\chi^U)_{ij} N_R^i \\ &+ \frac{1}{2} M_N (\bar{N}_R^c)^\dagger N_R^j + \bar{l}_L^i (\phi_1 h_1^e)_{ij} e_R^j + h.c, \end{aligned}$$

donde $\tilde{\phi}_{1,2} = i\sigma_2 \phi_{1,2}^*$.

Restricciones provenientes de Ωh^2 , $Br(h_0 \rightarrow inv.)$ y detección directa

Implementación de cálculo computacional.

El código numérico MicrOMEGAs permite el cómputo de Ωh^2 , T_f y $\langle \sigma v \rangle$, ec. (2), previo ingreso del modelo 1_X . Para esto último se hizo uso del paquete LanHEP, el cual genera todas las reglas del Feynman para las interacciones entre las partículas del modelo. Internamente MicrOMEGAs asume que la abundancia de la especie DM satisface la condición $Y_{eq} \approx Y(T)$ para altas temperaturas hasta la temperatura de freeze-out, y $Y_{eq} = 0$ para temperaturas por debajo de la temperatura de freeze-out.

Se toma $M_{H_0} = 500$ GeV puesto que no se ha reportado a la fecha la existencia de un bosón de Higgs neutro adicional, y, $M_{h_0} = 125.5$ GeV según lo reportado por ATLAS y CMS. Así, se tiene que para la dispersión indirecta en partículas escalares en procesos de la forma $\sigma_0 \sigma_0^* \rightarrow S(2S)$, acorde a las restricciones indicadas anteriormente, los únicos parámetros que quedan libres son las constantes de acople λ'_6 y λ'_7 . Para el campo de gauge Z' se toma una masa del orden de 3 TeV y un ángulo de mezcla $Z - Z'$, $0 \leq S_\theta \leq 0.4 \times 10^{-3}$. El ángulo de mezcla α entre $h_0 - H_0$ está dado por (**Martínez, et al.**, 2014b.)

$$\tan 2\alpha = \tan 2\beta \left(1 - \frac{M_{H_0}^2}{M_{H_0}^2} \right) \quad (12)$$

Con todas las consideraciones anteriores, el espacio de parámetros del modelo queda finalmente compuesto de solo cuatro variables $(M_\sigma, T_\beta, \lambda'_{6,7}, \lambda'_7)$.

Límites para M_σ .

Con el fin de explorar el efecto de las restricciones provenientes de los datos de detección directa e indirecta de DM, se toma el caso más general en el cual $0 \leq T_\beta \leq 10$ y $0 \leq \lambda'_{6,7} \leq 4\pi$, ambos aleatorios. La región escogida para $\lambda'_{6,7}$ corresponde al límite de unitariedad para los acoples escalares. La figura 1 muestra la densidad reliquia como función de la masa del candidato escalar DM con $Br(h_0 \rightarrow inv.) \leq 0.3$ (Figura 1a) y $Br(h_0 \rightarrow inv.) \leq 0.1$ (Figura 1b), ambos en el rango de los límites experimentales indicados en la sección 1. La línea horizontal es el límite experimental para la densidad reliquia proveniente de Planck. En ambas figuras, las marcas **D**, **E**, **A** y **H** indican threshold cinemáticos. **F**, **G** y **B** son resonancias debidas a la producción de partículas intermedias. Más específicamente, **A** denota el threshold electrodébil $M_\sigma \approx 91$ GeV; $M_\sigma \approx 1.3$ GeV (**D**) es debido a la dispersión de σ_0 en los quarks charm, mientras que $M_\sigma \approx 4$ GeV (**E**) es debida a la producción de quarks bottom. La resonancia en $M_\sigma = \frac{M_{H_0}}{2} = 63$ GeV (**F**) corresponde a los procesos $\sigma_0 \sigma_0^* \rightarrow h_0 \rightarrow ME, ME$ a través del bosón de Higgs tipo ME; el pico de resonancia debido al polo $(2M_\sigma)^2 - (M_{H_0})^2 = 0$, se indica en **G** mientras que en $M_\sigma = 1500$ GeV (denotado como **B**) se tiene la resonancia $(2M_\sigma)^2 - M_Z^2 = 0$, en la cual claramente la probabilidad de aniquilación crece significativamente debido a procesos de la forma $\sigma_0 \sigma_0^* \rightarrow Z^* \rightarrow ME, ME$. Es posible apreciar que existen puntos solución para la densidad reliquia en el rango $1.5 \text{ GeV} \leq M_\sigma \leq 65 \text{ GeV}$. Aunque la forma funcional de la distribución de puntos es la misma para ambas figuras, se observa que la restricción $Br(h_0 \rightarrow inv.) \leq 0.3$ (Figura 1a.) conlleva a una densidad de puntos mayor en la región permitida, en comparación a (Figura 1b.).

Restricciones Provenientes de Datos de Detección Directa.

Se exploran ahora límites provenientes de los datos más recientes de detección directa de LUX. Se calcula con micROMEGAs la sección eficaz de dispersión WIMP-nucleón, imponiendo la restricción $Br(h_0 \rightarrow inv.) \leq 0.3$. Todos los puntos satisfacen $\Omega h^2 \sim 0.11$.

La figura 2 muestra los resultados para $0 \leq \lambda'_{6,7} \leq 4\pi$, $0 \leq T_\beta \leq 10$ y $0 \leq S_\theta \leq 0.4 \times 10^{-3}$, todos aleatorios. La línea punteada es el límite actual de LUX. Se observa que es clara la tendencia a tener puntos no excluidos por LUX en $M_\sigma \approx 63$ GeV, es decir, a medida que nos acercamos a la resonancia del Higgs del ME.

Conclusiones

Este trabajo aborda el problema de la búsqueda de DM a partir de un modelo extendido 1_X con un candidato escalar singlete σ_0 . Se estudió el efecto de los datos de detección directa e indirecta de DM sobre el conjunto de parámetros del modelo, considerando escenarios específicos, de lo cual se obtuvo lo siguiente:

- Mediante las restricciones provenientes de Planck y los límites de la fracción del ancho de decaimiento del bosón de Higgs de ME, se obtiene una región permitida para M_σ en el rango $1.5 \text{ GeV} \leq M_\sigma \leq 65 \text{ GeV}$.
- Al considerar el límite experimental para la sección eficaz de dispersión DM-nucleón, se encuentra que el modelo posee puntos no excluidos en la región $10 \text{ GeV} \leq M_\sigma \leq 65 \text{ GeV}$, por lo que esta restricción complementa los límites encontrados de datos de detección indirecta y del ancho invisible de decaimiento del bosón de Higgs del ME.

Por lo tanto, los datos de detección directa e indirecta en la búsqueda de DM tienen un

impacto significativo sobre el espacio de parámetros del modelo 1_X , en particular, se obtiene una región permitida para la masa de DM de $10 \text{ GeV} \leq M_\sigma \leq 65 \text{ GeV}$.

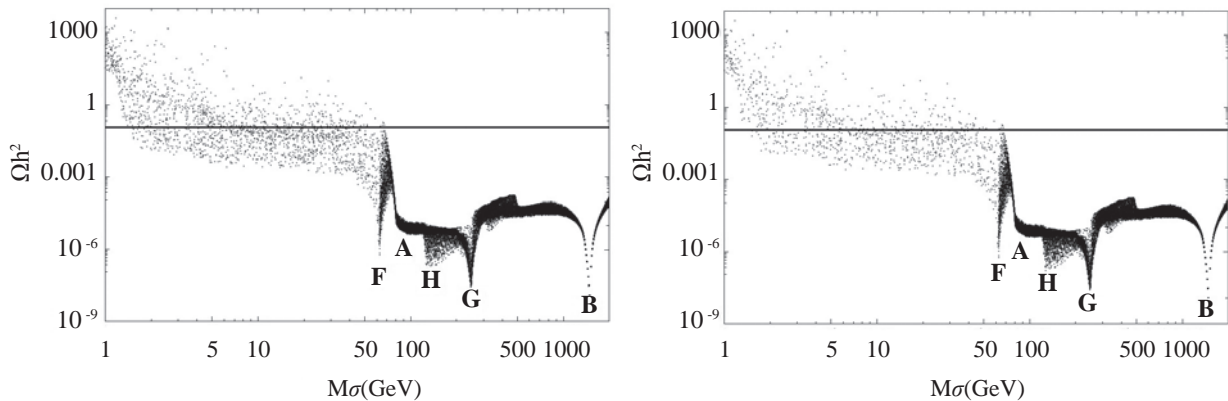


Figura 1. Densidad reliquia como función de M_σ considerando: (a) $Br(h_0 \rightarrow inv.) \leq 0.3$ y (b) $Br(h_0 \rightarrow inv.) \leq 0.1$, donde $0 \leq \lambda'_{6,7} \leq 4\pi$, $0 \leq T_\beta \leq 10$. Las marcas **D**, **E**, **A**, y **H** indican threshold cinemáticos. **F**, **G** y **B** son resonancias debidas a la producción de partículas intermedias.

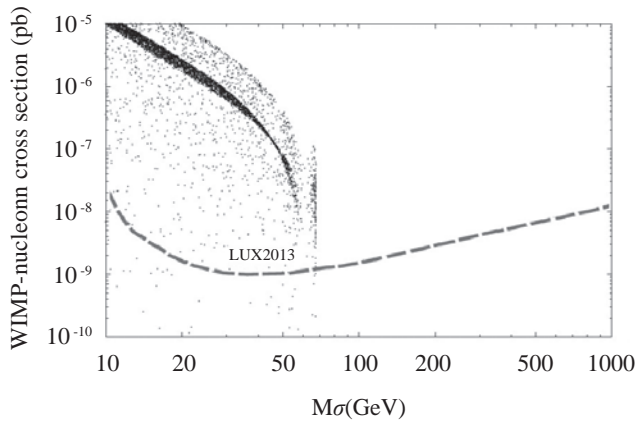


Figura 2. WIMP-nucleon SI vs. M_σ . $0 \leq \lambda'_{6,7} \leq 4\pi$, $0 \leq T_\beta \leq 10$ y $0 \leq S_\theta \leq 0.4 \times 10^{-3}$. $Br(h_0 \rightarrow inv.) \leq 0.3$. La línea punteada es el límite actual de LUX.

Agradecimientos

Este trabajo está financiado por el programa El Patrimonio Autónomo Fondo Nacional de Financiamiento para la Ciencia, la Tecnología y la Innovación Fransisco José de Caldas de COLCIENCIAS.

Conflicto de intereses

Los autores manifiestan que no tienen conflicto de intereses.

Bibliografía

- Arneodo F.** 2013. Dark Matter Searches. arXiv:1301.0441v1 [astro-ph.IM].
- ATLAS Collaboration, Aad, et al.** 2014. Search for Invisible Decays of a Higgs Boson Produced in Association with a Z Boson in ATLAS. Phys. Rev. Lett. **112**: 201802.
- Belanger G., Boudjema F., Pukhov A., Semenov A.** 2013. micrOMEGAs3.1: a program for calculating dark matter observables. arXiv: 1305.0237 [hep-ph].
- Chang S., Edezhath R., Hutchinson J., Luty M.** 2014. Effective WIMPs. Phys. Rev. D **89**: 015011
- CMS Collaboration, Chatrchyan, et al.** 2014. Search for invisible decays of Higgs bosons in the vector boson fusion and associated ZH production modes. The European Physical Journal C. **74**: s10052-014-2980-6.
- Cogollo D., Gonzalez-Morales A., Queiroz F., Rebello P.** 2014. Excluding the light dark matter window of a 331 model using LHC and direct dark matter detection data. arXiv: 1402.3271v2 [hep-ph].
- Del Nobile E., Gelmini G., Gondolo P., Huh Ji-Haeng.** 2014. Update on the Halo-Independent Comparison of Direct Dark Matter Detection Data. arXiv: 1405.5582v1 [hep-ph].
- Ellis J., Olive K., Santoso Y., Spanos V.** 2005. Update on the direct detection of supersymmetric dark matter. Phys. Rev. **D71**: 095007.
- Feng L., Profumo, S., Ubaldic L.** 2015. Closing in on singlet scalar dark matter: LUX, invisible Higgs decays and gamma-ray lines. JHEP 03 (2015) 045.
- LUX Collaboration, Akerib, et al.** 2014. First Results from the LUX Dark Matter Experiment at the Sanford Underground Research Facility. Phys. Rev. Lett. **112**: 091303.
- Martinez R., Nisperuza J., Ochoa F., Rubio J.** 2014a. Some phenomenological aspects of a new U(1)' model. Phys. Rev. D **89**: 056008.
- Martinez R., Nisperuza J., Ochoa F., Rubio J.** 2014b. Scalar dark matter with CERN-LEP data and Z' search at the LHC in an U(1)' model. Phys. Rev. D **90**: 095004.
- Nisperuza J.** 2015. *Candidatos a materia oscura en modelos 331*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Colombia.
- Planck Collaboration, Ade, et al.** 2013. Planck 2013 results. XVI. Cosmological parameters. arXiv:1303.5076 [astro-ph.CO].
- Sanabria J.** 2014. Búsquedas de Materia Oscura Supersimétrica en el LHC. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **38** (2014) 34-55.
- Shafi Q., Hanif S., Salih C.** 2015. Neutralino Dark Matter and Other LHC Predictions from Quasi Yukawa Unification. Nucl. Phys. B900 (2015) 400-411.
- Semenov A.** 2010. LanHEP-a package for automatic generation of Feynman rules from the Lagrangian. Updated version 3.1. arXiv: 1005.1909 [hep-ph].
- Seungwon B., Ko P., Park Wan-II.** 2014. Invisible Higgs decay width versus dark matter direct detection cross section in Higgs portal dark matter models. Phys. Rev. D **90**: 055014.
- Strigari L.** 2012. Galactic Searches for Dark Matter. Physics Reports. doi 10.1016/j.physrep.2013.05.004
- Yaguna C.** 2011. The Singlet Scalar as FIMP Dark Matter. JHEP 1108 (2011) 060.

Diversidad de mariposas y su relación con el paisaje en la cuenca del río Lagunillas, Tolima, Colombia

Leonardo A. Ospina-López^{1,2,*}, M. Gonzalo Andrade-C.¹, Gladys Reinoso-Flórez²

¹ Instituto de Ciencias Naturales - ICN, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

² Grupo de Investigación en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

Resumen

El presente estudio se desarrolló al norte del departamento del Tolima con el objetivo de caracterizar las mariposas asociadas a fragmentos de bosque, matorral o rastrojo y pastos. Se registraron las coordenadas geográficas de los bordes de los hábitats encontrados en una parcela de 0,6 km de radio y se establecieron las correlaciones entre los atributos del paisaje y la comunidad de mariposas, representada por seis familias y 266 especies. Las diferencias estructurales entre los hábitats de estudio pueden ayudar a explicar las diferencias en la riqueza y la diversidad de mariposas debido a que las comunidades responden diferencialmente al hábitat.

Palabras clave: mariposas, ecología, bosques, rastrojos, pastos.

Butterflies diversity and their relationship to the landscape in the Lagunillas River basin in north Tolima, Colombia

Abstract

The present study was conducted in north Tolima to characterize the butterflies associated with fragments of forest, brushwood/stubbles and grass. The geographical coordinates of the edges of every habitat in a smallholding of 0.6 km of radius were registered with the aim of finding the correlations between landscape attributes and the butterfly community represented by 266 species distributed in six families. Structural differences between the habitats can help explain the differences in the richness and diversity of butterflies because the communities respond differently to the habitat.

Key words: Butterflies, ecology, forest, stubble, pastures, Tolima.

Introducción

La transformación de los hábitats naturales y la variación de sus condiciones físicas pueden tener efectos negativos en algunas especies de animales y plantas. Una de las principales causas de la pérdida global de diversidad es la transformación de los bosques tropicales debido a las actividades humanas (Kattan, 2002) resultado de las políticas de estímulo a la ocupación y el uso del territorio, de la sobreexplotación, la fragmentación de las poblaciones, la deforestación, el consumo de leña, los incendios, la actividad agrícola, la contaminación, la introducción de especies, la pesca comercial sin control, la urbanización, la minería, la destrucción de humedales y zonas de páramo, la erosión, los desastres naturales y la cosecha indiscriminada; como causas indirectas cabe mencionar el desconocimiento del potencial estratégico de la biodiversidad, la débil capacidad institucional para reducir el impacto de las actividades que generan pérdida de biodiversidad, la expansión de la frontera agropecuaria, la baja presencia del Estado en las zonas de alta biodiversidad, el surgimiento y consolidación

de los cultivos ilícitos, los problemas de orden público, los conflictos armados, el comercio internacional de pieles, la colonización y el desarrollo de proyectos de infraestructura (Andrade-C, 2011), lo que ha llevado a que los fragmentos de bosque queden inmersos en matrices modificadas, las cuales ofrecen diferentes calidades a la fauna.

Los hábitats que componen la matriz adyacente pueden llegar a contener una diversidad propia significativa que interactúa con los fragmentos de bosque (Gascon, *et al.*, 1999, Kattan, 2002); de esta manera, las interacciones entre los elementos del paisaje pueden incidir en la diversidad y abundancia de las especies (Kattan, 2002), y permiten el movimiento de los organismos a través del mosaico de parches en el paisaje. Sin embargo, según Didham, *et al.* (1998), no todas las especies se ven igualmente afectadas; este principio, aunque

*Correspondencia:

Leonardo A. Ospina-López, ospinaleonardo@gmail.com

Recibido: 5 de abril de 2015

Aceptado: 24 de septiembre de 2015

establecido de manera intuitiva, es fundamental para la forma de abordar los estudios de biodiversidad. Los modelos espaciales de la dinámica de poblaciones dejan claro que la subdivisión del hábitat puede alterar la estabilidad de las poblaciones y las interacciones entre especies en forma contrastante, razón por la cual el estudio de los componentes del paisaje adquiere importancia, ya que su estructura puede determinar los patrones de distribución de las especies. No obstante, uno de los principales problemas con respecto a la capacidad de predicción de los estudios sobre fragmentación, ha sido su enfoque centrado en los fragmentos de bosque y la falta de atención en la matriz adyacente, entendida esta como los hábitats contiguos o alternos al bosque (matorrales y pastizales) (Broisi, *et al.*, 2008).

El departamento de Tolima no ha sido ajeno a estos procesos de transformación de hábitats naturales, pues su reducción a causa de las actividades antropogénicas es evidente. De acuerdo con Vargas, *et al.* (2007), en el Tolima la modificación de las coberturas boscosas debida al cambio en el uso del suelo ha llevado a procesos de fragmentación con pérdida de conectividad en el paisaje, lo que ha reducido el área de bosque a 295.906 hectáreas. Sin embargo, se presume una alta biodiversidad, situación que ha motivado a instituciones e investigadores a realizar estudios para conocer la diversidad faunística regional en diferentes zonas del departamento (Villa, *et al.*, 2004, 2005a, 2005b, Reinoso, *et al.*, 2007, 2008a, 2008b), lo que ha permitido ampliar el conocimiento sobre algunos grupos como el de los macroinvertebrados acuáticos, las mariposas, los peces, los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos.

Es claro que aunque en los últimos años se han hecho diversos inventarios y estudios de las mariposas en Colombia, su diversidad no se conoce del todo, sobre todo en algunas áreas geográficas donde hace falta hacer muestreos y considerar que hay grupos en los que se siguen descubriendo especies (Lamas, 2003). Existe, sin embargo, el reporte de 354 especies en el flanco oriental de la cordillera Central colombiana (Andrade-C, 2002). La necesidad de ampliar el conocimiento sobre este grupo de insectos plantea la pregunta sobre cuáles serían las diferencias estructurales del paisaje que determinan los patrones de riqueza y diversidad y cómo estas varían con relación a los diferentes tipos de hábitat, ya que como indicadores biológicos que son, las mariposas se definen como el grupo taxonómico que puede reflejar el estado de la biota en cuanto a la diversidad, a la relación con otras áreas geográficas, a la variación a lo largo de gradientes, a los endemismos o al grado de intervención humana (Fagua, 2001); en general, las mariposas son organismos muy sensibles a los cambios de temperatura, humedad y radiación solar que se producen por la perturbación de su hábitat, por lo cual el inventario de sus comunidades mediante la medición de la diversidad y la riqueza representa una herramienta válida para evaluar el estado de conservación o alteración del medio natural (Kremen, *et al.*, 1993).

Materiales y métodos

Área de estudio

La cuenca del río Lagunillas se encuentra en el flanco oriental de la cordillera Central, al norte del departamento del Tolima, y tiene un área de 83.335,51 hectáreas distribuidas en los municipios de Casabianca, Palocabildo, Armero Guayabal, Ambalema, Lérída, Líbano y Villahermosa (Figura 1). El régimen climatológico es bimodal y su temperatura varía entre los 12 °C en las zonas altas y los 30 °C en las zonas bajas. Se ubicaron cinco localidades de muestreo distribuidas en el gradiente altitudinal comprendido entre los 345 y 2.950 m (Tabla 1).

Trabajo de campo

La recolección de las mariposas se hizo mediante dos metodologías: con trampas Van Someren-Rydon y con red entomológica (jama), de acuerdo con las especificaciones de DeVries (1987) y Andrade-C, *et al.* (2013). Para cada muestreo y en cada localidad de estudio se ubicaron en el interior del bosque durante tres días 12 trampas dispuestas en un transecto de 250 m de la siguiente manera: seis entre 0 y 1 m de altura sobre el suelo y seis a más de 5 m sobre el suelo y a una distancia de 50 m cada una en el gradiente horizontal. En cuanto a la recolecta con red entomológica, se cubrieron como mínimo cuatro transectos de longitud definida (250 m) por día de campo en cada hábitat (bosque BS, matorral/rastrajo MA/RA, pastos PA) de cada localidad. La recolección la hacía una sola persona desde las 07:00 hasta 19:00 horas hasta completar 36 horas/jama/hombre y 72 horas/trampa/muestreo en cada sitio visitado, o el equivalente a 12 horas/jama/hombre/hábitat y 72 horas/trampa/bosque en cada localidad.

Los ejemplares recolectados se sacrificaron por presión digital en el tórax y se almacenaron en sobres triangulares de papel milano blanco con los datos básicos de la recolección (localidad, tipo de hábitat, fecha, altitud, número de recolección, número de transecto, tipo de vegetación predominante, hora, condición climática) (Andrade-C, *et al.*, 2013).

La información de la localización geográfica de cada sitio de muestreo se consignó mediante coordenadas medidas con el programa GPSmap 60 CSx GARMIN a partir de un punto al azar y bordeando cada hábitat o unidad del paisaje en un radio de 0,6 km, con lo que se obtuvo una parcela circular de 113,09 hectáreas.

Métodos de laboratorio

Para la determinación de algunos ejemplares fue necesaria la disección de su genitalia, para lo cual se siguió el procedimiento propuesto por Birket (1959) con algunas modificaciones personales: se hizo el corte de los cuatro o cinco últimos segmentos abdominales del ejemplar en seco, se los sumergió en una solución líquida de hidróxido

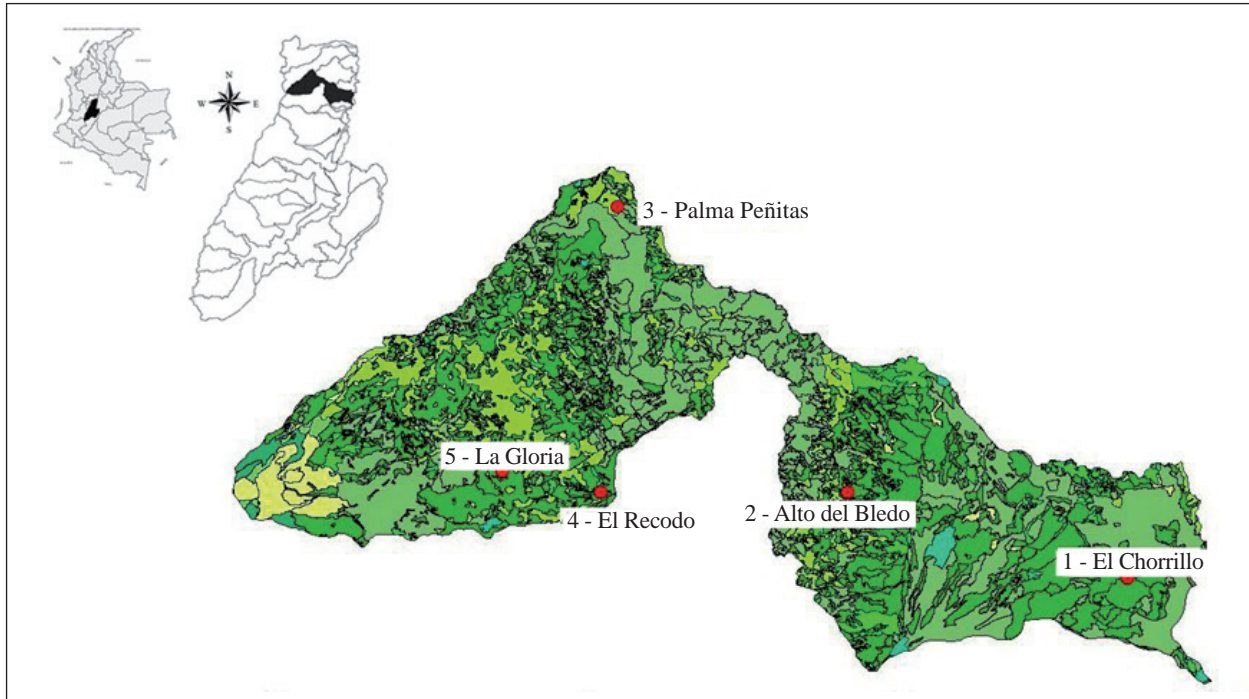


Figura 1. Localización de la cuenca del río Lagunillas, área de estudio y estaciones de muestreo (puntos rojos)

Tabla 1. Estaciones de muestreo seleccionadas en la cuenca del río Lagunillas

No.	Alitud (m)	Municipio	Localidad	Coordenadas	Zonas de vida
1	345	Ambalema	El Chorrillo	4°50'30.8"N 74°47'23.5"O	Bosque seco tropical (bs-T)
2	1.100	Lérida	Alto del Bledo	4°53'40.6"N 74°58'10.8"O	Bosque húmedo premontano (bh-PM)
3	1.700	Casabianca	Palma Peñitas	5°4'0.9"N 75°6'5.8"O	Bosque húmedo montano bajo (bh-MB)
4	2.400	Líbano	El Recodo	4°53'12.3"N 75°6'38.6"O	Bosque húmedo montano bajo (bh-MB)
5	2.950	Murillo	La Gloria	4°54'27.6"N 75°10'6.3"O	Bosque muy húmedo montano (bmh-M)

de potasio al 10 % en tubos de ensayo en baño de maría durante 12 o 15 minutos; posteriormente se lavaron con agua destilada y se visualizaron con un estéromicroscopio para extraer las estructuras esclerotizadas con la ayuda de pinzas, agujas y demás elementos de disección. En cuanto a la determinación taxonómica, se utilizaron las siguientes claves, ilustraciones y descripciones de **Seitz** (1924), **Evans** (1951, 1952, 1953, 1955), **DeVries** (1987), **D'Abbrera** (1981, 1984, 1987a, 1987b, 1988, 1994, 1995), **Fox & Real** (1971), **Andrade-C** (1990, 1995), **De La Maza** (1987), **Álvarez** (1993), **Constantino** (1995), **Neild** (1996), **Tyler, et al.** (1994), **Le Crom, et al.** (2002, 2004), **García-Robledo, et al.** (2002) y **Willmott** (2003). Además, se revisó la base de datos (con galería fotográfica) *Butterflies of America* (**Warren, et al.**, 2013), y cuando no fue posible la determinación de

un ejemplar o esta era dudosa, se recurrió a trabajar por comparación con ejemplares de la colección de referencia del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá (ICN-MHN-L) y la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, sección Lepidópteros diurnos (CZUT-Ld) (Ibagué-Tolima). Los nombres científicos y la ordenación taxonómica sigue la propuesta de **Lamas** (2004) y **Warren, et al.** (2013). Se consignó la información de cada uno de los ejemplares en varias etiquetas: una con los datos de recolección (localidad, recolector, fecha de recolección, coordenadas geográficas y altitud); otra con el número de catálogo de la colección de referencia; una tercera con la información del número del órgano genital extraído para su análisis, y una última con la información taxonómica y el nombre de quien estableció la determinación.

Análisis de datos

El análisis de la diversidad biológica se hizo con base en los procedimientos de **Magurran** (1998, 2004), **Moreno** (2001) y **Lande** (1996), y los análisis estadísticos según los métodos planteados por **Sokal & Rohlf** (1995). Se usaron los programas Paleontological Statistics, versión 2.15 (**Hammer, et al.**, 2001) y Statistica, versión 7 (**StatSoft**, 2007). Se describió la riqueza y la diversidad de mariposas a nivel regional de manera general y para los tipos de hábitats. La diversidad se evaluó a partir de la riqueza específica (S =número de especies observadas) y el índice de diversidad de Margalef (DM_g), en tanto que la abundancia se calculó como el número de individuos correspondientes al registro de una especie por localidad, hábitat y fecha de captura, y a partir de esta se halló la abundancia relativa para cada especie (porcentaje de abundancia). Por otra parte, los índices ecológicos de abundancia proporcional permitieron conocer el grado de uniformidad y el de dominancia de las especies en las localidades y hábitats utilizando los índices de Shannon (H') y de Simpson (λ).

En cada una de las localidades se estudiaron los elementos del paisaje, clasificados en un sistema de categorías basado en los tipos de ecosistema y diferenciados a partir de características estructurales, las cuales se evidenciaron mediante la exploración de imágenes aéreas disponibles en Google Earth. A partir de estos datos, las imágenes se interpretaron y se digitalizaron mediante un sistema de información geográfica, y con la información tomada en campo se corroboró cada coordenada geográfica para luego digitalizarla y transformarla en una coordenada plana con el programa The Geographic Calculator, versión 3.09 Copyright © (**Blue Marble Geographics**, 1992-94). Enseguida, estos datos se analizaron en el programa ArcView®, versión 3.2a (**Rempel, et al.**, 2012), con el cual se visualizaron y se unieron punto a punto formando polígonos que corroboraron espacialmente la presencia de los diferentes tipos de coberturas y usos del suelo (unidades paisajísticas). Posteriormente se utilizó la extensión Patch Analyst© del programa ArcGIS 9.3 para el análisis del paisaje y la obtención de las características de la métrica en cada localidad y tipo de hábitat.

Caracterización del contexto paisajístico y de los tipos de hábitats. A partir de las parcelas circulares de 0,6 km de radio, se hicieron las diferentes mediciones de las unidades paisajísticas (hábitats). Cada unidad de paisaje se clasificó de la siguiente manera: en el hábitat de bosque (BS), bosque secundario, bosque plantado, bosque natural o bosque alternado con café, caña panelera, plátano, frutales, pasto con rastrojo o enmalezado, pasto manejado y guadua, siempre que la matriz boscosa fuera mayor en área y los componentes alternos se encontraran inmersos en dicha matriz general; en el hábitat de pastos (PA), pasto natural, pasto manejado, pasto con rastrojo o enmalezado, o pastos con pequeños parches de cultivo, tierras eriales, afloramientos rocosos,

entre otros, siempre que la matriz dominante fueran pasturas extensas, y en el hábitat de matorrales o rastrojos (MA/RA), rastrojo o rastrojos con pastos naturales o manejados y tierras eriales, siempre que la matriz dominante fueran rastrojos o matorrales.

Medición del contexto paisajístico. Con el programa ArcGIS 9.3 y su extensión Patch Analyst 5.0, se midió el área y el perímetro de cada unidad paisajística por zona de muestreo, lo que permitió hallar los diferentes índices y demás mediciones de la estructura del paisaje (métrica de paisaje) y de los hábitats presentes (métrica a nivel de clase) (**McGarigal & Marks**, 1994) (Tabla 2). Además se hizo un análisis de correlación de Spearman (r_s) entre las variables de estructura del paisaje y de los hábitats y la abundancia, la riqueza y la diversidad de mariposas.

Resultados

Composición general

Se recolectaron 904 ejemplares de mariposas pertenecientes a 266 especies, 115 subespecies, 176 géneros, 20 subfamilias y seis familias (Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae, Nymphalidae y Hesperidae). En términos generales, la mayor representatividad en cuanto al número de individuos y especies se encontró en el hábitat de matorral o rastrojo (MA/RA) (170 especies, 386 individuos), con 63 % de las especies y 44 % de los individuos, seguido de los hábitats de bosque (BS) (158 especies, 405 individuos) y pastos (PA) (58 especies, 113 individuos). Definida la representatividad mediante el índice de riqueza de Margalef (D_{Mg}), se observó que el hábitat MA/RA tuvo el mayor índice ($D_{Mg}=28,38$), seguido por el de BS ($D_{Mg}=26,15$) y el de PA ($D_{Mg}=12,06$) (Figura 2).

Tabla 2. Índices y variables para la caracterización del contexto paisajístico y de los tipos de hábitats

Métrica	Variable
Área	Área de clase
Densidad de parche	Número de parches
Tamaño	Media del tamaño de los parches
Variabilidad	Coefficiente de variación del tamaño de los parches
Borde	Borde total
Forma	Índice de la media de la forma
	Índice de la forma de la media ponderada de área
	Media de la dimensión fractal del parche
Diversidad	Dimensión fractal de la media ponderada del área del parche
	Índice de diversidad de Shannon
	Índice de uniformidad de Shannon

Además, se registraron valores elevados en el índice de equidad de Shannon-Wiener para los hábitats de MA/RA ($H' = 4,76$) y de BS ($H' = 4,67$), a diferencia del hábitat de PA, el cual registró el valor más bajo ($H' = 3,61$); estos valores contrastados mediante una prueba de bondad de ajuste (t) evidenciaron diferencias estadísticamente significativas solo para el hábitat de pastos (BS *Vs.* MA/RA: $t = -1,23$, $gl = 787,88$, $p = 0,21$; BS *Vs.* PA: $t = 8,77$, $gl = 164,08$, $p < 0,001$; MA/RA *Vs.* PA: $t = 9,45$, $gl = 168,3$, $p < 0,001$). En cuanto a la dominancia, según el índice de Simpson (λ) todos los hábitats presentaron valores bajos ($\lambda < 0,1$), lo que indica que las especies presentes en cada uno de ellos se distribuían uniformemente en relación con su abundancia como se confirmó con los altos valores del índice de Shannon-Wiener. Además, el hábitat de pastos fue más dominante ($\lambda = 0,045$), seguido por el de bosque ($\lambda = 0,014$) y el de matorral o rastrojo ($\lambda = 0,013$) (Figura 3). La prueba de bondad de ajuste mostró diferencias estadísticamente significativas para el hábitat de pastos (BS *Vs.* MA/RA: $t = 0,59$, $gl = 783,96$, $p = 0,55$; BS *Vs.* PA: $t = -3,66$, $gl = 120,08$, $p = 0,0003$; MA/RA *Vs.* PA: $t = -3,81$, $gl = 118,56$, $p = -0,0002$).

Al discriminar por localidades y tipos de hábitats, se encontró que el hábitat de bosque en la localidad Chorrillo (CH) había presentado hasta entonces la mayor riqueza y proporción de individuos (54 especies; $D_{Mg} = 10,74$; 139 individuos), seguida consecutivamente por el de matorrales o rastrojos (34 especies; $D_{Mg} = 8,23$; 55 individuos) y el de pastos (13 especies; $D_{Mg} = 4,43$; 15 individuos), en tanto que en las demás localidades el hábitat de matorrales o rastrojos presentó la mayor riqueza y abundancia, exceptuando la localidad La Gloria (LG) donde este tipo de hábitat no obtuvo registros. El hábitat de pastos en todas las localidades y el de bosque en la localidad Palma Peñitas (PP) registraron los valores más bajos de riqueza y abundancia. Este mismo comportamiento se encontró en los valores de los índices de equidad de Shannon-Wiener (H') y de dominancia de Simpson (λ) (Tabla 3). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los valores de diversidad (H') de los distintos tipos de hábitats de cada localidad de estudio, excepto entre los del hábitat de bosque y el de matorrales o rastrojos de las localidades Chorrillo, Alto del Bledo y El Recodo y los hábitats de la localidad La Gloria (Tabla 4).

Análisis general del paisaje y su correlación con la diversidad de mariposas

La descripción general de los hábitats evaluados en la cuenca del río Lagunillas se describe en la Tabla 5, en la que puede verse que el mayor porcentaje de cobertura correspondió al hábitat de pastos en casi todas las localidades de estudio. En la localidad de menor altitud (El Chorrillo, 345 m), se encontró que el hábitat predominante era el pasto, seguido por los matorrales o rastrojos y por los bosques; en Alto del Bledo, predominó el pasto seguido por el bosque y los matorrales o rastrojos; en Palma Peñitas, el bosque, seguido

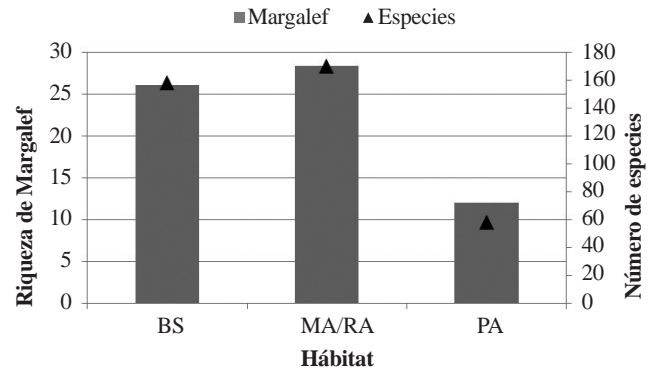


Figura 2. Riqueza específica (número de especies) e índice de Margalef en tres hábitats en la cuenca del río Lagunillas

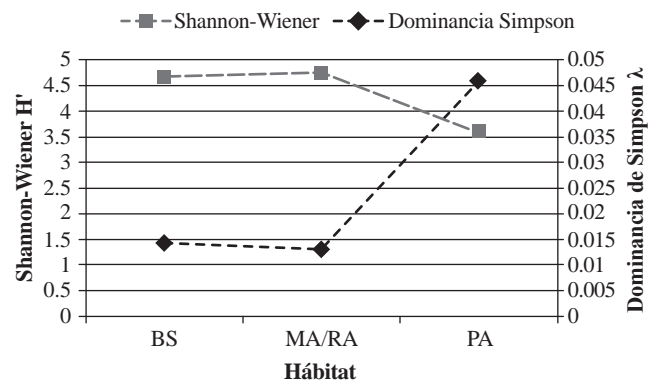


Figura 3. Índices de equidad de Shannon-Wiener (H') y de dominancia de Simpson (λ) para los hábitats encontrados en la cuenca del río Lagunillas

por los matorrales o rastrojos y los pastos; en El Recodo, los pastos seguidos de los matorrales o rastrojos y el bosque, y, por último, La Gloria, los pastos, seguidos de los bosques y los matorrales o rastrojos.

Métrica del paisaje

El mayor número de parches (NumP) se presentó en la ventana (localidad) de Alto del Bledo (38), seguido por El Chorrillo (27), Palma Peñitas (19), El Recodo (14) y La Gloria (11). Por otra parte, se registró una mayor diversidad en el paisaje de Alto del Bledo ($SDI = 1,09$) y Palma Peñitas ($SDI = 1,08$), aunque en todas las ventanas los tipos de hábitats se distribuyeron de manera uniforme ($SEI \geq 0,87$) (Tabla 6, Figura 4).

Los parches más grandes se presentaron en la ventana La Gloria (2.950 m), con la mayor media de tamaño de parche ($MPS = 102.793 \text{ m}^2$) y el mayor coeficiente de variación ($PSCoV = 230$). En las demás ventanas el tamaño de los parches y el coeficiente de variación fueron menores, aunque en la ventana Alto del Bledo se evidenció un comportamiento diferente, pues en el paisaje de esta localidad se vieron parches más pequeños

Tabla 3. Número de especies, abundancia absoluta (individuos), riqueza (índice de Margalef D_{Mg}), diversidad (H') y dominancia (λ) de los hábitats evaluados (BS: bosque, MA/RA: matorral o rastrojo, PA: pastos) en las localidades de estudio: Chorrillo, Alto del Bledo, Palma Peñitas, El Recodo y La Gloria

Localidad	Hábitat	Especies	Individuos	Dominancia Índice de Simpson λ	Índice de Shannon-Wiener H'	Índice de Margalef D_{Mg}
Chorrillo	BS	54	139	0,03	3,68	10,74
	MA/RA	34	55	0,04	3,37	8,24
	PA	13	15	0,08	2,52	4,43
Alto del Bledo	BS	56	85	0,03	3,83	12,38
	MA/RA	72	128	0,03	3,99	14,63
	PA	12	14	0,09	2,44	4,17
Palma Peñitas	BS	6	8	0,22	1,67	2,40
	MA/RA	59	111	0,03	3,79	12,32
	PA	20	27	0,08	2,80	5,77
EL Recodo	BS	38	109	0,04	3,35	7,89
	MA/RA	47	92	0,05	3,47	10,17
	PA	8	16	0,15	1,98	2,53
La Gloria	BS	20	64	0,19	2,29	4,57
	PA	12	41	0,21	1,85	2,96

Tabla 4. Valores de la prueba de bondad de ajuste (t) para los índices de diversidad de los hábitats en cada localidad de estudio.

Localidad	Análisis	Índice de Shannon-Wiener H'		Índice de Simpson λ	
		T	P	T	P
Chorrillo	BS <i>Vs.</i> MA/RA	2,32	0,021	-0,89	0,37
	MA/RA <i>Vs.</i> PA	3,99	<0,001*	-1,34	0,19
	BS <i>Vs.</i> PA	5,86	<0,001*	-1,66	0,11
Alto del Bledo	BS <i>Vs.</i> MA/RA	-1,22	0,22	0,047	0,96
	MA/RA <i>Vs.</i> PA	7,49	<0,001*	-1,84	0,08
	BS <i>Vs.</i> PA	6,6	<0,001*	-1,83	0,08
Palma Peñitas	BS <i>Vs.</i> MA/RA	-7,37	<0,001*	1,68	0,12
	MA/RA <i>Vs.</i> PA	4,89	<0,001*	-1,64	0,11
	BS <i>Vs.</i> PA	-3,44	0,0034*	1,16	0,27
El Recodo	BS <i>Vs.</i> MA/RA	-0,87	0,38	-0,55	0,57
	MA/RA <i>Vs.</i> PA	7,75	<0,001*	-2,44	0,025*
	BS <i>Vs.</i> PA	7,86	<0,001*	-2,64	0,017*
La Gloria	BS <i>Vs.</i> PA	1,87	0,06	-0,51	0,605

BS: bosque, MA/RA: matorral o rastrojo, PA: pastos

*diferencias estadísticamente significativas

(MPS=29.757 m²), pero con un coeficiente de variación alto (PSCoV=130) (Tabla 6, Figura 4). Así, en la mayoría de las ventanas se presentó un número considerable de parches más pequeños con grandes diferencias de tamaño, lo que, sin embargo, se vio afectado por el número de parches.

En relación con la forma de los parches, las métricas indicaron que en todas las ventanas esta fue muy irregular. En La Gloria se presentó el valor más bajo, mientras en las demás ventanas la forma promedio general (MSI) y la forma media de los parches (AWMSI) arrojaron valores mayores a 1,84 y 2,74, respectivamente (Tabla 6, Figura 4).

Tabla 5. Porcentajes de cobertura de los hábitats evaluados generados a partir de una parcela circular de 113,09 hectáreas en cada localidad de muestreo en la cuenca del río Lagunillas

Tipo de hábitat	Localidades de muestreo					
	Chorrillo	Alto del Bledo	Palma Peñitas	El Recodo	La Gloria	Cuenca (total)
Bosque	23,26	29,42	31,90	18,84	21,30	24,94
Matorral o rastrojo	27,76	30,63	29,10	29,68	4,40	24,31
Pasto	48,98	39,95	39,00	51,49	74,30	50,74

Tabla 6. Índices de estructura del paisaje en las cinco localidades bajo estudio y sus respectivos hábitats en la cuenca del río Lagunillas en el departamento del Tolima

Localidad	Hábitat	AC (m ²)	NumP	MPS (m ²)	PSCoV	TE (m)	MSI	AWMSI	AWMPFD	SDI	SEI
Chorrillo	BS	262.974,54	4	65.743,635	48.815	9.587,515	2.658	2.786	1.408	-	-
	MA/RA	313.907,23	11	28.537,021	133.640	14414,006	2.248	3.051	1.426	-	-
	PA	553.842,95	12	46.153,579	72.465	20461,209	2.241	2.551	1.383	-	-
	Paisaje (total)	1.130.724,73	27	41.878,694	89.577	44462,729	2.306	2.745	1.401	1,05	0,96
Alto del Bledo	BS	332.641,99	9	36.960,221	123.902	13268,383	2.105	3.044	1.415	-	-
	MA/RA	346.414,61	18	19.245,256	82.512	17410,852	2.074	2.161	1.398	-	-
	PA	451.744,90	11	41.067,718	126.992	17335,873	2.099	3.196	1.415	-	-
	Paisaje (total)	1.130.724,73	38	29.757,934	130.372	48015,108	2.089	2.835	1.410	1,09	0,99
Palma Peñitas	BS	360682,46	4	90170,615	100.500	9437,594	2.392	2.594	1.373	-	-
	MA/RA	329003,73	10	32900,373	93.868	13403,589	2.194	2.299	1.386	-	-
	PA	441038,54	5	88207,708	82.040	15258,256	2.984	3.361	1.422	-	-
	Paisaje (total)	1130724,73	19	59511,828	111.414	38099,439	2.444	2.807	1.396	1,08	0,98
El Recodo	BS	212.987,08	3	70.995,693	34.056	7202,727	2.459	2.697	1.395	-	-
	MA/RA	335.555,79	6	55.925,965	56.097	14960,388	2.970	3.225	1.435	-	-
	PA	582.181,87	5	116.436,375	99.418	13475,911	2.159	2.889	1.378	-	-
	Paisaje (total)	1.130.724,74	14	80.766,053	96.482	35639,025	2.571	2.952	1.398	1,06	0,96
La Gloria	BS	240.818,87	9	26.757,652	161.487	7053,948	1.536	1.749	1.333	-	-
	MA/RA	49.767,80	1	49.767,804	0.000	2475,772	3.131	3.131	1.445	-	-
	PA	840138,07	1	840.138,066	0.000	10819,533	3.330	3.330	1.362	-	-
	Paisaje (total)	1130724,74	11	102.793,158	230.087	20349,253	1.844	2.984	1.359	0,96	0,87

BS: bosque, MA/RA: matorral o rastrojo, PA: pastos. AC: Área de la clase, NumP: Número de parches, MPS: Media del tamaño de los parches, PSCoV: Coeficiente de variación del tamaño de los parches, TE: Borde total, MSI: Índice Media de la forma, AWMSI: Índice de Forma de Media ponderada de área, AWMPFD: Dimensión fractal de la media ponderada del área del parche, SDI: Índice de diversidad de Shannon, SEI: Índice de uniformidad de Shannon.

En términos generales, La Gloria se caracterizó por presentar el paisaje menos heterogéneo, con una menor fragmentación de los hábitats, por cuanto alojaba un menor número de parches y sus formas eran las menos irregulares. En las cinco ventanas restantes se reflejó una mayor heterogeneidad del paisaje debido a que el número de parches (NumP) fue mayor, lo cual se reflejó también en su diversidad (SDI, SEI). Además, la presencia de parches de tamaño promedio mucho menor (MPS), su amplia variabilidad (PSCoV) y la irregularidad de su forma (MSI), aun con mayor peso para los parches más grandes (AWMSI), reflejaron paisajes más fragmentados (Figura 4).

Métrica de los hábitats

Bosque. A diferencia de los demás hábitats, este tipo tuvo un número menor de fragmentos en toda la cuenca (NumP=29). En cuanto a su área (CA=141 ha), presentó un valor intermedio por encima del hábitat de matorrales o rastrojos (132,5 ha) y por debajo del de pastos (286,9 ha). El mayor número de parches se observó en la ventana La Gloria (NumP=9), lo que podría indicar una mayor fragmentación en las zonas con mayor altitud. La mayor extensión de este tipo de hábitat se evidenció en las ventanas Palma Peñitas (CA=36,1 ha) y Alto del Bledo (CA=33,3 ha), con mayor número de fragmentos (NumP=9) y mayor longitud total del

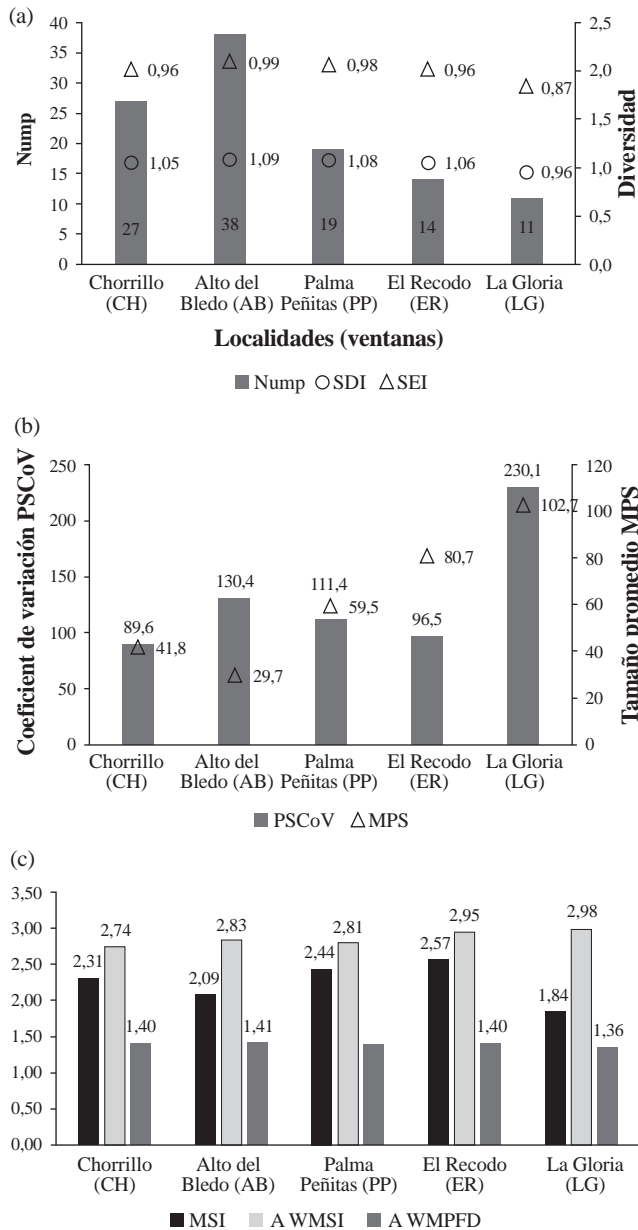


Figura 4. Índices de estructura del paisaje en las localidades de estudio en la cuenca del río Lagunillas

borde (TE=13,27 km) en esta última. La menor extensión y número de parches se presentó en la ventana El Recodo (CA=21,3 ha; NumP=3), precedida por la ventana La Gloria, con una extensión de CA=24,1 ha, pero con un número de parches superior (NumP=9) (Figura 5).

En cuanto al tamaño promedio de los parches (MPS), los bosques de las zonas entre los 1.700 y los 2.400 metros de altitud (ventanas Palma Peñitas y El Recodo) presentaron los mayores valores (7,10 Ha y 9,02 ha, respectivamente), seguido por las ventanas El Chorrillo (345 m, 6,57 ha), Alto del Bledo (3,70 ha) y La Gloria (2,68 ha). Por lo tanto, aunque existan bosques con un área considerablemente

grande, como es el caso de Alto del Bledo, la longitud de su borde (TE) reflejó la irregularidad de su forma (AWMSI > 3.0), y en bosques como el de La Gloria, con área y longitud de borde menores, se observó una menor irregularidad de forma (AWMSI < 1.8) (Figura 5).

Matorrales o rastrojos. Su representatividad fue grande en toda la cuenca en cuanto al número de parches presentes (NumP=45), pero de menor extensión que en los demás hábitats evaluados (CA=132,5 ha). El mayor número de parches se registró en la ventana Alto del Bledo (NumP=18), seguida por El Chorrillo (11), Palma Peñitas (10), El Recodo (6) y La Gloria (1), esta última con la menor extensión (CA=4,97 ha) (Figura 5).

Aunque se presentaron valores similares de tamaño o área (CA=31,4 – 34,6) y de longitud del borde en todas las ventanas (TE=13,4 m – 14,96 m) con excepción de La Gloria, cuyos valores fueron inferiores, se evidenciaron formas más irregulares en las ventanas con mayor altitud: El Recodo (2.400 m) (AWMSI=3,22 y AWMPFD=1,43) y La Gloria (2.950 m) (AWMSI=3,13 y AWMPFD=1,44), así como en El Chorrillo (AWMSI=3,05 y AWMPFD=1,42), cuyo coeficiente de variación en el tamaño de los parches fue el más alto (PSCov=133,6). En su conjunto, estos valores reflejan una alta fragmentación de este hábitat en estas zonas (Figura 5).

Pastos. Este hábitat presentó el área más representativa en todas las ventanas (CA=286,9 ha), pero con un valor intermedio en el número de parches (NumP=34) comparado con el de los demás hábitats evaluados, valor que disminuyó a medida que aumentaba el gradiente altitudinal, siendo El Chorrillo la ventana con el mayor número de parches (NumP=12), seguida por Alto del Bledo (11), Palma Peñitas (5), El Recodo (5) y La Gloria (1). El área varió entre 44,10 hectáreas en Palma Peñitas y 84,01 en La Gloria. El tamaño promedio de los parches (MPS) aumentó con el gradiente altitudinal, siendo más pequeños los de tierras bajas (El Chorrillo: AC=4,61 ha; Alto del Bledo: AC=4,10 ha) y más grandes los de tierras altas (El Recodo: AC=11,64 ha; La Gloria: AC=84,01 ha); sin embargo, el coeficiente de variación indicó que la diferencia entre el tamaño de estos parches al interior de cada ventana era grande. Además, la longitud del borde en relación con el área reflejó formas irregulares para este tipo de hábitat (MSI, AWMSI y AWMPFD) (Figura 5).

A pesar de que el hábitat de pastos fue el menos fragmentado (es decir, poco subdividido) y el más representativo en términos de área, con poca irregularidad en su forma, ello puede ser el reflejo de un bajo grado de transformación. En contraposición, el hábitat de matorrales o rastrojos fue el de menor extensión en el paisaje y el más regular en cuanto a la forma, aunque el mayor número de parches en él podría indicar una mayor fragmentación de este hábitat.

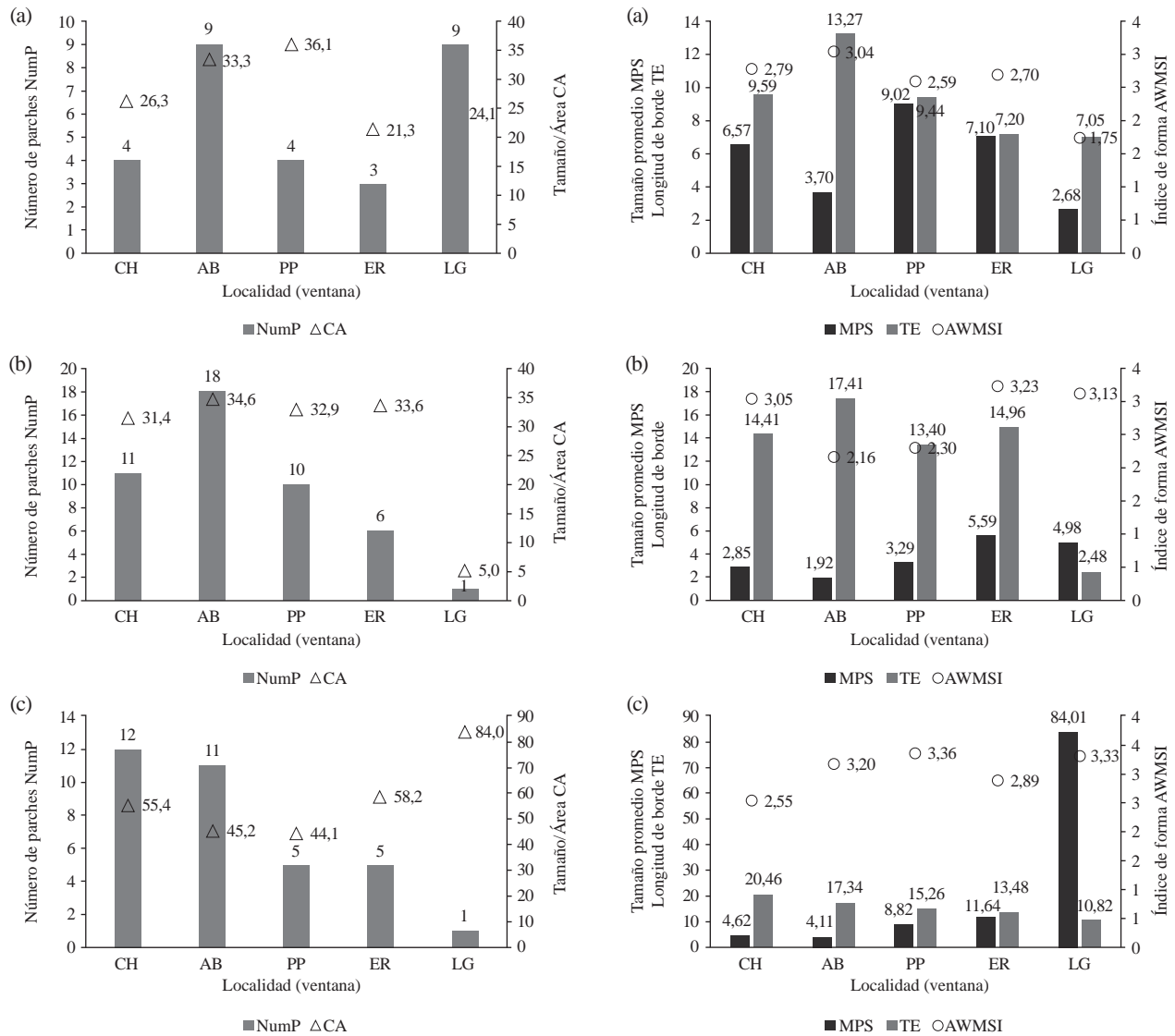


Figura 5. Índices de estructura para los tres tipos de hábitats en las localidades de estudio en la cuenca del río Lagunillas: (a) bosque (BS), (b) matorral o rastrojo (MA/RA) y (c) pasto (PA)

Paisajes y hábitats y su relación con las mariposas

Paisaje. Se hallaron algunas correlaciones entre el número de especies y de individuos, la riqueza, la diversidad y la dominancia de mariposas y los índices de métrica del paisaje. El número de especies y de individuos registrados se correlacionaron positivamente ($rS=0,9$; $p=0,037$) con la dimensión fractal de la media ponderada del área (AWMPFD), calculada esta como el grado de complejidad del paisaje a partir de la relación entre el área y el perímetro de todos los parches evaluados; en términos generales esto implica que a medida que el paisaje se hace más irregular en su forma, la cantidad de individuos y de especies aumenta. La diversidad (H') de mariposas en toda la cuenca se correlacionó positivamente con el número de parches presentes en el paisaje (NumP) y la longitud del borde de los fragmentos

(TE) ($rS=0,9$; $p=0,037$), pero negativamente con el tamaño promedio de los parches (MPS) ($rS=-0,9$; $p=0,037$), es decir, que a mayor número de fragmentos pequeños con formas mucho más irregulares en el paisaje, mayor fue la diversidad de las especies de mariposas. Este comportamiento se reconfirmó con las correlaciones encontradas entre el índice de dominancia de Simpson (λ) y las mismas variables de paisaje, pero de una manera recíproca. Además, la mayor diversidad espacial del paisaje (SDI, SEI) podría ser la causa de la mayor riqueza de mariposas ($rS=0,9$; $p=0,037$) (Figura 6, Tabla 7).

Hábitats. En el caso del hábitat de bosque solo se encontraron correlaciones positivas en cuanto al número de especies, la riqueza (D_{Mg}) y la diversidad (H') de mariposas, y una correlación negativa de la dominancia frente a los índices

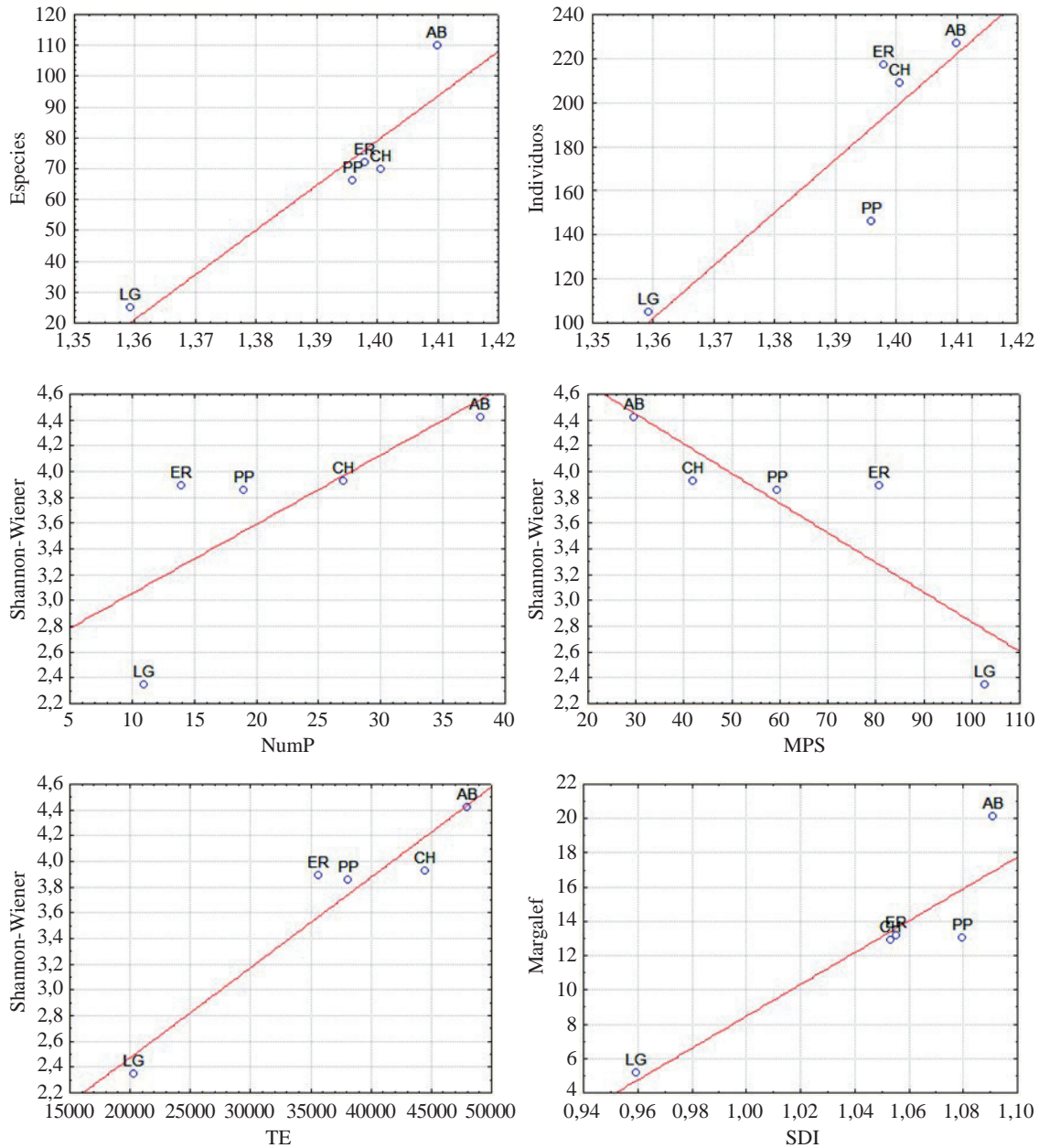


Figura 6. Correlaciones significativas entre variables de paisaje y valores de riqueza y diversidad para las mariposas de la cuenca del río Lagunillas

de forma (AWMSI y AWMPFD) de los bosques ($rS=0,9$; $p=0,037$; $rS=-0,9$; $p=0,037$, respectivamente) (Figura 6, Tabla 7). Cuanto más irregular (AWMSI) y compleja era la forma (AWMPFD) de los fragmentos de bosque en el paisaje, mayor el número de especies y, por ende, mayor la riqueza y la diversidad de mariposas (Tabla 7, Figura 7). En cuanto al hábitat de matorrales o rastrojos, aunque los valores del coeficiente de Spearman (rS) fueron altos, no se encontraron correlaciones significativas ($rS=0,8$; $p>0,05$) entre los distintos valores de riqueza y diversidad de mariposas y las características estructurales del paisaje en las ventanas (Tabla 7).

Por el contrario, en el hábitat de pastos se registraron correlaciones significativas entre el número de individuos, la diversidad y la dominancia y las métricas de tamaño (CA), variabilidad y forma (MSI, AWMPFD) de los parches (Tabla 7). La extensión (AC) de los pastos se correlacionó de manera negativa con la diversidad ($rS=-0,9$; $p=0,037$) y positivamente con la dominancia ($rS=0,9$; $p=0,037$); el tamaño promedio de los parches (MPS) y su variabilidad de formas (MSI) explican este fenómeno, y su correlación con el número de individuos fue positiva ($rS=0,9$; $p=0,037$), lo que implica que la presencia de parches de gran tamaño pero muy variables en su forma permitiría explicar la gran

Tabla 7. Resultados del coeficiente de correlación de Spearman (r_s) para el número de especies, número de individuos, riqueza de mariposas según el índice de Margalef (D_{Mg}), diversidad según el índice de Shannon-Wiener (H') y dominancia según el índice de Simpson (λ) en relación con la métrica a nivel de paisaje y los tipos de hábitat.

Clases / Análisis	No. de especies		No. de individuos		Riqueza (DMg)		Diversidad (H')		Dominancia (λ)	
	r_s	P	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
Paisaje										
NumP	0,70	0,188	0,70	0,188	0,60	0,285	0,90	0,037*	-0,90	0,037*
MPS	-0,70	0,188	-0,70	0,188	-0,60	0,285	-0,90	0,037*	0,90	0,037*
PSCoV	-0,30	0,624	-0,30	0,624	-0,10	0,873	-0,40	0,505	0,40	0,505
TE	0,70	0,188	0,70	0,188	0,60	0,285	0,90	0,037*	-0,90	0,037*
MSI	0,30	0,624	0,30	0,624	0,40	0,505	0,10	0,873	-0,10	0,873
AWMSI	-0,20	0,747	-0,20	0,747	-0,10	0,873	-0,50	0,391	0,50	0,391
AWMPFD	0,90	0,037*	0,90	0,037*	0,70	0,188	1,00	-	-1,00	-
SDI	0,70	0,188	0,70	0,188	0,90	0,037*	0,60	0,285	-0,60	0,285
SEI	0,70	0,188	0,70	0,188	0,90	0,037*	0,60	0,285	-0,60	0,285
Bosque										
CA	-0,10	0,873	-0,50	0,391	-0,10	0,873	-0,10	0,873	0,10	0,873
NumP	0,21	0,734	-0,37	0,541	0,21	0,734	0,21	0,734	-0,21	0,734
MPS	-0,40	0,505	-0,10	0,873	-0,40	0,505	-0,40	0,505	0,40	0,505
PSCoV	-0,10	0,873	-0,60	0,285	-0,10	0,873	-0,10	0,873	0,10	0,873
TE	0,70	0,188	0,30	0,624	0,70	0,188	0,70	0,188	-0,70	0,188
MSI	0,20	0,747	0,70	0,188	0,20	0,747	0,20	0,747	-0,20	0,747
AWMSI	0,90	0,037*	0,60	0,285	0,90	0,037*	0,90	0,037*	-0,90	0,037*
AWMPFD	0,90	0,037*	0,60	0,285	0,90	0,037*	0,90	0,037*	-0,90	0,037*
Matorral/Rastrojo										
CA	0,80	0,200	0,80	0,200	0,80	0,200	0,80	0,200	-0,40	0,600
NumP	0,40	0,600	0,40	0,600	0,40	0,600	0,40	0,600	-0,80	0,200
MPS	-0,40	0,600	-0,40	0,600	-0,40	0,600	-0,40	0,600	0,80	0,200
PSCoV	-0,40	0,600	-0,40	0,600	-0,40	0,600	-0,40	0,600	-0,20	0,800
TE	0,40	0,600	0,40	0,600	0,40	0,600	0,40	0,600	-0,20	0,800
MSI	-0,80	0,200	-0,80	0,200	-0,80	0,200	-0,80	0,200	1,00	-
AWMSI	-0,80	0,200	-0,80	0,200	-0,80	0,200	-0,80	0,200	1,00	-
AWMPFD	-0,60	0,400	-0,60	0,400	-0,60	0,400	-0,60	0,400	0,80	0,200
Pasto										
CA	-0,67	0,219	0,40	0,505	-0,80	0,104	-0,90	0,037*	0,90	0,037*
NumP	0,26	0,669	-0,87	0,054	0,41	0,493	0,56	0,322	-0,56	0,322
MPS	-0,31	0,614	0,90	0,037*	-0,50	0,391	-0,60	0,285	0,60	0,285
PSCoV	-0,31	0,614	-0,70	0,188	-0,10	0,873	0,20	0,747	-0,20	0,747
TE	0,46	0,434	-0,80	0,104	0,60	0,285	0,70	0,188	-0,70	0,188
MSI	0,41	0,493	0,90	0,037*	0,20	0,747	-0,10	0,873	0,10	0,873
AWMSI	0,36	0,553	0,60	0,285	0,30	0,624	0,10	0,873	-0,10	0,873
AWMPFD	0,67	0,219	-0,40	0,505	0,80	0,104	0,90	0,037*	-0,90	0,037*

AC: Área de la clase, NumP: Número de parches, MPS: Media del tamaño de los parches, PSCoV: Coeficiente de variación del tamaño de los parches, TE: Borde total, MSI: Índice Media de la forma, AWMSI: Índice de Forma de Media ponderada de área, AWMPFD: Dimensión fractal de la media ponderada del área del parche, SDI: Índice de diversidad de Shannon, SEI: Índice de uniformidad de Shannon, *0,037 correlacion significativa ($p < 0,05$).

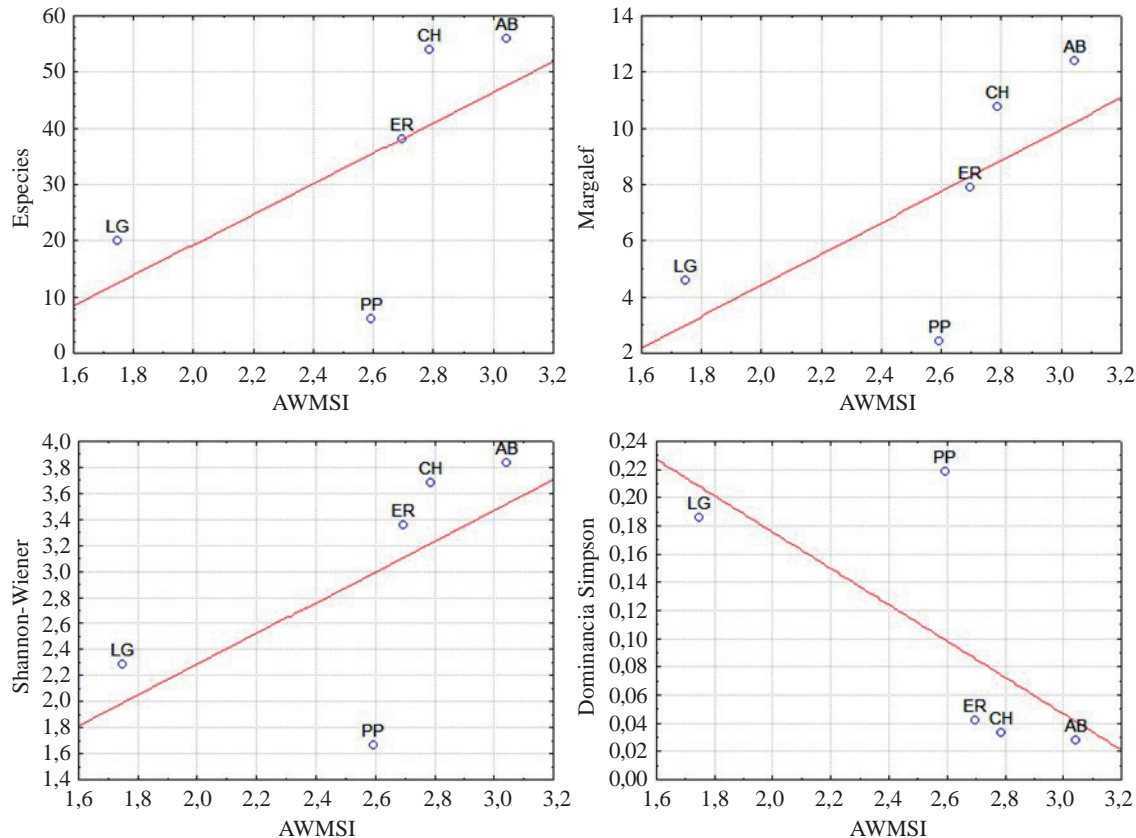


Figura 7. Correlaciones significativas entre variables de paisaje y valores de riqueza y diversidad de mariposas de los bosques de la cuenca del río Lagunillas

abundancia y afectar, por otra parte, la diversidad del grupo. Sin embargo, la correlación positiva de la diversidad y negativa de la dominancia con la forma irregular de los parches (AWMPFD) ($rS=0,9$; $p=0,037$ y $rS=-0,9$; $p=0,037$, respectivamente), implicaría que en este hábitat se mantuvo una gran diversidad cuanto más irregulares las formas de sus parches (Figura 8).

Discusión

La lepidopterofauna encontrada en la cuenca del río Lagunillas en el departamento del Tolima representa más del 8 % de la fauna de lepidópteros reportada para el país, la que según Andrade-C, *et al.* (2007) es de 3.274 especies, valores que podrían incrementarse cuando se hagan más estudios. De esta manera, es de suponer que áreas pequeñas (vistas desde una escala regional), como es el caso de esta cuenca, podrían albergar una gran riqueza y diversidad de este grupo de insectos, pues se encontraron las seis familias reportadas para el neotrópico y Colombia y 20 subfamilias de las 26 registradas hasta el momento (Warren, *et al.*, 2013).

La mayor riqueza registrada en las localidades de Alto del Bledo (1.100 m) y El Recodo (2.400 m) puede ser el reflejo de un “dominio intermedio”; en este sentido, Colwell &

Hurt (1994) proponen que los picos de riqueza en alturas intermedias son generados por el solapamiento de los rangos altitudinales de las especies de zonas bajas y altas de una región en un punto determinado (dominio); es probable, entonces, que entre estas altitudes se presente la mayor convergencia de especies representantes de zonas bajas y altas, relacionadas con formaciones vegetales subtropicales y montanas. Estos picos de riqueza en alturas intermedias han sido registrados por Fleishman, *et al.* (1998) en mariposas y por Sanders (2002) en hormigas; otros estudios de mariposas han demostrado este mismo comportamiento en el departamento del Tolima (García-Pérez & Ospina-López, 2004; García-Pérez, *et al.*, 2007, Peña-Cerpa, 2007, Ospina-López, *et al.*, 2010).

Por otra parte, a partir de esta cota altitudinal la riqueza comienza a decrecer debido a condiciones ambientales restrictivas como la humedad, la radiación solar, las bajas temperaturas y la neblina, la cual tiende a aumentar la humedad ambiental y a reducir la evapotranspiración, lo que representa una barrera para las especies carentes de respuestas fisiológicas que les permitan establecerse en zonas de alta montaña, además de posibles restricciones alimenticias para los estadios inmaduros. Erelli, *et al.* (1998) consideran que las bajas temperaturas restringen el

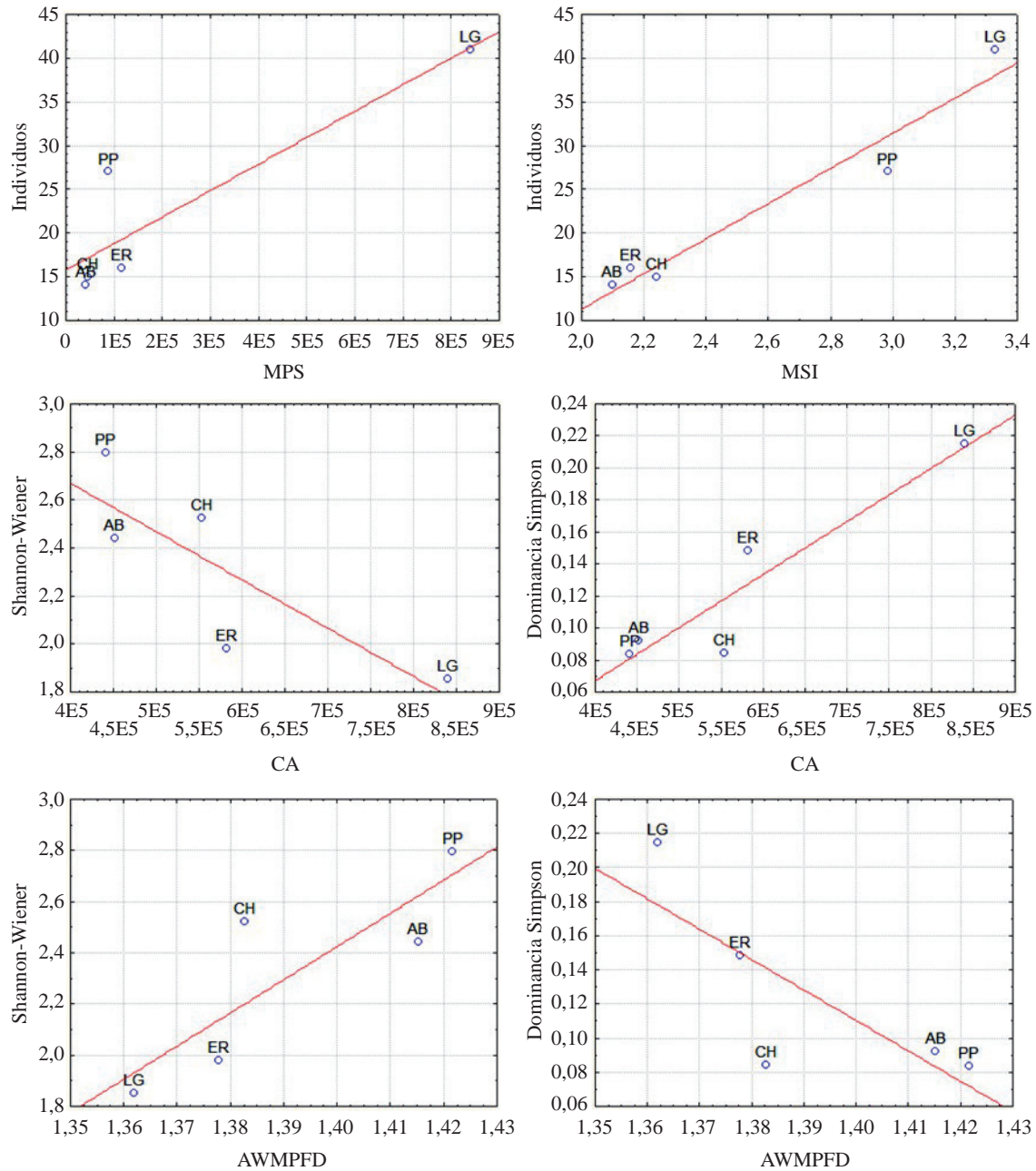


Figura 8. Correlaciones significativas entre variables de paisaje y valores de riqueza y diversidad de mariposas de los pastos de la cuenca del río Lagunillas

crecimiento de las plantas más que la fotosíntesis, lo que conduce a un aumento en los metabolitos secundarios, haciéndolas menos apetecibles para los herbívoros. Este comportamiento de disminución de la riqueza es conocido como regla o efecto de Rapoport (Stevens, 1992, Blackburn & Gaston, 1996), el cual propone que la riqueza de las especies decrece a medida que la elevación aumenta; en Colombia esta situación ha sido registrado por Bastidas, *et al.* (2002) en las mariposas del Santuario de Flora y Fauna Galeras (Nariño) y por Fagua (1999) en la cuenca del río Gazunta (Medina-Cundinamarca).

En este estudio se evaluaron varios tipos de hábitats en los cuales se vieron marcadas diferencias en abundancia, riqueza y diversidad. El hábitat de matorrales o rastrojos, considerado como una zona de transición entre dos tipos de hábitat (pastos y bosque), presentó el mayor número de individuos y especies, lo que se asume es el resultado de la interacción entre hábitats adyacentes (Odum, 1971). Esta zona presenta gran variedad de microclimas y condiciones físicas como el régimen de luz, temperatura y humedad, y factores estructurales como la composición vegetal, que influyen en la comunidad de lepidópteros diurnos. Según

Simonson, et al. (2001), la abundancia y la riqueza de las especies de mariposas puede verse favorecida directamente por las condiciones físicas del hábitat que determinan la tolerancia fisiológica de las especies, la que según **Murcia** (1995), también puede causar cambios en las interacciones ecológicas como la depredación y la competencia. Estos resultados son similares a los de **Hill, et al.** (2001) y **Schulze, et al.** (2004), quienes encontraron que la composición de las mariposas era diferente en las comunidades de bosque natural, pastizales y demás áreas abiertas, pero similar en bosques y en vegetación secundaria (matorrales y rastrojos).

El hábitat de bosque presentó valores similares de riqueza y diversidad, lo que podría indicar que la diversidad de insectos herbívoros, entre ellos las mariposas, se encuentra estrechamente relacionada con la diversidad tanto florística como estructural de la vegetación, ya que los bosques exhiben un incremento en la biomasa vegetal mayor que en los hábitats de borde y de pradera, lo que permite el establecimiento de un mayor número de especies fitófagas (**Murdoch, et al.**, 1972). Además, según **Southwood, et al.** (1979), la heterogeneidad del hábitat (complejidad estructural de la vegetación) cambia en el curso de la sucesión vegetal, de manera que en los estadios tempranos de sucesión (frecuentes en pastizales), la diversidad de insectos se incrementa con la diversidad de plantas, mientras que en los estadios tardíos (frecuentes en bosques), la diversidad estaría determinada por la heterogeneidad del hábitat. En el caso del bosque, dicha heterogeneidad se define por el número y la distribución de estratos, los cuales determinan condiciones microclimáticas específicas para la comunidad de mariposas. Se puede confirmar, entonces, la importancia de los hábitats boscosos para la conservación de mariposas en paisajes agrícolas, como han demostrado diversos estudios (**Ricketts, et al.**, 2001, **Horner-Devine, et al.**, 2003, **Harvey, et al.**, 2006, **Tobar-López, et al.**, 2007).

La disminución en la riqueza y la diversidad de mariposas en los pastos podría relacionarse con los cambios en la composición y la alteración del crecimiento y la diversidad vegetal ocasionadas por la ganadería intensiva (**Krues & Tschirke**, 2002), lo cual fue evidente en todas las localidades evaluadas. Estos cambios en la vegetación hacen que los parámetros microclimáticos (temperatura, humedad, radiación solar) sean intensos en este hábitat e incidan en la distribución, la composición y la riqueza de las especies de mariposas (**Collinge, et al.**, 2003). Sin embargo, en este estudio fue evidente que, a diferencia de otros sistemas (cultivos), los pastos mantenían una riqueza y abundancia de especies significativas en el paisaje fragmentado, ya que podían conservar una variedad mayor dependiendo de la composición de las especies vegetales y del arreglo espacial del paisaje. Si los pastos se encuentran en cercanías de los fragmentos de bosque o entre ellos permiten una conectividad estructural en el paisaje, y son eficaces en la conservación de la biodiversidad (**Harvey, et al.**, 2000).

En el paisaje de la cuenca del río Lagunillas se observó un porcentaje mayor de pastos, en comparación con los otros hábitats evaluados; sin embargo, en las localidades (ventanas) intermedias, ubicadas entre los 1.000 y los 1.700 m, se observó una mayor proporción de matorrales o rastrojos y de bosques, aunque es importante aclarar que a mayor altitud (ventana La Gloria), el contexto paisajístico presentaba sobre todo pequeños fragmentos de bosque muy afectados por la acción del hombre y de pastos que se extendían como una matriz adyacente, en tanto que el hábitat de matorrales o rastrojos podría considerarse como una matriz fragmentada, aislada y degradada de lo que anteriormente era el bosque (según observaciones de los pobladores de la zona). Este es el resultado de procesos intensivos de fragmentación por causas antrópicas, comunes en la región andina de nuestro país en altitudes entre los 1.000 y los 2.000 m y en el clima húmedo, donde el paisaje, densamente poblado, se utiliza intensamente para diversas formas de cultivo y queda muy poco del bosque original (**Etter & van Wyngaarden**, 2000). Los patrones de transformación en los Andes colombianos, en particular, muestran tendencias históricas diferentes a las de las tierras bajas, ya que su tasa de transformación es mayor (**Etter**, 1993, **Etter & van Wyngaarden**, 2000). Sin embargo, en la cuenca del río Lagunillas el número de parches en el paisaje disminuyó a medida que se ascendía en el gradiente altitudinal, siendo las localidades (ventanas) ubicadas entre los 345 y los 1.100 m las de mayor número, lo que implicaría que la pérdida de los hábitats naturales ha sido mayor en las zonas intermedias y de mayor altitud, donde los paisajes con parches de mayor tamaño promedio (MPS > 10 Ha) correspondían a pastizales (pastos) amplios y extensos.

De particular interés resulta la tendencia al aumento en el número de especies e individuos de mariposas a medida que el paisaje se hace más complejo (AWMPDF), complejidad ésta dada por la gran fragmentación del paisaje debida a las actividades antrópicas (**McGarigal & Marks**, 1994, **McGarigal, et al.**, 2002). El presente estudio contribuye a demostrar que el factor que limita la abundancia y la riqueza de mariposas depende del contexto de un paisaje local (**Ekroos & Kuussaari**, 2012) complejo, heterogéneo e irregular. No obstante, en otro estudio se demostró lo contrario, es decir, que el número de especies e individuos disminuía a medida que la alteración de los hábitats presentes en el paisaje era mayor (**Vu**, 2009). En este estudio, la riqueza de mariposas en la cuenca aumentó significativamente con el incremento de la diversidad del paisaje (SDI), comportamiento que según **Kuussaari, et al.** (2009), puede verse en varios grupos taxonómicos, cuyo número aumenta considerablemente con la diversidad del paisaje circundante; además, esas mismas variables del paisaje tienen una fuerte influencia sobre el ensamble de las mariposas, que necesitan de una estructura del paisaje compleja para su desplazamiento y para otras funciones ecológicas, tal y como lo señalan **Jeanneret, et al.**, (2003).

El número de especies aumenta significativamente a medida que aumenta el tamaño (área) de los hábitats que componen el paisaje, lo que confirma la relación existente entre área y especies (a mayor área, más especies), tal como se ha demostrado en otras comunidades de mariposas (**Baz & García-Boyeró**, 1995, **Wettstein & Schmid**, 1999, **Steffan-Dewenter & Tschardtke**, 2000, **Zschokke, et al.**, 2000, **Krauss, et al.**, 2003) y otros grupos taxonómicos (**Rosenzweig**, 1995). En otros estudios se ha evidenciado que la densidad de insectos puede disminuir o aumentar con el incremento del área (**Connor, et al.**, 2000, **Matter**, 2000, **Steffan-Dewenter & Tschardtke**, 2000). En este estudio específico solo se pudo demostrar un aumento de la diversidad de mariposas con el incremento en el número de parches en el paisaje y la longitud de sus bordes y con la disminución del tamaño promedio de los parches, lo que significaría que en paisajes con un gran número de parches pequeños de formas muy irregulares, hay variedad de nichos que pueden servir como refugios para la lepidopterofauna. Por ello, se deduce que los fragmentos pequeños pueden ayudar a retener la diversidad de mariposas en paisajes tropicales e incrementar el valor de la conservación de los paisajes, como lo señala **Pérez-García** (2008).

Mediante el análisis de clases es posible cuantificar la configuración espacial de los tipos de hábitats que componen el mosaico de un paisaje, por lo que estas pueden utilizarse como una medida que refleja la fragmentación de cada tipo de hábitat y su grado de extensión (**McGarigal & Marks**, 1994). En este sentido, se observó que los bosques de la cuenca del río Lagunillas se caracterizaban por ser un hábitat disminuido en cuanto al área y el número de fragmentos, y que su extensión era más significativa en zonas ubicadas entre los 1.100 y 1.700 m de altitud (Alto del Bledo y Palma Peñitas, respectivamente). No obstante, los valores más altos en cuanto al tamaño promedio de los parches se localizaron entre los 1.700 y 2.400 m y fueron menores en zonas bajas, dado que la irregularidad de su forma y su mayor longitud de borde determinaron una mayor heterogeneidad por debajo de esta última cota altitudinal (2.400 m), es decir, los bosques eran más regulares pero fragmentados en la localidad más alta (La Gloria, 2.950 m), y más pequeños pero muy irregulares y complejos por debajo de los 1.700 m. **Saunders, et al.** (1991) observaron que, aunque los remanentes más grandes de áreas naturales pueden mantener una mayor diversidad, un conjunto de fragmentos más pequeños pueden representar una mayor variedad de hábitats para una región y contribuir con una diversidad significativa.

La irregularidad de la forma y la complejidad de los fragmentos, vistas como una alteración o transformación que influye positivamente en el número de individuos y especies de mariposas (correlaciones positivas), denotan la presencia de un número significativo de microhábitats y nichos disponibles para estos organismos: las larvas y

los adultos de las mariposas disponen así de un espectro amplio donde pueden desarrollarse y evitan la competencia intraespecífica dependiente de las preferencias de microhábitat, la capacidad de desplazamiento del adulto y la asociación con otras características como el mimetismo (**Willmott & Mallet**, 2004). Resultados similares fueron registrados por **Solarte-Cabrera** (2005), quien observó que el bosque no intervenido (primario) tenía la menor riqueza de especies y el menor número de especies únicas, mientras que los bosques con algún grado de intervención (primario entresacado y secundario entresacado), presentaban la mayor riqueza y el mayor número de especies únicas. **DeVries, et al.** (1999) señalan la misma situación en un bosque pluvial en el Amazonas ecuatoriano, así como el efecto positivo en la riqueza de hábitats con nivel bajo o intermedio de perturbación, tal como se observó en este estudio.

Además, según **Reinoso, et al.** (2008b) la composición florística encontrada en los relictos de bosque de la cuenca del río Lagunillas fue de 980 especies, de las cuales 153 se encontraron en el bosque seco tropical (localidad de El Chorrillo), 212 en bosque húmedo premontano (localidad de Alto del Bledo), 175 y 238 en bosque húmedo montano bajo (localidades de Palma Peñitas y El Recodo respectivamente) y 202 en bosque húmedo montano (localidad de La Gloria). Además, los autores reiteran que teniendo en cuenta la riqueza y los índices ecológicos que utilizaron, asumieron que los bosques evaluados poseían distintos estadios de sucesión y de conservación que incluían desde sistemas con alteraciones marcadas y estadios tempranos de sucesión, como aquellos encontrados en el bosque seco tropical y en el premontano, hasta sistemas conservados y en estadios de sucesión más avanzados, como los encontrados en los demás bosques estudiados. Aunque fragmentados y con poca riqueza y diversidad de mariposas, estos son bosques conservados cuya principal especie arbórea es el roble y constituyen un museo al natural, ya que, según comentarios de pobladores de la región, algunos poseen árboles de más de 300 años, lo que confirma la importancia de este tipo de hábitat para la conservación de mariposas en paisajes agrícolas, tal como lo han demostrado diversos estudios (**Ricketts, et al.**, 2001, **Horner-Devine, et al.**, 2003, **Harvey, et al.**, 2006, **Tobar-López, et al.**, 2007).

El hábitat de matorrales o rastrojos fue el más representativo en el paisaje, con un número de parches mayor que los demás hábitats estudiados y con variaciones significativas entre las localidades (ventanas); sin embargo, aunque la extensión de este hábitat entre ventanas era similar (excepto en La Gloria), se observó una disminución en el número de parches a medida que se ascendía en el gradiente altitudinal; además, la longitud del borde evidenciaba formas irregulares en las ventanas de mayor altitud, lo que sugiere una mayor fragmentación en estas zonas. Aunque no se encontraron correlaciones significativas entre las variables de paisaje y la riqueza y diversidad de mariposas, en términos generales se

podría plantear que las formas regulares (baja complejidad de forma) resultarían en un mayor número de individuos y de especies. **Dennis, et al.** (2007) han observado que la actividad de las mariposas es significativamente menor en matorrales, rastrojos y arbustos (perchan, descansan, toman el sol, duermen), que en zonas abiertas (pastizales), y que el número de individuos y especies aumenta con el incremento en el tamaño de los parches.

Por otra parte, los pastos constituían el hábitat con mayor extensión en el paisaje y las métricas evidenciaron que entre más extensos mayor era el número de individuos y menor la diversidad debido a la dominancia de algunas especies del grupo. Sin embargo, la diversidad puede verse favorecida cuando la irregularidad de forma aumenta. Aspectos como la exposición lumínica condicionan la presencia de ciertas especies por su relación con los hábitos alimenticios. Así, el grado de insolación en este tipo de hábitat determinaría la presencia del recurso floral para los adultos y de plantas nutricias para los estadios inmaduros (**Pollard & Yates**, 1993). Cabe señalar que la exposición lumínica en estos sitios se da durante todo el día, aspecto que ha sido observado igualmente por **Kremen** (1992), quien encontró que las comunidades de mariposas están muy correlacionadas con la diversidad de plantas con flor y que, por el contrario, en el interior de las formaciones boscosas el grado de insolación es un factor crítico que influye en la selección del hábitat de muchas especies de mariposas. Además, en los pastizales los cambios en la composición y la alteración del crecimiento y de la diversidad vegetal ocasionada por la ganadería intensiva (**Kruess & Tscharnke**, 2002), hacen que los parámetros microclimáticos (temperatura, humedad, radiación solar) sean más intensos en estos hábitats e incidan en la distribución, la composición, la abundancia y la riqueza de especies de mariposas (**Collinge, et al.**, 2003).

A diferencia de otros sistemas, los pastizales logran mantener una riqueza y abundancia de especies significativas en el paisaje fragmentado, ya que pueden conservar una variedad de especies más efectiva dependiendo de la composición de las especies vegetales y del arreglo espacial del paisaje. Si estos sistemas se encuentran en cercanías del bosque o entre fragmentos de este, permiten una conectividad estructural en el paisaje y son eficaces en la conservación de la biodiversidad (**Harvey, et al.**, 2000, 2006).

Conclusiones

Los paisajes más fragmentados y complejos pueden ser más ricos y diversos que aquellos con características estructurales menos complejas y homogéneas; las diferencias estructurales y algunas características propias de cada hábitat pueden generar cambios en la riqueza y la diversidad; algunas características como el tamaño y el número de parches, la complejidad de su forma y su variabilidad, pueden limitar la cantidad de individuos y especies. La abundancia y la riqueza de las mariposas dependen del contexto del paisaje local.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

Bibliografía

- Álvarez, J.** (1993). Inventario de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) con anotaciones ecológicas para dos zonas del departamento de Risaralda, Colombia. Trabajo de grado (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional, Bogotá. 204 p.
- Andrade-C, M.G.** (1990). Clave para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera de Colombia. *Caldasia*. **16** (79): 359-550.
- Andrade-C, M.G.** (1995). Monografías de fauna en Colombia 1. Nymphalidae: Acraeinae: Actinote. (Monografía No. 1). Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 120 p.
- Andrade-C., M.G.** (2002). Biodiversidad de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Colombia. En: Costa, C., Vanin, S. A., Lobo, J. M., Melic, A. (editores.). Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática - PriBES II. Monografías Tercer Milenio. Zaragoza: SEA. **2**: 153-172.
- Andrade-C., M.G.** (2011). Estado del conocimiento de la biodiversidad en Colombia y sus amenazas. Consideraciones para fortalecer la interacción ambiente-política. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **35** (137): 491-507.
- Andrade-C., M.G., Campos-Salazar, L.R., González-Montaña, L.A., Pulido-B., H.W.** (2007). Santa María, mariposas, alas y color. Serie de Guías de campo del Instituto de Ciencias Naturales No. 2. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia. 248 p.
- Andrade-C., M.G., Henao-Bañol, E.R., Triviño, P.** (2013). Técnicas y procesamiento para la recolección, preservación y montaje de mariposas en estudios de biodiversidad y conservación (Lepidoptera: Hesperioidea – Papilionoidea). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **37** (144): 311-325.
- Bastidas, A., Rivadeneira, P., Castillo, G.** (2002). Variación de la diversidad de Lepidoptera Rhopalocera según gradientes altitudinales en el santuario de flora y fauna Galera (Nariño-Colombia). Resumen. XXXVII Congreso Nacional de Ciencias Biológicas. p. 241.
- Baz, A. & García-Boyer, A.** (1995). The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *Journal of Biogeography*. **22**: 129-140.
- Birket, S.J.** (1959). Genital preparations of male Lepidoptera. *Entomologiske Meddeleser*. **29**: 170-178.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J.** (1996). Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*. **351**: 897-912.
- Blue Marble Geographics.** (1992-1994). The Geographic Calculator – version 3.09.

- Brosi, B.J., Shih, T.M., Billadello, L.N.** (2008). Polinización biótica y cambios en el uso de la tierra en paisajes dominados por humanos. In C. Harvey & J. C. Sáenz (editores). Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad - INBio. p. 105-135.
- Brown, K.S.** (1991). The conservation of neotropical environments: Insects as indicator. In: The conservation of insects and their habits. Collins, N.M y J.A. Thomas, editors. Academic Press. p. 449 - 504.
- Collinge, S.K., Prudic, K.L., Oliver, J.C.** (2003). Effects of local habitat characteristics and landscape context on grassland butterfly diversity. *Conservation Biology*. **17** (1): 178-187.
- Colwell, R.K. & Hurtt, G.C.** (1994). Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. *American Naturalist*. **144**: 570-595.
- Constantino, L.M.** (1995). Revisión de la tribu Haeterini Herrich – Schaeffer, 1864 en Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *SHILAP Revista Lepidopterológica*. **23** (89): 49-76.
- Connor, E.F., Courtney, A.C., Yoder, J. M.** (2000). Individuals-area relationships: The relationship between animal population density and area. *Ecology*. **81**: 734-748.
- D'Abbrera, B.** (1981). Butterflies of the Neotropical Region. Part I. Papilionidae and Pieridae. Melbourne, Australia: Landsdowne Editions. XVI + 172 p.
- D'Abbrera, B.** (1984). Butterflies of the neotropical region. Part II. Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae & Morphidae. Melbourne, Australia: Hill House Publishers. XII + 173-384 p.
- D'Abbrera, B.** (1987a). Butterflies of the neotropical region. Part III. Brassolidae, Acraeidae, Nymphalidae (partim). Melbourne, Australia: Hill House Publishers. VIII + 385-525 p.
- D'Abbrera, B.** (1987b). Butterflies of the neotropical region. Part IV. Nymphalidae (partim). Melbourne, Australia: Hill House Publishers. XIV + 527-678 p.
- D'Abbrera, B.** (1988). Butterflies of the neotropical region. Part V. Nymphalidae (Conc.) and Satyridae. Melbourne, Australia: Hill House Publishers. VIII + 679-877 p.
- D'Abbrera, B.** (1994). Butterflies of the neotropical region. Part VI. Riodinidae. Melbourne, Australia: Hill House Publishers. VII + 879-1096 p.
- D'Abbrera, B.** (1995). Butterflies of the neotropical region. Part VII. Lycaenidae. Melbourne, Australia: Hill House Publishers. XI + 1098-1270 p.
- De La Maza, R.R.** (1987). Mariposas mexicanas. México: Fondo de cultura Económica. 301 p.
- Dennis, R., Shreeve, T.G., Sheppard, D A.** (2007). Species conservation and landscape management: A habitat perspective. In A. Stewart, T. R. New, O. Lewis (editors). *Insect Conservation Biology*. CABI. p. 92-126.
- DeVries, P.J.** (1987). Butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. New Jersey: Princeton. Vol. 1. 329 p.
- DeVries, P.J., Murray, D., Lande, R.** (1997). Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*. **62**: 343-364.
- DeVries, P.J., Walla, T., Greeney, H.** (1999). Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society*. **68**: 333-353.
- Didham, R.K., Lawton, J.H., Hammond, P.M., Eggleton, P.** (1998). Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*. **353**: 437-451.
- Ekroos, J. & Kuussaari, M.** (2012). Landscape context affects the relationship between local and landscape species richness of butterflies in semi-natural habitats. *Ecography*. **35**: 232-238.
- Erelli, M.C., Ayres, M.P., Eaton, G.K.** (1998). Altitudinal patterns in host suitability for forest insects. *Oecology*. **117**: 133-142.
- Etter, A.** (1993). Ecosystem diversity in Colombia. In: Our Biological Diversity, CEREC and A. Angel Foundation (editors). Bogotá. p. 43-61.
- Etter, A. & van Wyngaarden, W.** (2000). Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Royal Swedish Academy of Sciences, Ambio*. **29** (7): 432-439.
- Evans, W.H.** (1951). A catalogue of the American Hesperidae indicating the classification and nomenclature adopted in the British Museum (Natural History). Part I. Introduction and Group A Pyrrhopyginae. London, British Museum (Natural History). 92 p.
- Evans, W.H.** (1952). A catalogue of the American Hesperidae indicating the classification and nomenclature adopted in the British Museum (Natural History). Part II. Pyrginae. Section I. London, British Museum (Natural History). 178 p.
- Evans, W.H.** (1953). A catalogue of the American Hesperidae indicating the classification and nomenclature adopted in the British Museum (Natural History). Part III. Pyrginae. Section 2. London, British Museum (Natural History). 246 p.
- Evans, W.H.** (1955). A catalogue of the American Hesperidae indicating the classification and nomenclature adopted in the British Museum (Natural History). Part IV. Hesperinae and Megathyminae. London, British Museum (Natural History). 499 p.
- Fagua, G.** (1999). Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la cordillera Oriental (Colombia). *Revista Insectos de Colombia*. **2**: 318-363.
- Fagua, G.** (2001). Mariposas diurnas (Lepidoptera). Manual de metodologías para el desarrollo de inventarios y monitoreo de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Grupo de Exploración y Monitoreo ambiental - GEMA. p. 59 – 76.
- Fleishman, E., Austin, E., Weiss, A.D.** (1998). An empirical test of Rapoport's rule: Elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology*. **79** (7): 2482-2493.

- Fox, M. & Real, H.G.** (1971). A Monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part IV. The tribe Napeogenini Fox. *Memoirs of the American Entomological Institute*. **15**: 368.
- García-Pérez, J.F. & Ospina-López, L.A.** (2004). Lepidoptera: Rhopalocera: diversidad y distribución en la cuenca del río Coello. Ibagué. Tesis de grado. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Tolima. 485 p.
- García-Pérez, J.F., Ospina-López, L.A., Villa, F.A., Reinoso, G.** (2007). Diversidad y distribución de mariposas Satyrinae (Lepidoptera: Nymphalidae) en la cuenca del río Coello, Colombia. *Revista de Biología Tropical*. **55**: 645-653.
- García-Robledo, C., Constantino, L.M., Dolores, M., Kattan, G.** (2002). Mariposas comunes de la cordillera Central de Colombia. Programa de Colombia de Wildlife Conservation Society. Cali: Feriva, S.A. 130 p.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Malcolm, J.R., Stou, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F.** (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*. **91**: 223-229.
- Hammer, Ø., Harper, D.A., Ryan, P.D.** (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*. **4** (1): 1-9.
- Harvey, C.A., Guindon, C.F., Haber, W.A., Hamilton-Derosier, D., Murray, K.G.** (2000). The importance of forest patches isolated trees and agricultural windbreaks for local and regional biodiversity: The case of Monteverde. Costa Rica. In: XXI IUFRO World Congress 7-12 August 2000. Kuala Lumpur. Malasya. Subplenary Sessions. Vol I. XXI IUFRO World Congress. International Union of Research Organization. Kuala Lumpur, Malasya. p. 787-798.
- Harvey, C.A., Medina, A., Merlo-Sánchez, D., Vilchez, S., Hernández, B., Sáenz, J.C., Maes, J.M., Casanoves, F., Sinclair, F.L.** (2006). Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications*. **16**: 261-289.
- Hill, J.K., Hamer, K.C., Dawood, M.M., Tangah, J., Dawood, D.** (2001). Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia*. **128**: 294-302.
- Horner-Devine, M.C., Daily, G.C., Ehrlich, P.R.** (2003). Countryside biogeography of tropical butterflies. *Conservation Biology*. **17** (1): 168-177.
- Jeanneret, P.H., Schüpbach, B., Luka, H.** (2003). Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment*. **98**: 311-320.
- Kattan, G.** (2002). Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En M. R. Guariguata & G. Kattan (editores). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional. p. 561-590.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T.** (2003). How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography*. **30**: 889-900.
- Kremen, C.** (1992). Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*. **2** (2): 203-217.
- Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F., Sanjayan, M.A.** (1993). Terrestrial arthropod assemblages: Their use in conservation planning. *Conservation Biology*. **7** (4): 796-808.
- Kruess, A. & Tschardt, T.** (2002). Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology*. **16** (6): 1570-1580.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Linborg, R.** (2009). Extinction debt: A challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*. **24**: 564-571.
- Lamas, G.** (2003). Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. No. 32.
- Lamas, G.** (2004). Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklis: Part 4: Hesperioidea-Papilionoidea. Florida (USA): Association for Tropical Lepidoptera. 439 p.
- Lande, R.** (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*. **76**: 5-13.
- Le Crom, J.F., Constantino, L.M., Salazar, J.A.** (2002). Mariposas de Colombia. Tomo I: Papilionidae. Bogotá: Carlec Ltda. 119 p.
- Le Crom, J.F., Llorente, J., Constantino, L.M., Salazar, J.A.** (2004). Mariposas de Colombia. Tomo II: Pieridae. Carlec Ltda., Bogotá. 133 p.
- Magurran, A.E.** (1988). *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Magurran, A.E.** (2004). *Measuring biological diversity*. USA: Blackwell Publishing. Vol VIII. 256 p.
- Matter, S.F.** (2000). The importance of the relationship between population density and habitat area. *Oikos*. **89**: 613-619.
- McGarigal, K. & Marks, B.J.** (1994). FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Corvallis, Oregon. 134 p.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C., Ene, E.** (2002). FRAGSTATS v3: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html
- Moreno, C.E.** (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis. Zaragoza: SEA. Vol. 1., 84 p.
- Murcia, C.** (1995). Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. **10**: 58-62.
- Murdoch, W.W., Evans, F.C., Peterson, C.H.** (1972). Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology*. **53**: 819-829.
- Neild, A.F.E.** (1996). *The butterflies of Venezuela, Part 1: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae)*. London: Meridian Publications. 144 p.

- Odum, E.** (1971). *Fundamentals of Ecology*. W. B. Saunders Company. p. 574.
- Ospina-López, L. A., García-Pérez, J.F., Villa, F., Reinoso, G.** (2010). Mariposas Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) de la cuenca del río Coello, Tolima, Colombia. *Actualidades Biológicas*. **32** (93): 173-188.
- Peña-Cerpa, J.M.** (2007). Diversidad y distribución de mariposas diurnas (Lepidoptera: Rhopalocera) en la cuenca del río Prado. Tesis de grado. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Tolima, Ibagué. 180 p.
- Pérez-García, O.** (2008). Evaluación de la biodiversidad de mariposas diurnas presentes en sistemas agroforestales modernos con café en el Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca, Costa Rica. Tesis Magister Scientiae; Escuela de posgrado; Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 80 p.
- Pollard, E. & Yates, T.J.** (1993). *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Londres: Chapman y Hall. 277 p.
- Reinoso, G., Villa, F., Esquivel, H.E., García-Melo, J.E., Vejarano-Delgado, M.A.** (2007). Biodiversidad faunística y florística de la cuenca del río Totare – Biodiversidad regional Fase III. Informe Técnico. Cortolima – Universidad del Tolima. 1.231 p.
- Reinoso, G., Villa, F., Esquivel, H.E., García-Melo, J.E., Vejarano-Delgado, M.A.** (2008a). Biodiversidad faunística y florística de la cuenca del río Saldaña-subcuenca Anamichú – Biodiversidad regional Fase IV. Informe Técnico. Cortolima – Universidad del Tolima. 943 p.
- Reinoso, G., Villa, F., Esquivel, H.E., García-Melo, J.E., Vejarano-Delgado, M.A.** (2008b). Biodiversidad faunística y florística de la cuenca del río Lagunillas – Biodiversidad regional Fase IV. Informe Técnico. Cortolima – Universidad del Tolima. 965 p.
- Rempel, R.S., Kaukinen, D., Carr, A.P.** (2012). *Patch Analyst and Patch Grid*. Ontario Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario.
- Ricketts, T.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Fay, J.P.** (2001). Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: Biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology*. **15** (2): 378-388.
- Rosenzweig, M.L.** (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 460 p.
- Sanders, N.J.** (2002). Elevational gradients in ant species richness: Area, geometry and Rapoport's rule. *Ecography*. **25**: 25-35.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R.** (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*. **5** (1): 18-32.
- Schulze, C.H., Waltert, M., Kessler, P.J., Pitopang, R., Shahabuddin, Veddeler, D., Mühlenberg, M., Steffan-Dewenter, I., Gradstein, S.R., Tscharrntke, T.** (2004). Biodiversity indicator taxa of tropical land-use systems: Comparing plants, birds and insects. *Ecological Application*. **14** (5): 1321-1333.
- Seitz, A.** (1924). *The macrolepidoptera of the world*. Alfred Kernen Verlag Stuttgart. Vol. V. 1139 p.
- Simonson, S.E., Opler, P.A., Stohlgren, T.J., Chong, G.W.** (2001). Rapid assessment of butterfly diversity in a montane landscape. *Biodiversity Conservation*. **10**: 1369-1386.
- Sokal, R. & Rohlf, J.** (1995). *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3rd Ed. W. H. New York: Freeman and Company. 850 p.
- Solarte-Cabrera, V.M.** (2005). Diversidad y estructura espaciotemporal de la comunidad de mariposas diurnas en la Reserva Natural Río Nambí. San Juan de Pasto. Trabajo de grado. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad de Nariño. p. 102.
- Southwood, T.R., Brown, V.K., Reader, P.M.** (1979). The relationship of plant and insect diversities in succession. *Zoological Journal of Linnean Society*. **12**: 327-348.
- Statsoft, I.** (2007). STATISTICA (data analysis software system). www.statsoft.com
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharrntke, T.** (2000). Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters*. **3**: 449-456.
- Stevens, G.C.** (1992). The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*. **140**: 893-911.
- Tobar-López, D., Muhammad, I., Casasola, F.** (2007). Diversidad de mariposas en un paisaje agropecuario en la región Pacífico Central, Costa Rica. *Agroforestería de las Américas*. **47**: 58-65.
- Tyler, H., Brown, K., Wilson, K.** (1994). *Swallowtail Butterflies of the Americas. A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation*. Gainesville, US: Scientific Publishers Inc. 376 p.
- Vargas, R., Rojas, A.M., Huertas, F.A., Fernández, D.L., Murillo, M.H., Dávila, Y.P., Valderrama, S.** (2007). *Plan General de Ordenación Forestal para el Departamento del Tolima, Tomo II*. Ibagué, Colombia: Universidad del Tolima. 403 p.
- Villa, F., Reinoso, G., Bernal, M.H., Losada, S.** (2004). Biodiversidad faunística de la cuenca del río Coello – Biodiversidad regional Fase I. Informe Técnico. Cortolima – Universidad del Tolima. 1132 p.
- Villa, F., Reinoso, G., Losada, S., Bernal, M.E., Esquivel, H.E., García-Melo, J.E., Vejarano-Delgado, M.A.** (2005a). Biodiversidad faunística y florística de la cuenca del río Prado-Biodiversidad regional Fase II. Informe Técnico. Cortolima – Universidad del Tolima. 1308 p.
- Villa, F., Reinoso, G., Losada, S., García-Melo, J.E., Vejarano-Delgado, M.A.** (2005b). Biodiversidad faunística y florística de la cuenca del río Amoyá – Biodiversidad regional Fase II. Informe Técnico. Cortolima – Universidad del Tolima. 823 p.
- Vu, L.** (2009). Diversity and similarity of butterfly communities in five different habitat types at Tam Dao National Park, Vietnam. *Journal of Zoology*. **277** (1): 15-22.

Warren, A.D., Davis, K.J., Stangeland, E.M., Pelham, J.P., Grishin, N.V. (2013). Illustrated Lists of American Butterflies. [30-XII-2013]. < <http://www.butterfliesofamerica.com/> >

Wettstein, W. & Schmid, B. (1999). Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: Effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology*. **36**: 363-373.

Willmott, K. (2003). The genus *Adelpha*: Its systematics, biology, and biogeography. Gainesville, USA: Scientific Publishers. 322 p.

Willmott, K. & Mallet, J. (2004). Correlations between adult mimicry and larval host plants in Ithomiine butterflies. *Proceedings of the Royal Society B*. **271** (Suppl.): 266-269.

Zschokke, S., Dolt, C., Rusterholz, H., Oggier, P., Braschler, B., Thommen, G.H., Lüdin, E., Erhardt, A., Baur, B. (2000). Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia*. **125**: 559-572.

Orquídeas del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia

Diego Yepes-Rapelo, Eduino Carbonó-Delahoza*, Michelle Pinto-Méndez

Herbario UTMC, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia

Resumen

Como resultado de un estudio de las Orchidaceae en la cuenca del río Gaira en la Sierra Nevada de Santa Marta, este ensayo registra 115 especies distribuidas en 64 géneros, 19 subtribus y nueve tribus. La cantidad de especies supera el total de registros conocidos hasta ahora para la Sierra, a pesar de provenir de un área equivalente al 1 % de su territorio. Epidendroideae, con 104 especies y 55 géneros, fue la subfamilia con mayor riqueza, en tanto que Pleurothallidinae se destacó como la más rica de las subtribus (22 especies y 11 géneros). De las especies presentes, 33,9 % se distribuyó en siete géneros, siendo *Epidendrum* el más rico (13 especies), mientras que 64,04 % de los géneros se registró como uniespecífico. Las especies epifíticas correspondieron a 77,39 % en la región estudiada, 21,73 % de las cuales era terrestre. *Oncidium nevadense* fue el único endemismo de la familia recolectado en la zona de estudio, que al igual que *O. gloriosum* y *O. naevium* se consideran especies amenazadas en el país.

Palabras clave: diversidad, epifitas, taxonomía, Orchidaceae.

Orchids of the Gaira river, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia

Abstract

As a result of a study of the Orchidaceae in the Gaira River basin, in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, this essay reports 115 species distributed in 64 genera, 19 subtribes and nine tribes. The number of species exceeds all known records so far for the Sierra, although they were collected in 1 % of its area. Epidendroideae, with 104 species and 55 genera, was the richest subfamily; Pleurothallidinae stood out as the subtribe encompassing the largest number of species (22 species and 11 genera). Of the species present, 33.9% were distributed in seven genera, *Epidendrum* being the richest with 13, while 64.04% of the genera were monospecific. Epiphytic species equaled 77.39% in the territory and 21.73% of them were terrestrial. *Oncidium nevadense* was the only endemic species collected in the study area, and together with *O. gloriosum* and *O. naevium* they are considered endangered species in the country.

Key words: Diversity, epiphytes, taxonomy, Orchidaceae.

Introducción

Orchidaceae es una de las familias más ricas entre las plantas con flores, quizá la segunda después de las Asteraceae (Chase, *et al.*, 2015), pues diferentes autores estiman que la integran entre 19.500 y 27.801 (Dressler, 2005, WCSP, 2011, Stevens, 2015, Royal Botanic Gardens, Kew, Missouri Botanical Garden - The Plant List, 2015). Varias hipótesis se han explorado en relación con esta exuberante especiación: la tendencia del grupo a presentar especializaciones morfológicas y ecológicas, la proliferación de linajes epifíticos, la fascinante variedad de estrategias de polinización, la obligada interacción con micorrizas, y los eventos de deriva genética combinados con episodios de selección (Dodson, 2003, Gravendeel, *et al.*, 2004, Cozzolino & Widmer, 2005, Tremblay, *et al.*, 2005, Otero & Flanagan, 2006, Ackerman, *et al.*, 2007, Phillips, *et al.*, 2012, McCormick & Jacquemyn, 2013).

A medida que se avanza en los estudios y en la refinación de la información, los registros del tamaño de la familia Orchidaceae para Colombia han variado de 3.200 a 3.848 especies distribuidas entre 220 y 438 géneros (Ortiz, 1995, The Royal Botanical Garden, Kew - WCSP, 2011, Giraldo & Betancur, 2011, Ordóñez & Montes-Pulido, 2013, Ortiz & Uribe, 2015, Bernal, *et al.*, 2015). Cifras recientes señalan la existencia de 4.270 especies agrupadas en 274 géneros en el territorio colombiano (MADS & UNAL, 2015), pero hay estimaciones creíbles de cantidades superiores, que se podrán confirmar solo cuando se complete un listado de la orquideoflora del país (Martínez & Ortiz, 2010).

*Correspondencia:

Eduino Carbonó-Delahoza, eduinoc@yahoo.com

Recibido: 10 de junio de 2015

Aceptado: 21 de octubre de 2015

La diversidad de orquídeas registrada para la Sierra Nevada de Santa Marta es baja cuando se compara con otras zonas de Colombia. Las estimaciones van de 72 especies, distribuidas en 38 géneros (Rangel & Garzón, 1995), a 113 especies en 59 géneros (Bernal, *et al.*, 2015). Aunque este macizo montañoso ha sido bastante visitado y explorado por naturalistas y botánicos desde inicios del siglo XIX (Carbonó & Lozano-Contreras, 1997), en algunas áreas ha habido poco trabajo de recolección y su flora no se ha estudiado sistemáticamente; aun así, es frecuente la aparición de publicaciones de nuevas especies y registros a partir de muestras procedentes de esta región (Dalström, 2012, Alvear & Almeda, 2014, Alvear, *et al.*, 2015). La necesidad de conocer la magnitud y la diversidad de la orquideoflora presente en la cuenca hidrográfica del río Gaira en la Sierra Nevada de Santa Marta, motivó esta investigación, con cuya ejecución se pretendía obtener información de campo que permitiera elaborar un listado actualizado en nomenclatura y conceptos taxonómicos de las especies existentes como contribución al conocimiento de la composición florística local y del país.

Materiales y métodos

Área de estudio

La cuenca hidrográfica del río Gaira ocupa 104,6 km² en la vertiente nor-occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, departamento del Magdalena, Colombia. Se localiza entre 11°52'06" y 11°10'08" latitud norte, y 74°46'22" y 74°11'07" longitud oeste (Figura 1). Limita en el norte con la cuenca del río Manzanares, en el sur con la del río Toribio, en el este con la del río Guachaca y en el oeste con el mar Caribe. El curso del río corre en dirección

este-oeste y tiene una longitud de 32,53 km desde su nacimiento en la cuchilla de San Lorenzo, a 2.750 msnm, hasta su desembocadura en el mar, cerca del área urbana del corregimiento de Gaira.

Los factores que inciden en la aparición de los cambios temporales y espaciales del clima a lo largo de la cuenca son diversos; entre ellos se destacan la variación altitudinal y la orientación con respecto a la circulación de vientos (Pérez-Preciado, 1984). Los climas presentes van del cálido árido, cálido seco, cálido húmedo y templado muy húmedo al frío muy húmedo, y el clima cálido húmedo abarca la mayor extensión (Tamarís-Turizo & López-Salgado, 2006). En general, el régimen de distribución de la precipitación presenta tendencia unimodal-biestacional, climas secos y moderadamente húmedos (Rangel-Ch. & Carvajal-C., 2012); el período lluvioso se presenta de mayo a noviembre y el de menor pluviosidad entre diciembre y abril, y la mayor precipitación se concentra en octubre y noviembre con un promedio mensual variable según la altitud.

Los siguientes son los tipos principales de vegetación: en la región tropical hay ecosistemas de bosques espinosos secos de *Platymiscium pinnatum* y *Gyrocarpus americanus* y bosques ralos-cardonales de *Mimosa arenosa* y *Stenocereus griseus* (hasta los 400 msnm), y ecosistemas de bosques dominados por *Zygia longifolia* y *Virola sebifera* (hasta los 1.100 msnm). En la región subandina (hasta los 2.500 msnm), los bosques están dominados por *Cavendishia callista* y *Tovomita weddeliana*, y en la zona alta (2.700 msnm), por *Clusia multiflora* y *Weinmannia pinnata* (Rangel-Ch., 2012). Las zonas media y alta de la cuenca también se caracterizan por soportar selvas nubladas en donde es notorio un alto epifitismo (Cleef, *et al.*, 1984),

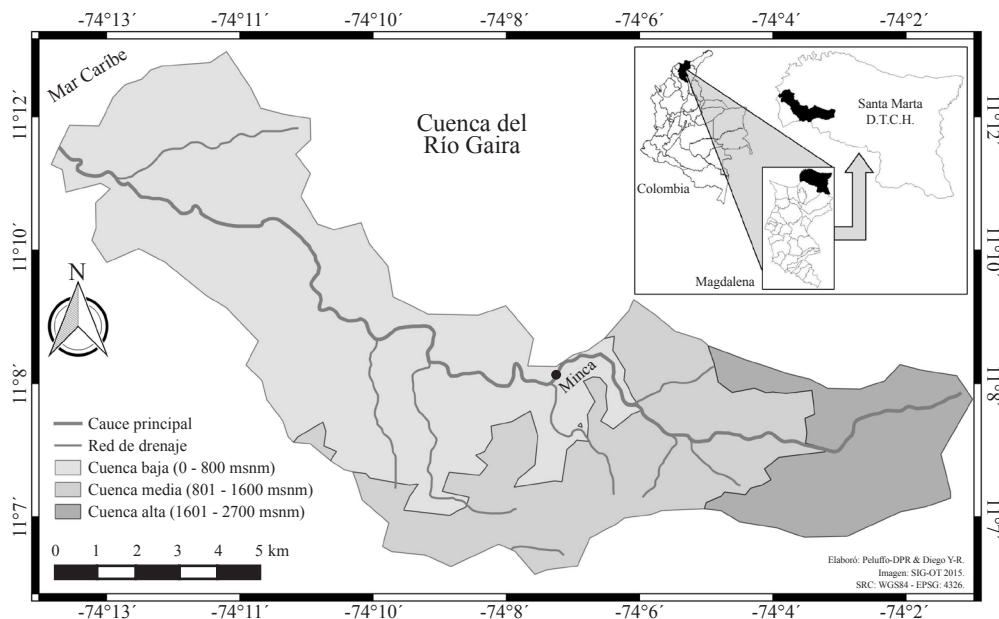


Figura 1. Localización de la cuenca del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia

así como un número relativamente grande de especies de plantas de distribución restringida (Carbonó & Lozano-Contreras, 1997, Alvear, *et al.*, 2015).

Muestras y trabajo taxonómico

Durante 2010 se hicieron recolecciones a lo largo de la cuenca del río Gaira. Algunas zonas se visitaron en distintas épocas para obtener la mayor cantidad de muestras en estado reproductivo. Para efectos del registro de la distribución altitudinal de las especies, la cuenca se subdividió en tres zonas: baja, con un rango altitudinal entre los 0 y los 800 msnm; media, entre los 800 y los 1.600, y alta, entre los 1.600 y los 2.700. Las muestras obtenidas se prensaron y procesaron de acuerdo con los estándares establecidos para preparar exicados, los cuales se depositaron en la colección del herbario UTMTC.

La determinación se hizo mediante la consulta de información especializada y la revisión de las colecciones del Herbario Nacional Colombiano – COL, el de la Universidad Javeriana – HPUJ, el de la Universidad de los Andes – ANDES y el de la Universidad del Magdalena – UTMTC. Se contó con la asesoría de especialistas de las colecciones visitadas y la colaboración de orquidólogos del Botanischer Garten München-Nymphenburg, del Orchid Herbarium of Oakes Ames, de la Universidad de Harvard y de la Universidad del Valle.

El tratamiento taxonómico siguió, en general, la clasificación propuesta por Chase, *et al.* (2015) y en la subtribu Maxillariinae se conservaron los géneros propuestos por Blanco, *et al.* (2007). Para la circunscripción de taxones específicos se asumió el concepto morfológico de especie y para la identificación se siguieron discontinuidades en los caracteres, principalmente florales, como la posición del labelo y su relación con la columna, y la presencia, la forma y la cantidad de estructuras anexas (crestas o callos), así como los atributos vegetativos, de hábitat (terrestre o epífitas) y de distribución.

Resultados

En la cuenca del río Gaira se registraron 115 especies distribuidas en 64 géneros, 19 subtribus y nueve tribus de Orchidaceae. Las especies pertenecían a tres de las cinco subfamilias en que se considera subdividida la familia (Anexo, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/244/1182>). El número de géneros correspondió a 23,25 % del total registrado para Colombia, y el de las especies, a 2,69 %.

Las tribus representadas fueron las siguientes: Cymbidiaceae (siete subtribus, 29 géneros y 46 especies), Epidendreae (cinco subtribus, 21 géneros y 50 especies), Cranichideae (tres subtribus, seis géneros y siete especies), Sobralieae (dos géneros y cuatro especies), Vandaeae (dos subtribus, dos géneros y tres especies), Orchideae (una subtribu, un género

y dos especies), Malaxideae (una subtribu, un género y una especie), Vanilleae (un género y una especie) y Pogonideae (un género y una especie).

Las subtribus con mayor riqueza fueron Pleurothallidinae (11 géneros y 22 especies), Onciinae (11 géneros y 20 especies) y Laellinae (siete géneros y 24 especies).

Los géneros más ricos fueron *Epidendrum*, con 13 especies, *Pleurothallis*, con seis, *Stelis*, con cinco, *Oncidium*, *Prosthechea* y *Trichocentrum*, con cuatro cada uno y *Scaphyglottis*, con tres.

De las especies encontradas en la cuenca del río Gaira, 77,39 % eran epífitas, 21,73 %, terrestres y una (0,86 %), semiescandente. En la zona baja (0-800 msnm) se encontraron 30 especies, distribuidas en 26 géneros: cuatro terrestres y 25 epífitas y una semiescandente. Las subtribus más diversas en este rango altitudinal fueron Onciinae y Laellinae, con cinco géneros y siete especies cada una.

En la zona media (800-1.600 msnm) se recolectaron 37 especies de 27 géneros: cinco terrestres y 32 epífitas. Las subtribus de mayor riqueza fueron Laellinae (cuatro géneros y 10 especies) y Maxillariinae (cuatro géneros y cinco especies).

En la zona alta (1.600-2.700 msnm) se encontraron 48 especies distribuidas en 25 géneros: 15 terrestres y 33 epífitas. Las subtribus con más riqueza fueron Pleurothallidinae (nueve géneros y 17 especies), Onciinae (tres géneros y seis especies) y Laellinae (dos géneros y seis especies).

Seis especímenes de los géneros *Acianthera*, *Cyrtopodium*, *Dichaea* y *Epidendrum*, no fueron identificados con certeza a nivel específico por no contar con evidencia suficiente para asignarles nombres.

Tres de las cuatro especies del género *Oncidium* que crecen en el río Gaira están catalogadas como especies bajo amenaza: *Oncidium gloriosum*, *O. naevium* y *O. nevadense*; la última de las tres es la única especie de Orchidaceae recolectada en este trabajo que se considera endémica para la Sierra Nevada de Santa Marta (Calderón-Sáenz, 2007) (Figura 2).



Figura 2. Flor de *Oncidium nevadense*

Discusión

Las cifras de especies y géneros de Orchidaceae registradas en este trabajo superaron las estimadas y mencionadas para la Sierra Nevada de Santa Marta (**Rangel-Ch. & Garzón, 1995, Rivera Díaz & Rangel-Ch., 2012, MADS & UNAL, 2015**); estos resultados, obtenidos en una porción del macizo montañoso equivalente a 1 % de su extensión y en una altitud inferior a 3.000 m, permiten conjeturar que la riqueza orquideológica registrada para la Sierra debe aumentar a medida que se amplíe la cobertura de la exploración en extensión y rango altitudinal, se intensifique el trabajo de recolección en zonas con escaso muestreo y se profundice el estudio del grupo en la región.

De las tres subfamilias presentes en el área de estudio, Epidendroideae tuvo casi la totalidad de la representación con 55 géneros (85,93 %) y 104 especies (90,43 %), lo que coincide con la riqueza del grupo en otras regiones tropicales. La subtribu Pleurothallidinae (Epidendroideae-Epidendreae) fue la más rica (11 géneros y 23 especies), característica que usualmente se presenta en el Neotrópico (**Bogarín, et al., 2014**).

Se registró un gran número de géneros uniespecíficos (64,06 %), condición que también se observó en el estudio de las orquídeas del valle geográfico del río Cauca (**Reina-Rodríguez, et al., 2010**), y en los géneros de la familia en Colombia (**MADS & UNAL, 2015**); sin embargo, es de destacar que *Lepanthes* y *Masdevalia* fueran uniespecíficos en la cuenca del Gaira cuando se cuentan entre los más ricos en el país (361 y 182 especies, respectivamente). Así mismo, siete de los géneros (*Epidendrum*, *Pleurothallis*, *Oncidium*, *Prosthechea*, *Stelis*, *Trichocentrum* y *Scaphyglottis*) acumularon 33,9 % de las entidades específicas registradas, y el más rico, *Epidendrum*, correspondió a 11,3 % de las especies, similar a lo observado para la familia en Colombia y en el Neotrópico.

Los resultados obtenidos indican afinidad con la flora orquideológica de Panamá. Si se exceptúan *Cyrtorchilum* y *Warreella*, los demás géneros de Orchidaceae presentes en la cuenca del río Gaira se encuentran en ese país y 43 especies son compartidas (**Bogarín, et al., 2014**). En observaciones anteriores se había registrado una marcada relación de la flora del sudeste de Panamá con la de Colombia, particularmente con el departamento del Chocó (**Bogarín, et al., 2013**). Sin embargo, se puede reconocer una afinidad incluso mayor con la flora de orquídeas de Venezuela (**Romero-González & Carnevali Fernández-Concha, 2000**), pues 74 especies son compartidas, así como todos los géneros presentes en ese país. La cantidad de taxones comunes sería indicio de una relación fitogeográfica en la flora integrada por géneros de origen andino y mesoamericano. La semejanza observada, no obstante, puede atribuirse al rango altitudinal de este estudio (fajas de vegetación basal y subandina), en el cual

no hay aislamientos marcados o interrupciones acentuadas entre las regiones del norte de Sudamérica comparadas, a diferencia de las franjas de vegetación de mayor altitud.

El 77,39 % de las especies encontradas en la cuenca del río Gaira era epífita, lo que es frecuente en esta familia (**Atwood, 1986**); las observaciones efectuadas en otras regiones tropicales también señalan comportamientos parecidos al aquí registrado (**Gravendeel, et al., 2004, Bogarín, et al., 2014**). La evolución del epifitismo en las Orchidaceae se ha esgrimido como una de las fuentes de su diversidad, sin embargo, todavía no hay consenso sobre la explicación de las causas de la especiación en el grupo, por lo que se requieren renovados esfuerzos investigativos para su esclarecimiento (**Tremblay, et al., 2005, Peakall, 2007, Philips, et al., 2012**).

En las zonas media y alta de la cuenca del río Gaira se encontró la mayor riqueza de especies (73,9 %), lo que es explicable si se considera que la variación topográfica se ha asociado a la diversidad de orquídeas (**Ackerman, et al., 2007; Ackerman, 2014**). Esto se ajusta a los hallazgos de una mayor diversidad de la familia en elevaciones entre los 1.500 y los 2.800 m (**Bogarín, et al., 2014**), y coincide con lo observado para epífitos vasculares en Colombia, cuyo pico de riqueza se da entre los 1.700 y los 2.600 m (**Krömer, et al., 2005**), faja altitudinal donde hay heterogeneidad de hábitats que se convierten en espacios propicios, especialmente en los ambientes de las selvas montañas nubladas.

En la zona baja de la cuenca, hacia la desembocadura del río, la cobertura vegetal tiene rasgos marcadamente xerófilos, atribuibles a la escasez de precipitaciones y a la acción de vientos secantes casi todo el año; sin embargo, allí se registró la presencia de *Encyclia cordigera*, *Caularthron bilamellatum*, *Dimerandra emarginata*, *Cohniella cebolleta*, entre otras, a pesar de que se podía prever la ausencia de miembros de la familia en esas condiciones de baja humedad ambiental. Las especies destacadas se distribuyen a lo largo del corredor árido costero de la llamada zona seca del Caribe (**Carbonó-Delahoiz, et al., 2013**), y también están presentes en la costa de Venezuela (**Leopardi, et al., 2009**), lo que corrobora la capacidad de adaptación de las especies de Orchidaceae a entornos cálidos y secos (**Ackerman, et al., 2007**).

En desarrollo de este trabajo solo se recolectó una Orchidaceae endémica en la cuenca del Gaira (*Oncidium nevadense*), pero la contribución crítica de otros investigadores permitió observar la fotografía del tipo de *Crossoglossa santamartana* Ormerod (depositado en el herbario NY), y determinar la existencia de otro endemismo (**Ormerod, 2013**), que no se encontró durante la exploración de campo. A pesar de esta adición, el registro de especies exclusivas resultó bajo frente al número total de endemismos de orquídeas registrado para la Sierra Nevada de Santa Marta, en donde se han documentado 32 (**MADS & UNAL, 2015**). Otras dos especies, no

endémicas, *Prescottia stachyodes* (Sw.) Lind. y *Dichaea dammeriana* Kraenzlin, también se determinaron mediante la observación de fotografías de los tipos de la colección de H. H. Smith. Para la primera se tuvo acceso a la imagen del tipo de *Prescottia smithii* Schltr. Y a la referencia de **Ayers & Boufford** (1988), y para la segunda, a la fotografía de un ejemplar rotulado como isosintipo, con lo que serían dos las adiciones a la lista general.

En general, las orquídeas tienen un valor ornamental que las hace apetecibles para coleccionistas y comerciantes, y las ha convertido en un grupo de plantas amenazadas (**Calderón-Sáenz**, 2007). Aunque la destrucción de hábitats debida a la intervención de los bosques constituye la amenaza principal, en la zona de estudio se extraen varias especies para ofrecerlas en venta, de manera que se requieren actividades puntuales de sensibilización sobre la conservación tanto de las especies como de los ambientes en los que crecen para contrarrestar el riesgo de afectar la estabilidad de la población de las orquídeas en la región.

Los estudios florísticos de las orquídeas en la Sierra requieren un mayor esfuerzo de recolección e investigación. Los resultados de la exploración de la cuenca del río Gaira indican que hay un conocimiento limitado de la flora de la región y que es necesario desplegar la capacidad requerida para entenderla a cabalidad. La recolección y el estudio en el ámbito local están plenamente justificados por la actualización del conocimiento sobre la distribución, la biología, la ecología, y la contracción y la expansión de poblaciones de la flora, que se logran con los hallazgos (**Prather, et al.**, 2004). Algunas dificultades inherentes a las características del grupo exigen dedicación, especialmente en la preparación de los especímenes (**Dressler**, 2005), de manera que puedan ser de utilidad para los estudios de taxonomía de esta familia.

Agradecimientos

A la memoria del padre Pedro Ortíz Valdivieso, insigne investigador de las orquídeas de Colombia, de quien recibimos valiosos conocimientos y sabios consejos. Expresamos nuestro reconocimiento especial a Gustavo Romero-González, Guillermo Reina-Rodríguez, Santiago Madriñán, Günter Gerlach y William Cetzal-Ix, por las valiosas recomendaciones e ingentes contribuciones científicas a este trabajo. Al Vicerrector de Investigaciones de la Universidad del Magdalena, José Henry Escobar, y a su equipo, por la siempre generosa y estimulante colaboración. A Héctor García-Quiñones, por el acompañamiento incondicional en todas las etapas del proyecto, y a los dos evaluadores anónimos cuyas correcciones, sugerencias e informaciones complementarias constituyeron aportes fundamentales para fortalecer el manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

Bibliografía

- Ackerman, J. D., Trejo-Torres, J. C., Crespo-Chuy, Y.** (2007). Orchids of the West Indies: Predictability of diversity and endemism. *Journal of Biogeography*. **34**: 779-786.
- Ackerman, J. D.** (2014). Rapid transformation of orchid floras. *Lankesteriana*. **13** (3): 157-164.
- Alvear, M. & Almeda, F.** (2014). Three new species of *Monochaetum* (Melastomataceae) from Colombia. *Phytotaxa*. **163** (1): 27-38
- Alvear, M., Ocampo, G., Parra, C., Carbonó, E., Almeda, F.** (2015). Melastomataceae of the Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia): Floristic affinities and annotated catalogue. *Phytotaxa*. **195** (1): 1-30.
- Atwood, J. T.** (1986). The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids. *Selbyana*. **9** (1): 171-186.
- Ayers, T. J. & Boufford, D. E.** (1988). Index to the vascular plant types collected by H. H. Smith near Santa Marta, Colombia. *Brittonia*. **40** (4): 400-432.
- Bernal, R., Gradstein, S. R., Celis, M.** (editores). (2015). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Recuperado de: <http://catalogoplantascolumbia.unal.edu.co>
- Blanco, M. A., Carnevali, G., Whitten, W. M., Singer, R. B., Koehler, S., Williams, N. H., Ojeda, I., Neubig, K. M., Endara, L.** (2007). Generic realignments in Maxillariinae (Orchidaceae). *Lankesteriana*. **7** (3): 515-537.
- Bogarín, D., Pupulin, F., Arrocha, C., Warner, J.** (2013). Orchids without borders: Studying the hotspot of Costa Rica and Panamá. *Lankesteriana*. **13** (1-2): 13-26.
- Bogarín, D., Serracín, Z., Samudio, Z., Rincón, R., Pupulin, F.** (2014). Un listado actualizado de las Orchidaceae de Panamá. *Lankesteriana*. **14** (3) – Supplement: 1-31.
- Calderón-Sáenz, E.** (editor). (2007). Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 6: Orquídeas, Primera Parte. Series Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander Von Humboldt-Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- Carbonó, E. & Lozano-Contreras, G.** (1997). Endemismos y otras singularidades de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Posibles causas de origen y necesidad de conservarlos. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **21** (81): 409-419.
- Carbonó-Delahoz, E., Barros-Barraza, A., Jiménez-Vergara, J.** (2013). Cactaceae de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **37** (143): 177-187.
- Chase, M. W., Cameron, K. M., Freudenstein, J. V., Pridgeon, A. M., Salazar, G., van den Berg, C., Schuitman, A.** (2015). An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **177**: 151-174.
- Cleef, A. M., Rangel Ch., O., van der Hammen, T., Jaramillo, R.** (1984). La vegetación de las selvas del transecto Buritacá. En: Estudios de Sistemas Tropicandinos 2. La

- Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) Transecto Buritacá-La Cumbre (van der Hammen & Ruíz Editores). Berlin-Stuttgart: J. Cramer.
- Cozzolino, S. & Widmer, A.** (2005). Orchid diversity: An evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution*. **20** (9): 487-494.
- Dalström, S.** (2012). A new *Cyrtorchilum* (Orchidaceae: Oncidiinae) from Sierra Nevada de Santa Marta in Colombia. *Lankesteriana*. **12** (3): 143-145.
- Dressler, R.L.** (2005). How Many Orchid Species? *Selbyana*. **26**: 155-158.
- Dodson, C. H.** (2003). Why are there so many orchid species? *Lankesteriana*. **7**: 99-103.
- Giraldo, G. & Betancur, J.** (2012). Guía de campo de las orquídeas de Santa María (Boyacá, Colombia). Serie de guía de campo del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia No. 9., 187 p.
- Gravendeel, B., Smithson, A., Slik, F. J. W., Schuiteman, A.** (2004). Epiphytism and pollinator specialization: Drivers for orchid diversity? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. **359**: 1523-1535.
- Kromer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein, A. Aceby** (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevation gradient in the Andes. *Journal Biogeography*. **32**: 1799-1809.
- Leopardi, C., Véliz, J., Cumana, L. J.** (2009). Orquideoflora preliminar de la península de Araya y áreas adyacentes, estado Sucre, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*. **32** (1): 159-177
- Martínez, C. & Ortiz, P.** (2010). Orquídeas Especies de Colombia. Bogotá D. C.: Villegas Editores.
- McCormick M. & Jacquemyn, H.** (2013). What constrains the distribution of orchid populations? *New Phytologist*. **202**: 392-400.
- MADS & UNAL.** (2015). Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y Universidad Nacional de Colombia. Plan para el estudio y la conservación de las orquídeas en Colombia. Textos: Betancur, J., H. Sarmiento-L., L. Toro-González & J. Valencia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Colombia; Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Ormerod, P.** (2013). Notes on Neotropical Liparoids (Orchidaceae: Malaxidae). *Harvard Papers in Botany*. **18**: 39-49.
- Ordóñez, J. & Montez-Pulido, C.** (2013). Orquideoflora de la reserva natural Quininí, Tibacuy, Cundinamarca, Colombia, y consideraciones para su bioprospección. *Orquideología*. **30** (1):18-33.
- Ortiz, P.** (1995). Orquídeas de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia. Corporación Capitalina de Orquideología.
- Ortiz Valdivieso, P. & Uribe Vélez, C. N.** (2015). Orquídeas, tesoro de Colombia. Bogotá D.C.: Da Vinci Publicidad y Medios & Cía. S en C.
- Otero, J. T. & Flanagan, N. S.** (2006). Orchid diversity-beyond deception. *Trends in Ecology and Evolution*. **21** (2): 64-65.
- Peakall, R.** (2007). Speciation in the Orchidaceae: Confronting the challenges. *Molecular Ecology*. **16**: 2834-2837.
- Pérez Preciado, A.** (1984). Aspectos climáticos de la Sierra Nevada de Santa Marta. En: Estudios de Sistemas Tropandinos 2. La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) Transecto Buritacá-La Cumbre (van der Hammen & Ruíz Editores). Berlin-Stuttgart, J. Cramer.
- Phillips, R. D., Kingsley, K. W., Peakall, R.** (2012). Low population genetic differentiation in the Orchidaceae: Implications for the diversification of the family. *Molecular Ecology*. **21**: 5208-5220.
- Prather, L. A., Álvarez-Fuentes, A., Mayfield, M. H., Ferguson C. J.** (2004). Implications of the decline in plant collecting for systematic and floristic research. *Systematic Botany*. **29** (1): 216-220.
- Rangel-Ch., J. O.** 2012. Ecosistemas del Caribe colombiano. En: Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia, Rangel-Ch. J. O. (editor). Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. p. 963-1009.
- Rangel-Ch., J. O. & Garzón, A.** (1995). Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). En: J. O. Rangel-Ch. (editor), Colombia Diversidad Biótica. Vol. I. Instituto de Ciencias Naturales. p. 155-170.
- Rangel Ch. J. O. & Carvajal-Cogollo, J. E.** (2012). Clima de la región Caribe colombiana. En: Colombia Diversidad Biótica XII: la región Caribe de Colombia, Rangel, Ch., J. O. (editor). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales. p. 67-129.
- Reina-Rodríguez, G. A., Ospina-Calderón, N. H., Castaño, A., Soriano, I., Otero, J. T.** (2010). Catálogo de las orquídeas del valle geográfico del río Cauca y su piedemonte andino bajo, sur-occidente colombiano. *Cespedesía*. **32** (90-91): 7-22.
- Rivera Díaz, O. & Rangel-Ch., J. O.** (2012). Diversidad de espermatofitos de la región Caribe colombiana. Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia, Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales. p. 199-317.
- Romero-González, G. A. & Carnevali Fernández-Concha, G.** (2000). Orchids of Venezuela: An Illustrated Field Guide. Second Edition. Armitano Editores. Caracas.
- Stevens, P. F.** (2015). Angiosperm Phylogeny Website. Version 13. Recuperado de: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Último acceso el 20 de mayo de 2015.
- Tamaris-Turizo, C. & López-Salgado, H.** (2006). Aproximación a la Zonificación Climática de la Cuenca del Río Gaira. *Rev. Intropica*. **3**: 69-76.
- Royal Botanic Gardens, Kew, Missouri Botanical Garden.** The Plant List. (2015). Versión 1.1. Recuperado de: www.theplantlist.org. Último acceso el 27 de mayo de 2015.
- Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., Calvo, R. N.** (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*. **84**: 1-54.
- The Royal Botanical Garden, Kew.** (2011). World Checklist of Selected Plant Families - WCSP. Recuperado de: <http://apps.kew.org/wcsp>. Último acceso el 28 de mayo de 2015.

Diagnosis and observations of a hybrid hummingbird (*Metallura tyrianthina* x *Agelaiocercus kingi*) in the Eastern Andes of Colombia

F. Gary Stiles*, José Oswaldo Cortés-Herrera

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Abstract

An unusual, strikingly colored male hummingbird present for several months in the Rogitama Biodiversity Reserve in Boyacá, Colombia created considerable media attention. It was initially suggested that the bird might represent the rediscovery of the Bogotá Sunangel, *Heliangelus zusii*. However, a later study of its DNA identified *H. zusii* as a member of a clade that includes *Agelaiocercus* and *Taphrolesbia*. Given the many differences in plumage from the Rogitama hummingbird, this hypothesis was rejected. Three hypotheses regarding its identity were examined in detail: it could represent an unusually colored male of *Agelaiocercus kingi*, a hybrid between two local species, or an undescribed species. We observed this bird's foraging and interactions with other hummingbirds, recorded its song and captured it to describe in detail its plumage and take morphological measurements, after which it was released. We rejected all hypotheses except that of a hybrid, and concluded that *A. kingi* and *Metallura tyrianthina* were its probable parents. In contrast to its plumage and morphometrics, its song was unlike those of its putative parents, possibly representing a transgressive character. The same may be true of the bluish coloration (termed "hybrid bluing") that characterized several hybrids between green-backed parental species, including the Rogitama hummingbird.

Key words: Colombia, interspecific hybrid, Rogitama reserve, transgressive character, Trochilidae.

Diagnosis y observaciones de un colibrí híbrido (*Metallura tyrianthina* x *Agelaiocercus kingi*) en la cordillera Oriental de Colombia

Resumen

Un extraño colibrí macho de colores llamativos, presente durante varios meses en la Reserva Natural Rogitama Biodiversidad de Boyacá, Colombia, suscitó considerable atención en los medios de comunicación. Inicialmente se sugirió que este individuo representaba el redescubrimiento de *Heliangelus zusii*, pero un estudio reciente de su ADN reveló que *H. zusii* era una especie dentro del clado que incluye a *Agelaiocercus* y *Taphrolesbia*. Dadas las numerosas diferencias entre el plumaje del holotipo de *H. zusii* y el colibrí de Rogitama, se rechazó esta hipótesis. Entonces, se consideraron en detalle las siguientes tres hipótesis sobre su identidad: podría tratarse de un macho de *Agelaiocercus kingi* con un plumaje anormal; de un híbrido entre dos especies de la región, o de una especie nueva sin describir. Se observó su comportamiento de forrajeo y su interacción con otros colibríes, se grabó su canto y, con el fin de describir su plumaje y tomar medidas morfométricas, se le capturó y después se le soltó. Se rechazaron todas las hipótesis excepto la que postulaba que se trataba de un híbrido, y se concluyó que sus padres probablemente pertenecían a *A. kingi* y *Metallura tyrianthina*. A diferencia de su plumaje y morfometría, su canto era diferente al de las dos especies parentales y posiblemente representaba un carácter transgresivo. Lo mismo podría afirmarse del color azul del plumaje, característico de varios híbridos entre especies de dorso verde, incluido el colibrí de Rogitama.

Palabras clave: Colombia, carácter transgresivo, híbrido intergenérico, Reserva Rogitama, Trochilidae.

Introduction

The Reserva Rogitama Biodiversidad is situated in the Eastern Andes of Colombia (5°47'N, 73°27'W) at an elevation of ca. 2530 m in the municipality of Arcabuco, department of Boyacá. This 29 ha reserve was purchased 32 years ago by Roberto Chavarro, at which time it consisted

mostly of highly degraded and eroded cattle pasture with a small patch of disturbed native oak forest. Since then, the Chavarro family has been engaged in restoring this habitat: first by planting resistant exotic trees to provide shade and improve the soil, then progressively reintroducing native vegetation, protecting the watercourses and improving remaining pastures with agroforestry techniques. In the

gardens around the house, they have planted various species with flowers visited by hummingbirds, especially *Fuchsia boliviana* and *Abutilon* species and varieties as well as native species including bromeliads, ericads and others, which has made this area a Mecca for hummingbirds. To date, over 100 species of birds have been recorded in the reserve, including 12 species of hummingbirds, of which the endemic and threatened Black Inca, *Coeligena prunellei* (locally called the “Príncipe de Arcabuco”) is among the most common (Chavarro 2009).

In October of 2011 a spectacular new hummingbird appeared that was unlike any species of the area or indeed, of Colombia. This bird (Figure 1) had the general aspect of a male sylph (*Agelaiocercus*) but was dark greenish-blue with a long, shining purple tail, a brilliant green crown and blue gorget. Immediately speculations abounded in the national ornithological community and shortly, in the national and international press and in the internet regarding the identity of the “Rogitama Hummingbird” – first with respect to its possibly representing the rediscovery of the Bogotá Sunangel *Heliangelus zusii* described by Graves (1993), never seen in the wild and categorized as “critically endangered” by BirdLife International (2001). Further speculation centered on the possibility of its being a new species or a hybrid. The bird remained at Rogitama for several months and well over 200 visitors saw it, with the last sighting in April 2012; it has not returned since. Here we present the results of our study of this bird, including its probable identity and observations on its behavior and vocalizations.

Methods and Materials

Field observations: JOCH made *ca.* 8 h of observations of the bird on eight visits between November 2011 and February 2012 from distances of 4-15 m, recorded its vocalizations on a Sony ICD-PX720 recorder and prepared sonograms with the Raven program. He also recorded vocalizations of a *Metallura tyrianthina* male at Rogitama in March 2011, and of a male *Agelaiocercus kingi* at Laguna Gervase in Arcabuco in April 2011 and made the corresponding sonograms of their songs.

Capture, plumage description and measurements: On 8-9 December 2011 FGS visited Rogitama with the object of capturing the bird to make a thorough description of its plumage and take detailed morphological measurements. The bird was duly captured in a mist net; its plumage colors were described with reference to the color swatches of Smithe (1971, 1975), and the following measurements were taken to the nearest 0.1 mm with a Tajima dial caliper:

length of exposed and total culmen; commissure width (between each corner of the mouth); height of the bill at the midpoint of the operculum; length of the chord of the folded wing; length of the tail from the insertion of the middle pair of rectrices, and the length of each rectrix from the same point; tarsus length; foot extension (the maximum extension of the foot with the claws firmly gripping the points of the calipers); and the chord of the hallux claw (see Stiles 2004, 2009 for further details). A tracing (planform) of the extended wing was taken and its length and maximum chord (width) measured with calipers, as above. The area of the planform was measured with a planimeter and the following aerodynamic parameters calculated: wing loading in g/cm², shape and aspect ratios, and wing taper (see Stiles *et al.* 2005 for details). The bird was weighed to the nearest 0.05 g with a 10 g Pesola spring scale, after which the bird was released. It flew to a nearby perch and preened for *ca.* 3 min and was seen feeding from the flowers of *Fuchsia boliviana* within 30 min and repeatedly thereafter.

Results

Description of the Rogitama Hummingbird: The long, deeply forked tail and brilliant crown and gorget indicate that the bird was an adult male. There were no signs of immaturity: it had no corrugations on the maxillary rhamphotheca and its central rectrices were rounded at the tip, not pointed as in many young hummingbirds and a reliable indicator of immaturity once the bill striations have been lost, which usually occurs within 2-4 months of fledging (FGS, pers. obs.). Viewed from above, the crown was dark green, tinged with blue (between 162A, Dark Green and 74, Cyanine Blue) but viewed from the front, the entire crown reflected brilliant pale green (nearest 162D, Opaline Green); from the nape and sides of the head to the upper tail-coverts, the dorsal plumage was very dark blue (near 74, Cyanine Blue) with a green sheen (darker than 62, Spectrum Green), the overall effect viewed from above dark greenish blue; the entire upperside of the tail was brilliant dark purple (near 172A, True Violet), the tips and borders of the rectrices reflecting brilliant blue (270, Ultramarine). The gorget was brilliant blue (between 65, Turquoise Blue and 67, Cerulean Blue), tapering posteriorly to a blunt point; the breast was dark blue-green like the dorsum but the feathers had narrow pale gray borders (near 85, Pale Neutral Gray) giving a grizzled appearance when viewed from slightly below; these borders were broader towards the abdomen, especially medially, but the blue-green bases were visible under closer inspection; the sides and flanks were dark green, lightly tinged with blue and with narrow gray borders; the thigh tufts were white, the lower tail-coverts bluish green (between 160, Parrot Green and 164, Cyan) with broad, sharply defined buffy borders (123, Clay Color). The underside of the tail was dark, dull purple (darker than 172A, True Violet). The greater coverts and inner remiges were dark brown (near 221A, Warm Sepia) with a purple gloss (172, True Violet), the primary

*Corresponding author:

F. Gary Stiles, fgstiles@unal.edu.co

Recibido: 7 de julio de 2015

Aceptado: 1 de septiembre de 2015



Figure 1. Four views of the Rogitama Hummingbird. **a.** perched in the understory; note the rather short bill; **b.** feeding while clinging to flower of *Fuchsia boliviana*: note bluish dorsal color, purple tail edged with blue; **c.** perched beside flower of *Abutilon* sp.; note colors of crown and gorget in good light; **d.** perched in understory, viewed from below; note how colors of underparts change with viewing angle and backlighting, and the strong feet. Photos: a and d, J. Oswaldo Cortés-H.; b and c, Jurgen Beckers.

coverts and outer primaries were blackish, the latter glossed purplish distally. The iris was dark brown (near 22, Burnt Umber); the bill was black, the tarsi and feet blackish (82, Blackish Neutral Gray), the soles paler gray (84, Medium Neutral Gray) (see Figure 1). The body mass was 4.55 g; the measurements were (in mm): exposed culmen 12.1, total culmen 14.5, commissure width 4.6, height of bill at midpoint of operculum 1.7, tarsus 5.5, foot extension 11.9, chord of hallux nail 3.6, chord of closed wing 63.7; the rectrices (measured from the insertion of the central pair) were 31.6, 35.0, 41.6, 54.0, 66.3; the outer rectrices were ca. 7.2 mm in width. A tracing of the extended wing was also taken; its length was 66.8, its maximum chord (width) was 22.0 mm; the area of the wing was 11.72 cm². Aerodynamic and shape parameters of wing were as follows: wing loading 0.194 g/cm²; wing shape (length/maximum width of extended wing) 3.036, aspect ratio 7.526, wing taper 0.248.

Identity of the Rogitama hummingbird: Initially, there were four possible hypotheses regarding the identity of the Rogitama hummer: 1) it represented *Heliangelus zusii*; 2) it was an abnormally colored individual of *Agelaiocercus kingi*; 3) it was a hybrid between two local species. Should hypotheses be rejected, one must consider 4) that it represented an undescribed species. We made comparisons of the measurements of the Rogitama bird with those of

samples of adult males of other putative parental species taken by FGS (unpubl. data) in the course of a study of hummingbird ecomorphology (Stiles 2004, 2008).

Hypothesis 1: *Heliangelus zusii*. Initially, speculation centered upon the possibility that the Rogitama bird represented the rediscovery of *Heliangelus zusii*. However, a detailed analysis of its plumage, in comparison with the description of *H. zusii* (Graves 1993) and photographs of the holotype of *H. zusii* kindly supplied by Gary Graves disclosed numerous differences leading to the rejection of this hypothesis. Among the salient differences were the much shorter bill of the Rogitama bird, the very different colors of the bright crown and gorget, secondaries and wing coverts, under tail-coverts, the color and pattern of the rectrices and the form of the secondaries (rounded vs. acuminate tips). Its tail was also definitely longer than the folded wing, the opposite from *H. zusii*.

Hypothesis 2: an abnormally colored male *Agelaiocercus kingi*. The form and pattern of the tail, gorget and crown clearly suggest *Agelaiocercus*, and the colors of the crown and gorget resemble fairly closely those of *A. kingi* males. However, the colors of the rest of the plumage differ strongly. The Rogitama bird was much smaller in virtually all dimensions measured than males of *A. kingi* (Table 1);

Table 1. Comparisons of measurements of the Rogitama hummingbird with the means, standard deviations and ranges for those of males of possible parental species: *Agelaiocercus kingi*, *Metallura tyrianthina* and *Rhynchomicron microrhynchum*.

Measurement	<i>A. kingi</i> ♂♂ (n=13)	<i>M. tyrianthina</i> ♂♂ (n=25)	<i>R. microrhynchum</i> ♂♂ (n=15)	Rogitama hummingbird
Exposed culmen	15.77 ± 0.85 (14.6-16.7)	10.86 ± 0.52 (10.1-11.8)	7.74 ± 0.52 (6.7-8.4)	12.1
Total culmen	18.61 ± 0.74 (17.7-20.3)	12.51 ± 0.62 (11.5-13.4)	10.21 ± 0.97 (8.9-11.4)	14.5
Comissure width	5.59 ± 0.16 (5.4-5.8)	4.54 ± 0.32 (4.1-5.0)	4.88 ± 0.30 (4.4-5.2)	4.6
Bill depth	1.88 ± 0.12 (1.7-2.0)	1.45 ± 0.09 (1.3-1.6)	1.54 ± 0.06 (1.4-1.6)	1.7
Length (chord) of closed wing	67.12 ± 2.39 (64.2-70.2)	56.19 ± 1.69 (53.0-59.3)	49.85 ± 1.49 (47.8-52.9)	63.7
Length of extended wing	72.94 ± 2.65 (67.7-74.5)	61.12 ± 1.66 (58.2-64.2)	54.18 ± 1.94 (50.9-57.8)	66.8
Maximum chord (width) of wing	23.31 ± 0.67 (22.2-24.3)	21.49 ± 0.77 (20.2-23.1)	17.97 ± 0.55 (17.1-18.9)	22.0
Form ratio of wing	3.129 ± 0.064 (3.041-3.234)	2.846 ± 0.073 (2.689-2.958)	3.015 ± 0.069 (3.049-3.204)	3.036
Aspect ratio of wing	7.773 ± 0.291 (7.241-8.322)	7.184 ± 0.286 (6.626-7.544)	7.503 ± 0.278 (7.04-8.09)	7.526
Wing loading	0.202 ± 0.007 (0.194-0.209)	0.165 ± 0.012 (0.142-0.183)	0.234 ± 0.010 (0.184-0.304)	0.194
Wing taper	0.242 ± 0.033 (0.187-0.287)	0.263 ± 0.040 (0.193-0.321)	0.245 ± 0.041 (0.223-0.262)	0.248
Wing area	13.689 ± 0.520 (12.66-14.36)	10.453 ± 0.713 (9.24-11.86)	7.829 ± 0.379 (7.36-8.48)	11.72
Tail length	122.59 ± 5.60 (113.3-130.3) n=10	37.58 ± 2.37 (34.2-42.2)	45.31 ± 1.17 (43.8-47.0) n=9	66.3
Width of outer rectrices	6.45 ± 0.21 (5.9-6.8) n=10	8.23 ± 0.24 (7.7-8.6) n=10	6.51 ± 0.19 (5.9-6.6) n=8	7.2
Tarsus length	6.18 ± 0.21 (5.9-6.4)	5.52 ± 0.24 (5.0-5.9)	6.07 ± 0.15 (5.8-6.4)	5.5
Foot extension	13.28 ± (12.5-14.3)	11.60 ± 0.35 (10.9-12.0)	11.99 ± 0.49 (11.1-12.7)	11.9
Chord of hallux nail	3.91 ± 0.26 (3.5-4.4)	3.64 ± 0.21 (3.2-4.0)	3.88 ± 0.23 (3.6-4.3)	3.6
Body mass	5.53 ± 0.27 (4.95-6.05)	3.42 ± 0.18 (3.1-3.7)	3.67 ± 0.23 (3.3-4.2)	4.55

nearly all of its measurements were well below the lower extremes (and of the 95% confidence intervals for the means) of the sample of *A. kingi*. We can therefore reject this hypothesis as well.

Hypothesis 3: a hybrid between two species present in the Rogitama region.- To show that the Rogitama hummingbird represents a hybrid, one must be able to identify its probable parents. Under this hypothesis, given that the inheritance of size and the details of color and pattern are undoubtedly polygenic in nature, the measurements of a hybrid should be

intermediate between those of the putative parents, and its colors and patterns should also be intermediate or a mosaic of features of these (Graves 1997). One parent almost certainly would have been *A. kingi*, given its overall similarity in male crown and gorget and the shape and pattern of its long, brilliant tail. Given that the measurements of the Rogitama bird are much smaller than those of *A. kingi*, the other parent would necessarily have been a considerably smaller species. There are five species of smaller hummingbirds recorded from Rogitama or nearby areas: *Chlorostilbon poortmannii*, *Adelomyia melanogenys*, *Chaetocercus mulsanti*, *Metallura*

tyrianthina and *Ramphomicron microrhynchum*. There are virtually no similarities between the plumage of the Rogitama bird and that of *A. melanogenys*, males of which are very bronzy on the dorsum and buffy, speckled with dusky below with a very different, well-marked facial pattern; they lack brilliant gorgets and crowns and have whitish-tipped rectrices. Similarly, there are virtually no points of similarity between the Rogitama hummingbird and *C. mulsanti*. *C. poortmannii* is much smaller in general, but its bill is actually longer than that of *A. kingi*, which immediately disqualifies it also as a possible parent (this is also the case with *C. mulsanti*).

The other two species do share several features of color and pattern with the Rogitama hummingbird and will be considered in detail. *M. tyrianthina* is uncommon at Rogitama, and while it has not been recorded there, *R. microrhynchum* is known from slightly higher elevations in the Natural Sanctuary of Iguaque, less than 10 km away and well within the range of seasonal movements of many highland hummingbirds in response to shifts in flower availability (cf. Gutiérrez 2005).

Nearly all measurements of the Rogitama hummingbird were intermediate between those of males of *A. kingi* and both putative parents (Table 1). We then compared the midpoints of the intervals between the mean measurements of males of each of these species with the corresponding

measurements of *A. kingi*, assuming that the most probable parent should have the midpoints closer to the corresponding measurements of the Rogitama bird (Table 2). In 13 of 18 cases the measurements of the Rogitama bird agreed more closely with the *A. kingi-M. tyrianthina* midpoint than with the *A. kingi-R. microrhynchum* midpoint, including nearly all measurements of the wing, tail and feet. Moreover, in three of the five measurements favoring *R. microrhynchum* (body mass, wing shape, bill depth), the differences were very slight; only in the two measurements of bill length did the *A. kingi-R. microrhynchum* midpoints fall appreciably closer to the bill measurements of the Rogitama bird. A further comparison of measurements was made using the relative values (dividing the linear measurements by the cube of body mass to correct for absolute differences in size (Stiles 2004, Stiles *et al.* 2005). Eight of ten comparisons (one indeterminate) again favored *M. tyrianthina*; only the *A. kingi-R. microrhynchum* midpoint for total culmen is closer to that of the Rogitama bird (Table 3). Thus, the measurement data clearly provide more support for the second parent of a possible hybridization with *A. kingi* being *M. tyrianthina*.

A number of plumage characters lend support to this conclusion. The color of the tail of the Rogitama bird is much closer to that of *M. tyrianthina*, and its undertail coverts are

Table 2. Comparison of the measurements of the Rogitama hummingbird with the midpoints of the intervals between the mean measurements of *Agelaiocercus kingi* and those of *Metallura tyrianthina* and *Ramphomicron microrhynchum* from table 1.

Measurement	Rogitama hummingbird	Midpoint interval <i>A. kingi-M. tyrianthina</i>	Midpoint interval <i>A. kingi-R. microrhynchum</i>
Exposed culmen	12.1	13.31	11.75*
Total culmen	14.5	15.56	14.41*
Comissure width	4.6	5.06*	5.23
Bill depth	1.7	1.66	1.71*
Length of closed wing	63.7	61.66*	58.49
Length of extended wing	66.8	67.03*	63.56
Maximum chord of wing	22.0	22.4*	20.64
Form ratio of wing	3.036	2.988	3.014*
Aspect ratio of wing	7.526	7.468*	7.638
Wing Area – cm ²	11.78	12.070*	10.759
Wing loading – g cm ⁻²	0.194	0.183*	0.218
Wing taper	0.248	0.250*	0.243
Tail length – adults	66.3	80.08*	81.16
Width of outer rectrices	7.2	7.34*	6.48
Tarsus length	5.5	5.85*	6.12
Foot extension	11.9	12.44*	12.64
Chord of hallux nail	3.6	3.77*	3.89
Body mass	4.55	4.48	4.60*

An asterisk indicates the midpoint closest to the respective measurement of the Rogitama hummingbird.

Table 3. Comparison of the relative measurements of the Rogitama hummingbird with the midpoints of the intervals between means for males of *A. kingi* and those of *M. tyrianthina* and *R. microrhynchum*.

Measurement	Rogitama hummingbird	Midpoint <i>A. kingi</i> - <i>M. tyrianthina</i> ♂	Midpoint <i>A. kingi</i> - <i>R. microrhynchum</i> ♂
Rel. exposed culmen	7.54	8.07*	6.98
Rel. total culmen	8.75	9.42	8.58*
Rel. commissure width	2.78	3.08*	3.17
Rel. bill height	1.03	1.02	1.04
Rel. folded wing length	38.44	37.64*	35.19
Rel. extended wing length	40.31	40.92*	38.25
Rel. tail length	40.01	47.01*	58.04
Rel. tarsus length	3.32	3.57*	3.72
Rel. foot extension	7.18	7.61*	7.66
Rel. hallux nail chord	2.17	2.32*	2.37

An asterisk indicates the midpoint closest to the respective measurement of the Rogitama hummingbird.

very similar to those of that species. The entire dorsum of male *R. microrhynchum* is uniform deep violet with no trace of green; in particular, there is little or no contrast between the body and tail colors. The dorsum of *M. tyrianthina* is green, in sharp contrast to the tail; however, **Graves** (1998) has noted that in several hummingbird hybrids, the dorsal green feathers are bluish, even when both parents had green dorsi, apparently due to alterations in melanin deposition (which produces the structural green color). The blue-green body color of the Rogitama bird could well be explained by such “hybrid bluing”, especially because **Graves** (1998) observed this in another hybrid between the same two species. The colors and patterns of the underparts of both species are quite similar, but the duller green feathers of the breast and abdomen of *M. tyrianthina* tend to have faint grayish fringes (more like those of the Rogitama bird), whereas these feathers in adult male *R. microrhynchum* have grayish bases.

Hypothesis 4: an undescribed species.- Although we failed to reject the hybrid hypothesis, we feel that this fourth hypothesis deserves some mention, if only to show why it also merits rejection. First, given the amount of study of birds in the general region of Rogitama, it is highly unlikely that such a striking “species” should have escaped detection. Several areas at similar elevations, with similar forest types (oak and high Andean forests) are within relatively short distances of Rogitama and have received much attention from numerous observers and collectors, most notably Iguaque National Biological Sanctuary, less than 10 km S of Rogitama. Some 40 km NE of Rogitama are Virolín National Natural Park and the Guanentá-Fonce Natural Reserve. The latter site in particular is at a similar elevation to Rogitama and has been the site of several intensive studies of hummingbirds in recent years. In neither of these sites has anything like the Rogitama hummingbird ever been

recorded. However, a “Bogotá” skin (without locality data) was reported by **Meyer de Schauensee** (1947) which, based upon the description supplied to him by Hno. Nicéforo, had plumage very similar to that of the Rogitama hummingbird and almost certainly represented another hybrid between the same two species. Unfortunately, this specimen cannot now be located.

Field observations of the Rogitama hummingbird:

Because observations of a bird like the Rogitama hummingbird had been made at distances of 200-300m from the house at Rogitama, it was suspected that two birds were present. However, these distances could be covered in a few seconds by a hummingbird in continuous flight, and at no time were two birds seen simultaneously. We therefore conclude that only a single individual was present at Rogitama.

The Rogitama hummingbird was observed feeding at five kinds of flowers (Table 4). Those of the introduced *Abutilon* spp. and varieties and *Fuchsia boliviana* were abundant and continuously available during the observation period, whereas those of native species either had short blooming periods (*Bejaria* sp., frequently visited only in December) or were relatively scarce, accounting for the few recorded visits. The Rogitama hummingbird visited *Abutilon* flowers by inserting its bill into the nectar chamber via spaces between the petal bases from the outside of the corolla, either while hovering or perching on the corolla. All visits to *Fuchsia* flowers were made by inserting the bill into holes at the base of the corollas made by *Diglossa* flower-piercers (although the bird sometimes may have done its own piercing), usually while perched on the flowers themselves with its strong feet but occasionally while hovering. It also used *Diglossa* holes to visit flowers of *Centropogon*. When a nearby twig provided a convenient perch, it sometimes visited these flowers while perched thereon. Thus, at these flowers it acted as a nectar thief, not contributing to pollination (no

Table 4. Numbers of visits by the Rogitama Hummingbird to flowers, observed between November 2011 and February 2012

Flower Species	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero
<i>Bejaria</i> sp.	12	123	23	14
<i>Clusia multiflora</i>	6	9	1	5
<i>Centropogon</i> sp.	3	2	0	0
<i>Fuchsia boliviana</i>	25	35	12	10
<i>Abutilon</i> spp.	205	123	52	104
Total Visits	251	292	88	133

pollen was noted on the bird's bill or plumage when it was captured). Typically, the bird visited several flowers during a feeding bout, then perched nearby before returning to forage. It ranged widely in the general area while foraging, and was never seen to defend particular flowers against other visitors. It also made short sallies from a perch to engage in intricate flycatching maneuvers in swarms of small flies, especially at midday on sunny days when these insects were most active; by contrast, flower visits were mostly concentrated in the morning or late afternoon hours.

The Rogitama hummingbird was not seen to defend a feeding territory, probably because dense aggregations of flowers were also visited and sometimes defended by larger, more dominant hummingbirds (*Colibri coruscans*, *Campylopterus falcatus* and *Coeligena prunellei*). When its visits coincided with theirs, the Rogitama hummingbird was quickly expelled and sometimes chased by these species. No interactions were observed between the Rogitama hummingbird and smaller hummingbirds (*A. melanogenys*, *C. poortmannii* and *C. mulsanti*), even when visiting adjacent flowers. Passerine nectarivores (*Diglossa humeralis* and *albilatera*, *Coereba flaveola*) were common to abundant at Rogitama and few interactions with the Rogitama hummingbird were seen, but in all cases the latter was attacked and quickly driven away from the flowers it was visiting.

For comparing the song of the Rogitama hummingbird with those of its putative parental species, we consider "song" to be a prolonged, more or less elaborate vocalization delivered from a perch. One might expect that the song of the Rogitama bird would be intermediate between those of its parent species, or to include elements of one or both of them. However, this is decidedly not the case (Figure 2). The song of *A. kingi* consists of a low-pitched introductory syllable, then a brief second syllable (ca. 6 kHz) followed by seven repetitions of a third syllable at 6-7 kHz, the last two louder and higher-pitched (ca. 8 kHz), a higher-pitched repetition of the second syllable (7-8 kHz) followed by three slower-paced repetitions of a down-slurred fourth syllable with a broader frequency range (ca. 10-6 kHz); the total duration of the song is ca. 1.3s. The song of *M. tyrianthina* is a more elaborate medley of 6 different syllable types, delivered over ca. 1.7s. These syllables mostly cover a broad frequency range with the dominant frequencies around 6-8

kHz. By contrast, the song of the Rogitama hummingbird is much simpler in structure, consisting of a prolonged (ca. 3 s), high-pitched trill or twitter involving rapid repetition (ca 12/s) of a single syllable type with a distinct first harmonic, that increases in intensity while decreasing in pitch from ca. 11 to 8 kHz, slowing from 12/s to 10/s over the final syllables. The single syllable type of this song does not correspond to any of the syllables of the songs of either parent species and the overall duration of the song is much longer than those of either parent.

Discussion

One of the prime requisites of hybridization among hummingbirds cited by **Banks & Johnson** (1961) was rarity of one or both parental species in the area, such that both might have difficulty in finding a conspecific mate. This appears to be the case at Rogitama, where both species (especially *A. kingi*) are very uncommon. Although *A. kingi* has been recorded to 3000 m, it is considered rare above 2500 m in the Colombian Andes (**Hilty & Brown** 1986). *M. tyrianthina* has been recorded as low as 1700 m in Colombia, but it is usually found above 2400 m (**Hilty & Brown** 1986) and most abundantly above ca. 2600m. The two species differ in behavior as well: *A. kingi* occurs more in forest canopy (especially males; females more often in the understory) and rarely is territorial, while *M. tyrianthina* occurs mostly at low to midlevels in forest but also in forest edges and matorral; males also are notably aggressive and frequently territorial at flowers (**Hilty & Brown** 1986, FGS pers. obs.). Therefore, the mating of a male *M. tyrianthina* with a female *A. kingi* would seem much more likely than the reverse on behavioral grounds.

Further support for this parentage of the Rogitama hummingbird is the study by **Graves** (1998) of a hybrid between *A. kingi* and *M. tyrianthina* from Venezuela. Its plumage was very similar to that of the Rogitama hummingbird, even including the "hybrid bluing" of the body plumage, in spite of its parents belonging to different subspecies from those of Colombia. **Graves** (op. cit.) also mentioned the description of a hybrid with very similar plumage by **Meyer de Schauensee** (1947), for which previous authors had suggested three different hypotheses of its parentage, including *A. kingi* x *R. microrhynchum*!

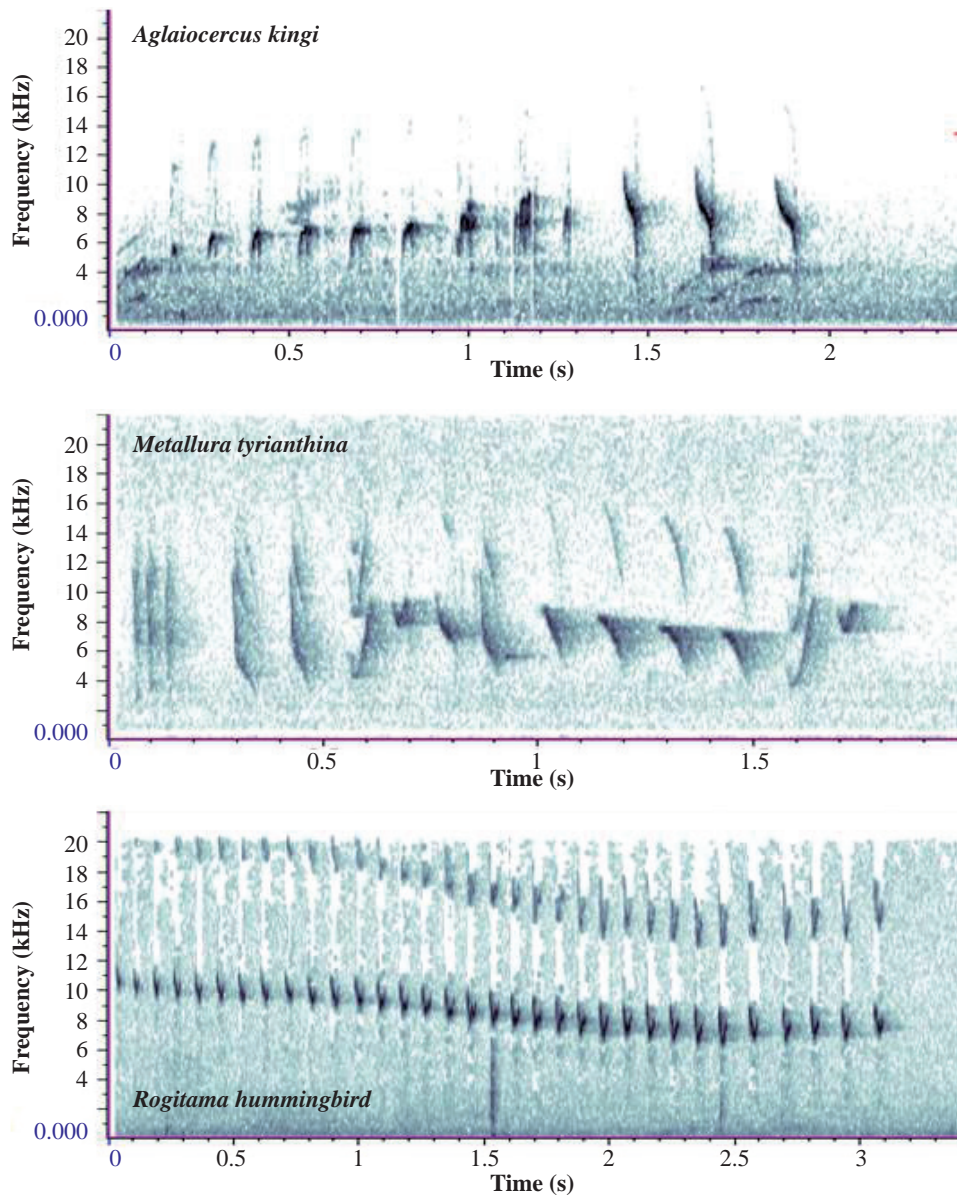


Figure 2. Songs of males of *Aglaiocercus kingi*, *Metallura tyrianthina* and the Rogitama hummingbird. Note the simpler structure and greater length of the song of the Rogitama hummingbird, and that the single repeated syllable of this song does not correspond to any of the elements of the songs of the parental species.

Although most instances of hybridization in hummingbirds have been determined from study skins, some recent cases have been discovered and studied “in vivo”, permitting comparisons of songs and displays of the hybrids with those of the parental species (e.g., Wells *et al.* 1978, Clark *et al.* 2012, 2013, Graves 2015). We observed nothing that could be construed as a courtship display by the Rogitama hummingbird; to judge from the fresh condition of its plumage with no signs of molt when captured, it had completed molt relatively recently and probably was not in breeding condition. Most forest hummingbirds of the upper Eastern Andes breed from about March through July or August (Hilty & Brown 1986, FGS pers. obs), so the departure

of the Rogitama hummingbird in April might have been motivated by its returning to the area where it was hatched (presumably at no great distance from Rogitama?). In any case, the fact that its song had virtually nothing in common with those of its parental species is of particular interest in that it apparently represents a “transgressive” character state (not present in either parental species), a condition rarely observed in hybrids (Graves 2006; see Wells *et al.* 1978 for an example in displays, Clark *et al.* 2013 for an example in plumage morphology). Wells *et al.* (op. cit.) suggested that such characters might represent states latent in the genome of one parent, inherited from its common ancestor with another species and only expressed

in the hybrid. However, the “hybrid bluing” of the Rogitama hummingbird and other crosses mentioned by **Graves** (1998) could also be interpreted as a transgressive character, for which the explanation of **Wells et al.** (op. cit.) seems unlikely.

Banks & Johnson (1961) also noted that hybridization in North American hummingbirds was between species of different genera and suggested that this reflected the fact that congeneric species occupied breeding ranges with little or no overlap, and that congeners might have developed stronger isolating mechanisms more recently in conjunction with geographical separation. They also suggested that alternatively, the genera of at least North American hummingbirds were oversplit. The recent phylogeny of the hummingbirds by **McGuire et al.** (2014) suggested only one lumping (of *Stellula* into *Selasphorus*) which did produce two instances of hybridization of congeners, but a number of instances of hybridization between congeners are known among South American hummingbirds (and several cases among undoubted congeneric species in North America have also come to light (e.g., **Wells et al.** 1978).

However, it does appear that most instances of hybridization in hummingbirds do involve genera and species in the same major clade, as is the case of the Rogitama Hummingbird (both parents are members of the “coquette” clade 3, cf. **McGuire et al.** (2014) and most other instances involve species in this clade, clade 7 (the “bees”, which include the North American species studied by **Banks & Johnson**), the “brilliant” of clade 4, the “emeralds” of clade 8 and possibly the hermits (clade 1). A comprehensive summary of avian hybridization (**McCarthy** 2009) disclosed that of 26 reported cases of intergeneric hybrids in hummingbirds, 21 involved genera in the same major clade. This may reflect in part the fact that different major clades may show different elevational distributions. Most members of the “coquette” clade occur at middle to high elevations in the Andes, whereas those of the “brilliant” are especially characteristic of middle elevations in this range and the “emeralds” and “hermits” are almost exclusively birds of the tropical lowlands (**Stiles** 2008). Another factor perhaps contributing to hybridization may be migration: among the “bees” of North America, the species breeding furthest north pass through the breeding areas of more southern species which may already be breeding, providing opportunities for interspecific matings. The promiscuous breeding system of hummingbirds, involving only brief contacts between male and female during courtship and copulation, may ultimately be responsible for the large number of reported hybrids in this family. Although numerous hybrids have been reported in groups frequently kept and bred in captivity (e. g., gallinaceous and psittacine birds, pigeons and doves, ornamental finches in at least two families), all hybrid hummingbirds were collected or observed in the wild.

Acknowledgments

First and foremost, we thank Roberto Chavarro and his family for their hospitality, including permitting us to observe and capture the Rogitama hummingbird. Their efforts in conservation and habitat restoration made this study possible. Gary Graves generously supplied photos of the type specimen of *Heliangelus zusii* and several references and made many helpful comments on the manuscript, as also did Alejandro Rico. We thank Jurgen Beckers for permission to use two of his photographs of the Rogitama hummingbird.

Conflict of interests

The authors declare no conflicts of interest of any kind.

Bibliography

- Banks, R. C. & N. K. Johnson.** 1961. A review of North American hybrid hummingbirds. *Condor* **63**: 3-28.
- Chavarro, R.** 2009. Rogitama biodiversidad. *BV News* **1**: 11-13.
- Clark, C. J., T. Feo & K. B. Bryan.** 2012. Courtship displays and sonation of a Broad-tailed x Black-chinned Hummingbird. *Condor* **114**: 329-340.
- Clark, C. J., T. Feo & W. van Dongen.** 2013. Sounds and courtship displays of the Peruvian Sheartail, Chilean Woodstar, Oasis Hummingbird and a hybrid Peruvian Sheartail x Chilean Woodstar. *Condor* **115**: 558-575.
- Graves, G. R.** 1993. Relic of a lost world: a new species of sunangel (Trochilidae: *Heliangelus*) from “Bogotá”. *Auk* **110**: 1-8.
- Graves, G. R.** 1997. Diagnoses of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae) 3. Parentage of *Lesbia ortoni* Lawrence. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **110**: 314-319.
- Graves, G. R.** 1998. Diagnoses of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae) 6. An intergeneric hybrid, *Agelaiocercus kingi* x *Metallura tyrianthina*, from Venezuela. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **111**: 511-520.
- Graves, G. R.** 1999. Diagnoses of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae) 8. A new hypothesis for the hybrid origin of *Zodalia glyceria* (Gould, 1858). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **112**: 491-502.
- Graves, G. R.** 2007. Diagnoses of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae) 16. Characters of a striking intergeneric hybrid (*Lampornis clemenciae* x *Calypte anna*) from Ramsey Canyon, Huachuca Mts., southeastern Arizona. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **113**: 6-25.
- Graves, G. R.** 2015. A primer of the hybrid zone of Jamaican streamertail hummingbirds (Trochilidae, *Trochilus*). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **128**: 111-124.
- Hilty, S. L. & W. L. Brown.** 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- McCarthy, E. M.** 2009. A handbook of avian hybrids. Oxford University Press, Oxford, UK.
- McGuire, J. A., C. C. Witt, J. V. Remsen, Jr., A. Corl, D. L. Rabosky, D.L. Altshuler & R. Dudley.** 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology* **24**: 1-7.
- Meyer de Schauensee, R.** 1947. New or little-known Colombian birds. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **99**: 107-126.
- Stiles, F. G.** 2004. Phylogenetic constraints upon morphological and ecological adaptation in hummingbirds (Trochilidae): why are there no hermits in the páramo? *Ornitología Neotropical* **15** (suppl.): 191-198.
- Stiles, F. G.** 2008. Ecomorphology and phylogeny of hummingbirds: divergence and convergence in adaptation to high elevations. *Ornitología Neotropical* **19** (suppl.): 511-519.
- Stiles, F. G., D. A. Altshuler & R. Dudley.** 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *Auk* **122**: 872-886.
- Wells, S., R. A. Bradley & L. F. Baptista.** 1978. Hybridization in *Calypte* hummingbirds. *Auk* **95**: 537-549.

Estructura de la población del cangrejo rey *Damithrax spinosissimus* en el Caribe colombiano

Néstor Hernando Campos¹, Ana Milena Lagos¹, Adriana Bermúdez², Edna Márquez³

¹CECIMAR, Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe, Santa Marta, Colombia

²Universidad de Cartagena

³Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Medellín, Colombia

Resumen

El estudio biológico y de población del cangrejo rey *Damithrax spinosissimus* es fundamental para establecer los planes de manejo de esta especie en el Caribe colombiano. Este estudio brinda información sobre las tallas, la proporción entre sexos y las relaciones biométricas de *D. spinosissimus* en tres islas del Caribe colombiano (Providencia, Rosario y Tintipán), la cual se recogió en muestreos mensuales llevados a cabo entre septiembre de 2011 y marzo de 2012. Se recolectaron 462 ejemplares en las islas. La proporción de sexos fue de 1:1, con 51,5 % de hembras y 48,4 % de machos. La proporción de hembras ovadas con respecto a las no ovadas también fue de 1:1. El promedio de la longitud del caparazón (LC) fue de 11,6 cm tanto en machos como en hembras, mientras que el ancho del caparazón (AC) fue de 11,9 cm en las hembras y de 12,1 cm en los machos. La longitud promedio del caparazón fue de 13,67±1,18 cm en Providencia, de 10,25±1,34 cm en Islas del Rosario y de 10,4 ± 1,14 cm en Tintipán. La relación entre la longitud y el ancho del caparazón se describió mediante la ecuación $LC = -0,393186 + 1,06755 * AC$, mientras que la relación entre el peso total (P) y la longitud del caparazón se describió mediante la ecuación $\ln P = -1,64254 + 3,36711 \ln LC$.

Palabras claves: biología, Caribe, cangrejo rey, *Damithrax*, estructura de poblaciones.

Population structure of the king crab *Damithrax spinosissimus* in the Colombian Caribbean region

Abstract

The biological and population study of the king crab *Damithrax spinosissimus* is essential to establish management plans for this species in the Colombian Caribbean region. This study provides information on size, sex ratio and biometric relationships of *D. spinosissimus* in three Colombian Caribbean islands (Providencia, Rosario and Tintipán), based on monthly surveys conducted between September 2011 and March 2012. A total of 462 individuals were collected. The sex ratio was 1:1 with 51.5% of females and 48.4% of males. Similarly, the proportion of ovigerous and non-ovigerous females was 1:1. The average shell length (LC) was 11.6 cm for both males and females, while the width of the shell (AC) was 11.9 cm for females and 12.1 cm for males. The average shell length was 13.67±1.18 cm in Providence, 10.25±1.34 cm in Islas del Rosario and 10.4±1.14 cm in Tintipán. The relationship between carapace length and width was described by the equation $LC = -0.393186 + 1.06755 * AC$, whereas the relationship between the total weight (P) and the carapace length was described by the equation $\ln P = -1.64254 + 3.36711 \ln LC$.

Key words: Biology, Caribbean, king crab, *Damithrax*, population structure.

Introducción

La superfamilia Majoidea presenta una distribución amplia en todos los mares del mundo (Cruz & Campos, 2000), y una gran diversidad dentro del infraorden Brachyura (Hultgren & Stachowicz, 2008). Este grupo de crustáceos braquiuros es importante por su papel como consumidores primarios y por su abundante contribución de larvas al zooplancton (Vélez, 1978). En el Caribe colombiano se han registrado aproximadamente 58 especies de Majoidae, sobre la mayoría de las cuales hay grandes vacíos de información en cuanto a los aspectos biológicos y a la estructura de tallas y de la fecundidad, entre otros (Cruz & Campos, 2000).

Damithrax spinosissimus (Lamarck, 1818) es un cangrejo de gran tamaño que habita en el Caribe, generalmente en aguas someras, hasta los 179 m de profundidad y en ambientes arrecifales, los cuales utiliza como refugio en muchas ocasiones (Williams, 1984). Su distribución se extiende desde Carolina del Sur, Estados Unidos, el Golfo de México hasta Nicaragua y desde las Antillas hasta Venezuela, incluido Colombia (Rodríguez & Hendrickx, 1992). En el

*Correspondencia:

Néstor Hernando Campos, nhcamosc@unal.edu.co

Recibido: 7 de julio de 2015

Aceptado: 5 de noviembre de 2015

Caribe colombiano se ha recolectado en las Islas del Rosario y de San Bernardo (Bermúdez, *et al.*, 2002). El nombre del género fue cambiado recientemente de *Mithrax* a *Damithrax* (Windsor & Felder, 2014).

Los estudios sobre esta especie en el Caribe se han centrado en su identificación, abundancia y distribución, así como en el desarrollo larval en condiciones controladas (Provenzano & Brownell, 1977) y en los hábitos de alimentación, pues se la considera una especie con gran potencial en la maricultura (Creswell, *et al.*, 1989). Sin embargo, la información sobre la especie en el Caribe colombiano es escasa en lo relativo a los aspectos biológicos y de poblaciones, pues los estudios se han limitado a la distribución y el registro de las especies en el área. La falta de información sobre la población y la fuerte presión pesquera que sufre esta especie motivó que en el 2002 se la incluyera en el Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia en la categoría de “vulnerable”, pero sin mayor información sobre el estado real de la población, al menos en las áreas donde se ha reportado la presencia de la especie (Bermúdez, *et al.*, 2002). Este estudio se propuso aportar, por primera vez en el Caribe colombiano, información sobre las tallas, la proporción entre sexos y las relaciones biométricas de *D. spinosissimus*, con miras a complementar los datos que permitan un manejo integral del recurso y la adopción de decisiones basadas en datos biológicos actualizados.

Materiales y métodos

El estudio se desarrolló en tres sitios diferentes en el mar Caribe colombiano: 1) Isla de Providencia, 2) Islas del Rosario e 3) Isla Tintipán. La Isla de Providencia está situada a 80 km al noroeste de San Andrés y a unos 220 km de Nicaragua. El Archipiélago de Islas del Rosario se encuentra localizado a 46 km al suroeste de la ciudad de Cartagena de Indias, en la costa norte colombiana, y la Isla Tintipán es la más grande de las islas costeras que conforman el Archipiélago de San Bernardo en el golfo de Morrosquillo, a 50 km al suroeste de Cartagena de Indias (Figura 1).

Los ejemplares de *D. spinosissimus* se recolectaron mensualmente durante el día en Providencia e Islas del Rosario entre septiembre de 2011 y marzo de 2012, mientras que en Isla Tintipán se recolectaron solo durante los meses de febrero y marzo de 2012, debido a que se desconocía la presencia de esta especie en el área.

Durante el estudio se recolectaron 462 individuos, con un promedio de 42 por mes. Los individuos se capturaron mediante buceo a pulmón libre.

Los ejemplares se separaron por sexos y estadio de desarrollo, teniendo en cuenta la forma del abdomen y su grado de adherencia a la cavidad ventral del tórax según el criterio empleado para la especie *Mithraculus forceps* (Hernández-Reyes, *et al.*, 2001). Los machos se agruparon en juveniles y adultos, mientras que las hembras se clasificaron en hembras juveniles, hembras adultas y hembras ovadas. Además, a

cada ejemplar se le midió la longitud (LC) y el ancho del caparazón (AC) con ayuda de un calibrador, y se pesaron (P) y fotografiaron (cámara Canon) para luego devolverlos vivos al medio.

Con los datos de las tallas se hicieron diagramas de distribución de frecuencias y comparaciones entre las distribuciones mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, y también se aplicaron análisis estadísticos descriptivos para observar el comportamiento de las variables. Las variaciones entre las categorías sexuales, espaciales y temporales de la variable LC se compararon mediante el análisis de la varianza (ANOVA) de una vía para cada categoría (Sokal & Rohlf, 1995). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se comprobaron mediante la gráfica de los residuos, y con el test de Shapiro-Wilks y la prueba de Levene, respectivamente (Sokal & Rohlf, 1995). Para comparar la longitud del caparazón (LC) por sexos, y espacial y temporalmente, se aplicó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas ni siquiera después de la transformación de los datos.

Para determinar la proporción entre sexos en el Caribe colombiano en las localidades y en función del tamaño, se empleó la ecuación establecida por Creasey, *et al.* (1997):

$$S0 = (M - H) / (M + H),$$

dónde M corresponde al número de machos en la muestra y H al número de hembras en la muestra; los valores cercanos a 0 indican proporciones iguales, los valores negativos indican más hembras que machos y los valores positivos, más machos que hembras.

Con el fin de establecer las diferencias en las proporciones entre machos y hembras, y entre hembras ovadas y el total de hembras, se utilizó el estadístico de chi al cuadrado, tomando como proporciones esperadas 1:1 y 0,5:1 (Merchán-Cepeda, *et al.*, 2009).

La relación entre las variables de longitud y ancho del caparazón se determinó mediante el análisis de regresión lineal descrito por las siguientes ecuaciones (Arana, 2000):

$$LC = a + b * AC \text{ y } AC = a + b * LC,$$

donde LC corresponde a la longitud del caparazón en cm y AC a su ancho, también en cm; a es la constante de regresión, y b, el coeficiente de la regresión.

La determinación de la relación entre longitud y peso (determinación del crecimiento alométrico), se hizo mediante la determinación de la constante de alometría b para cada relación:

$$P = a * AC^b \text{ y } P = a * LC^b,$$

donde P es el peso total en g, LC es la longitud del caparazón en cm, AC su ancho en cm y a y b son los parámetros de la regresión. Se empleó también la linealización del modelo:

$$\ln P = a + b \ln AC \text{ y } \ln P = a + b \ln LC,$$

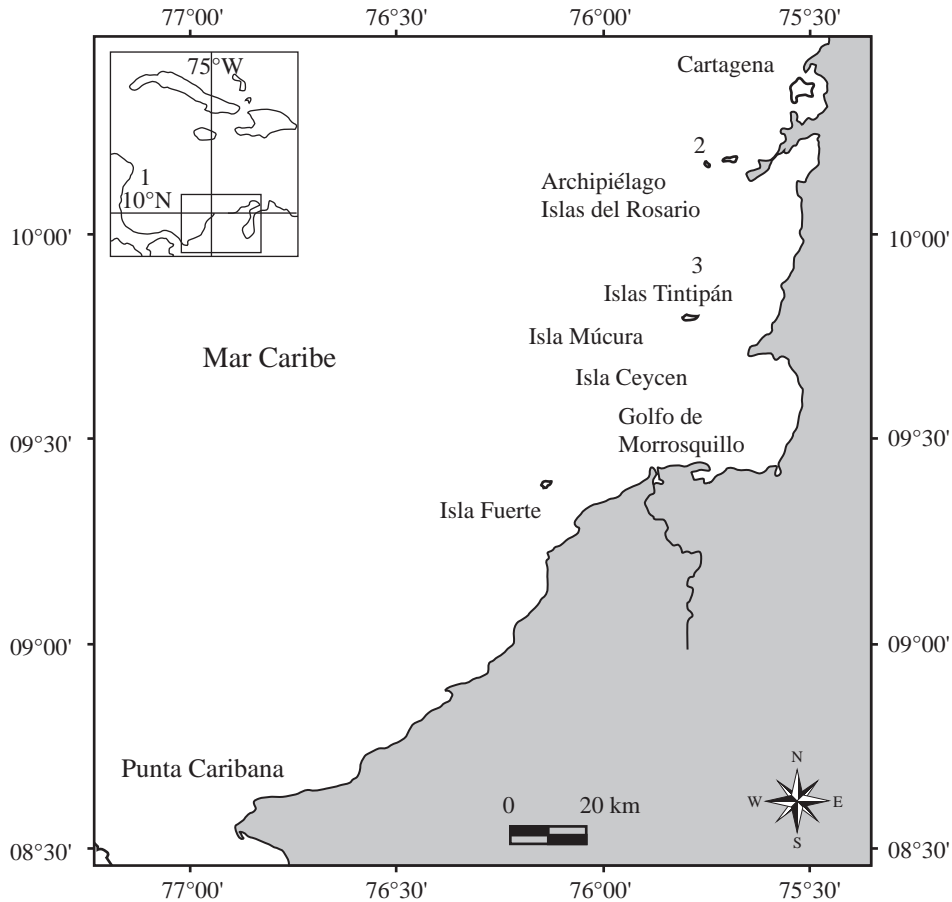


Figura 1. Localización de los sitios de muestreo en el Caribe colombiano, de ejemplares de *Damithrax spinosissimus*: 1 Isla de Providencia. 2 Islas del Rosario. 3 Isla Tintipán

con lo que los valores de *b* mayores a 3 indicaban un crecimiento positivamente alométrico, los menores a 3, un crecimiento alométrico negativo, y los iguales a 3, una condición de isometría (Huxley, 1950; Pinheiro & Fiscarelli, 2009).

Resultados

En la tabla 1 se presenta el número de individuos recolectados por sitio de muestreo y clasificados por sexos y estado de desarrollo. En Providencia se recolectó el mayor número de ejemplares, con una mayor proporción de hembras (126), seguido por Islas del Rosario con 76 e Isla Tintipán con 36. Por el contrario, el mayor número de machos se capturó en Islas del Rosario, con 109 ejemplares. Del total de ejemplares recolectados, el mayor porcentaje correspondió a los machos adultos de Islas del Rosario, seguido por las hembras ovadas de Providencia. También en Islas del Rosario se capturó el mayor número de ejemplares inmaduros: 16 machos y 12 hembras juveniles. En todas las estaciones el mayor número de ejemplares recolectados correspondió a los machos adultos, con 201, sin embargo, al agruparlos por sexos, e independientemente del grado de desarrollo, el número fue ligeramente mayor

para las hembras (238), lo que indica una leve diferencia de la proporción 1:1 ($X^2=0,21$; $p>0,05$, ecuación de Creasey= $-0,03$).

Estructura de las poblaciones

De los 462 ejemplares de *D. spinosissimus* analizados, 51,50 % correspondió a hembras y 48,40 % a machos. En promedio, las hembras y los machos presentaron valores similares con respecto a la longitud, mientras que el ancho y el peso en los machos mostró un valor promedio mayor que en las hembras, lo que evidencia un leve dimorfismo sexual con respecto a estas variables (Tabla 2).

La distribución de frecuencias de tallas para el total de los individuos recolectados en el Caribe colombiano no presentó una distribución normal (Kolmogorov-Smirnov: $P=0,000$; $p<0,05$). La longitud promedio del caparazón de los ejemplares de *D. spinosissimus* fue de $11,64\pm 2,09$ cm y el rango de la longitud se situó entre 5,4 y 16 cm; sin embargo, la mayoría de individuos presentaron tallas entre los 9 y 15 cm, siendo pocos los individuos de tallas pequeñas. Con respecto al ancho del caparazón, el promedio estuvo en $12,01\pm 2,80$ cm, mientras que el rango estuvo entre 1,5 y 11,71 cm. El peso promedio fue de $883,44\pm 603,62$ g.

Tabla 1. Número de ejemplares de *Damithrax spinosissimus* recolectados, por lugar de muestreo y grupos de desarrollo.

	Providencia		I. Rosario		I. Tintipán		Total	%
	Total	%	Total	%	Total	%		
Machos juveniles	1	0,5	16	8,6	6	7,0	23	5,0
Machos adultos	64	33,5	93	50,3	44	51,2	201	43,5
Hembras juveniles	1	0,5	12	6,5	-	-	13	2,8
Hembras adultas	35	18,3	33	17,8	13	15,1	81	17,5
Hembras ovadas	90	47,1	31	16,8	23	26,7	144	31,2
Total	191		185		86		462	100,0

Tabla 2. Valores promedio por sexos de la longitud (LC) y ancho del caparazón (AC) en centímetros y peso total (P) en gramos de *Damithrax spinosissimus* en el Caribe colombiano.

Sexo	Variable	X	SD	Máximo	Mínimo
Hembras	LC (cm)	11,6	2,06	15,5	6,5
	AC (cm)	11,9	2,24	17,1	6,5
	P (gr)	840,1	526,90	3100	110
Machos	LC (cm)	11,6	2,13	16	5,4
	AC (cm)	12,1	2,32	17	6,2
	P (gr)	929,5	673,92	3800	1200

Tallas por sexo

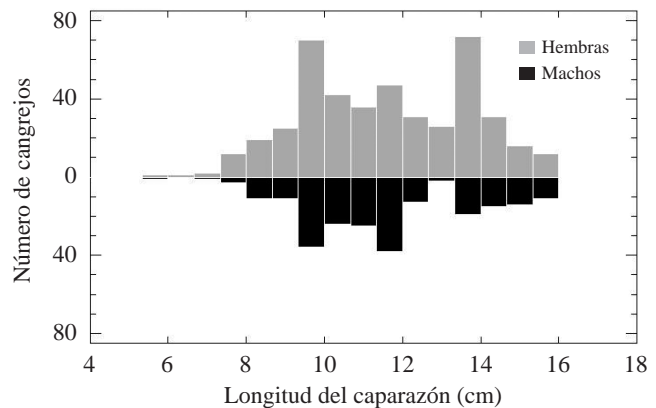
La distribución de la frecuencia de las tallas de los sexos combinados con respecto a la longitud del caparazón en los sitios de muestreo, no fue normal (Kolmogorov-Smirnov: $P=0,000$; $p<0,05$) (Figura 2). Se destaca que las frecuencias en las que se presentó el mayor número de individuos fue similar en los dos sexos (9,3–10,0 y 11,3–12,0 cm), con excepción de la frecuencia de 13,3–14,0 cm, que fue más abundante en las hembras.

La mayoría de las frecuencias de talla fue siempre superior en las hembras adultas (ovadas y no), y en algunos casos duplicaron el número de machos (Figura 2). Por el contrario, en las tallas más pequeñas solo se recolectaron machos inmaduros (<6 cm).

A pesar de estos resultados y en lo tocante a la distribución por sexos, no se encontraron diferencias significativas entre la longitud promedio del caparazón de las hembras ($11,68\pm 2,06$ cm) y de los machos adultos ($11,62\pm 2,12$ cm) (Kruskall-Wallis: $P=0,815$; $p>0,05$). Sin embargo, cuando se compararon hembras y machos juveniles se encontraron diferencias significativas en la longitud del caparazón (ANOVA: $P=0,029$; $p<0,05$) (Tabla 3).

Estructuras espacial y temporal de tallas en el Caribe colombiano

La distribución mensual de las tallas del cangrejo *D. spinosissimus* para el Caribe colombiano (Figura 3) varió entre 5,5 y

**Figura 2.** Distribución de frecuencia tallas por sexos de *Damithrax spinosissimus* en el Caribe colombiano.

15,5 cm, rango que se encuentra con frecuencia; sin embargo, en todos los meses fueron más abundantes las tallas grandes, en el rango de 10,0 a 14,5 cm. Las mayores tallas promedio se presentaron en los meses de septiembre ($12,36\pm 1,54$ cm) y octubre ($12,96\pm 1,96$ cm) de 2011 y de enero de 2012 ($12,03\pm 2,17$ cm), mientras que en los meses de febrero ($11\pm 2,05$ cm) y marzo ($11,13\pm 1,92$ cm) de 2012 se presentaron menores longitudes promedio de caparazón debido, probablemente, al efecto de las condiciones climáticas de la época (influencia de los vientos alisios) en las poblaciones, lo que provoca migraciones a zonas más profundas en busca de condiciones más estables y de menor influencia de los vientos.

El valor promedio de las tallas aumentó en los meses finales de la época de lluvias y comienzo de la época seca, registrándose un aumento de tallas con el incremento de la descarga de aguas de escorrentía, lo que posiblemente favoreció una mayor disponibilidad de nutrientes y un crecimiento de los tapetes algales (Figura 3).

Tallas por localidad

Al comparar las tallas promedio de *D. spinosissimus* entre las localidades, se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los ejemplares de Providencia y los de Islas de Rosario y Tintipán (Kruskall-Wallis: $P=0,00$; $p<0,05$) (Figura 4).

En el Tabla 4 se presentan los resultados de la comparación entre las tres áreas de muestreo. De acuerdo a estos resultados, hubo diferencias notorias en la estructura de las tallas entre Providencia y las poblaciones de Islas del Rosario y de la Isla de Tintipán.

En la Figura 5 se muestra la distribución de frecuencias de la longitud del caparazón del cangrejo rey del Caribe por sitio de muestreo. Las frecuencias de tallas no se ajustaron a distribuciones normales en las poblaciones de Providencia

(Kolmogorov-Smirnov: $P=0,021$; $p<0,05$), de Islas del Rosario (Kolmogorov-Smirnov: $P=0,007$; $p<0,050$) y Tintipán (Kolmogorov-Smirnov: $P=0,018$; $p<0,05$). En Providencia la mayoría de los ejemplares recolectados presentaron tallas superiores a 10 cm, en Islas del Rosario las mayores frecuencias correspondieron a las tallas intermedias (<10 y 12 cm) y la talla máxima estuvo bien representada. Por último, en Tintipán predominaron las tallas menores.

Tabla 3. Información de ANOVA para la comparación entre machos y hembras juveniles de *Damithrax spinosissimus* en el Caribe colombiano.

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
Entre grupos	3,7582	1	3,7582	5,17	0,0298
Intra grupos	23,2594	32	0,726858		
Total (Corr.)	27,0176	33			

En Providencia la longitud promedio del caparazón de los ejemplares fue de $13,67\pm 1,18$ cm (rango: 5,4 cm-16 cm); el ancho promedio del caparazón fue de $14,20\pm 1,32$ cm (rango: 5,4-17,1 cm); el peso promedio fue de $1.434,13\pm 560,46$ g. En Islas del Rosario la longitud promedio del caparazón de los individuos fue de $10,25\pm 1,34$ cm, el ancho promedio del caparazón fue de $10,56\pm 1,58$, mientras que el peso promedio de los individuos fue de $502,27\pm 213,14$ g. Por último, la talla promedio de los ejemplares recolectados en Tintipán fue de $10,11\pm 0,97$ cm (8,0-12,5 cm) y el peso promedio fue de $493,14\pm 173,41$ g.

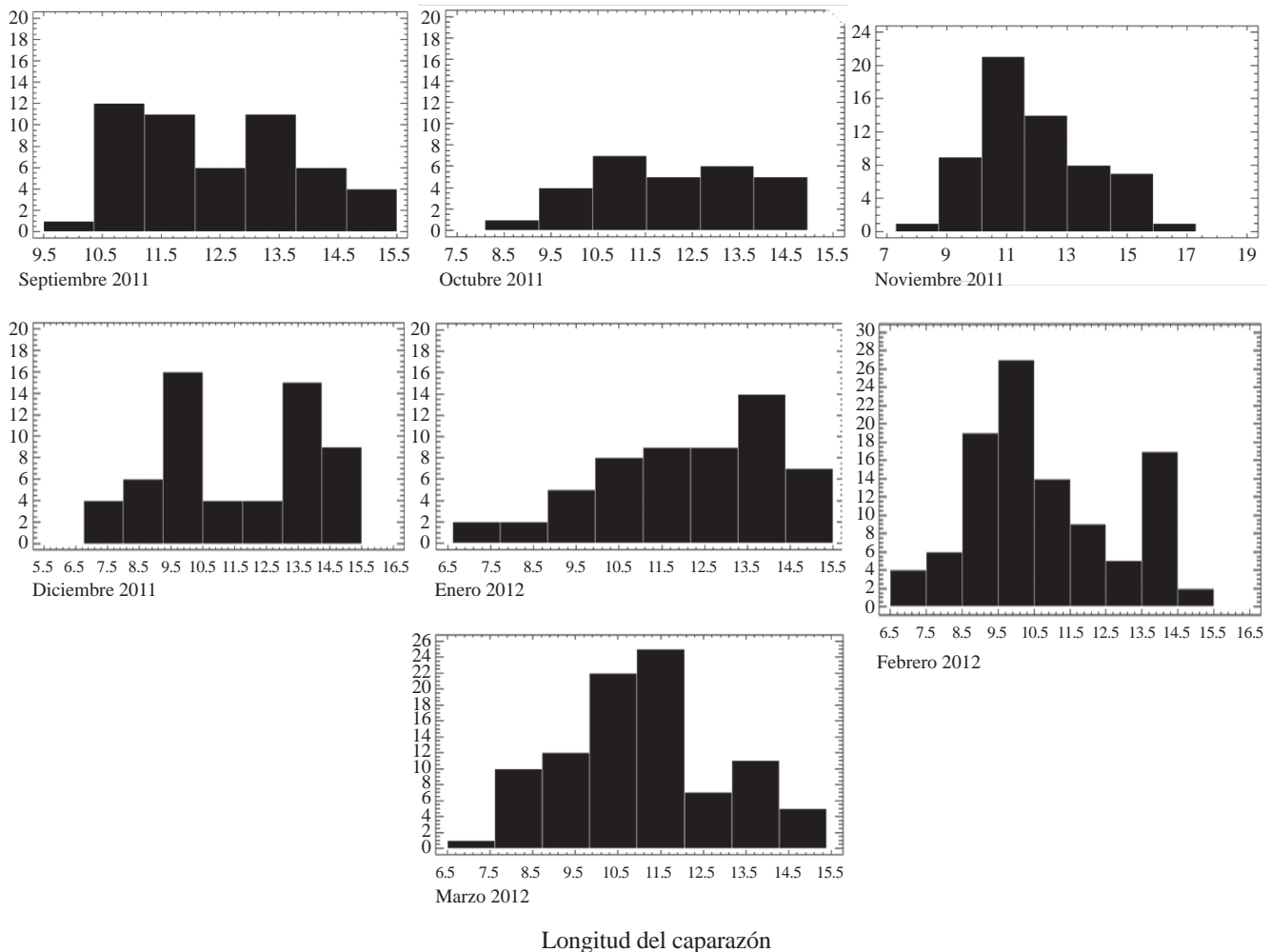


Figura 3. Distribución mensual de frecuencias de tallas en machos de cangrejo rey del Caribe, septiembre 2011 a marzo 2012.

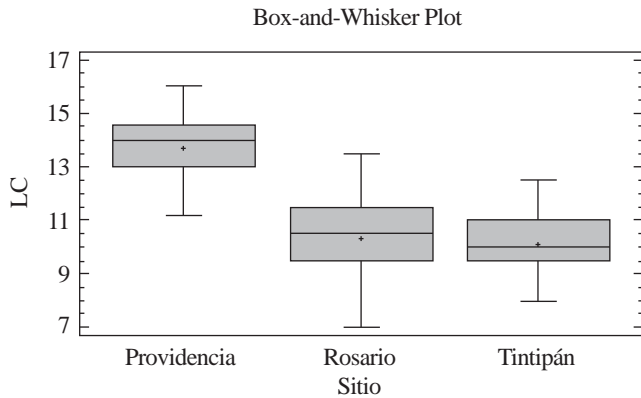


Figura 4. Comparación de la Longitud del caparazón entre las áreas muestreadas en el Caribe colombiano.

Tabla 4. Comparación entre las poblaciones del cangrejo rey del Caribe, *Damithrax spinosissimus*, en las tres localidades de muestreo (P): Providencia, (R): Rosario y (T): Tintipán, de acuerdo a la prueba de múltiples rangos LSD.(*): Indica una diferencia.

Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
P - R	*	3,26736	0,336596
P - T	*	3,7222	0,378654
R - T	*	0,454839	0,450616

Al comparar la longitud del caparazón por sexo se observaron diferencias significativas entre hembras y machos en Providencia (Kruskall-Wallis: $P=0,00$; $p<0,05$) (Figura 6A); en Islas del Rosario (Kruskall-Wallis: $P=0,00$; $p<0,05$) (Figura 6B) y en Tintipán (ANOVA: $P=0,001$; $p<0,05$) (Figura 6C). En las tres localidades la longitud del caparazón de los machos (Providencia: 10,6-16 cm; Islas del Rosario: 7,3-13,5 cm; Tintipán: $10,44\pm 0,97$ cm) fue mayor que el de las hembras (Providencia 10,69–15,5 cm; Islas del Rosario: 6,5-12 cm; Tintipán: $9,64\pm 0,84$ cm). La longitud promedio del caparazón en los machos fue de $10,59\pm 1,3$ cm, mayor que las tallas de las hembras ($9,57\pm 1,37$ cm).

Relación entre la longitud y el ancho del caparazón

Se determinó la relación entre la longitud y el ancho del caparazón. En la Figura 7 se presenta la relación para el total de los individuos analizados (A), separados por sexos (B y C), y se incluyen las ecuaciones utilizadas para describirla, así como el coeficiente de correlación.

El análisis se ajustó a una regresión lineal, lo cual confirmó la relación de las dos variables en la población total o separada por sexos, por lo que solo se tuvo en cuenta la longitud para los análisis. *D. spinosissimus* presentó una relación estadísticamente significativa entre la longitud y el ancho del caparazón, con un coeficiente de correlación de 0,98 y un coeficiente de determinación (R^2) de 96,1 % (Figura 7A).

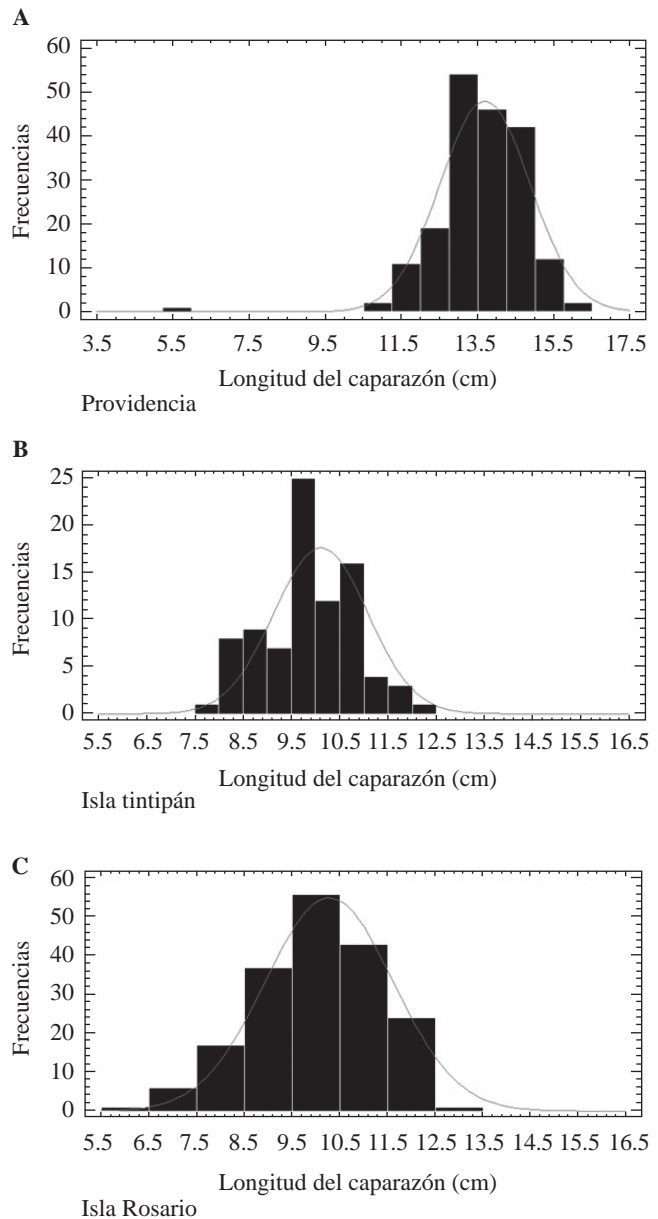


Figura 5. Distribución de frecuencias de la longitud del caparazón de cada una de las localidades muestreadas. A. Providencia, B. Islas del Rosario C. Isla Tintipán.

La relación entre la longitud y el ancho del caparazón para hembras y machos fue similar, con valores de R^2 de 95,6 y 95,9 %, respectivamente, y una relación significativa entre las variables ($P=0,000$; $p<0,05$) en hembras y machos (Figuras 7B y C).

La relación de LC y AC de *D. spinosissimus* por sitio de muestreo fue directa ($P=0,000$; $p<0,05$). Para Providencia se obtuvo la siguiente ecuación: $AC=0,056+1,0323*LC$, y un coeficiente de correlación de 0,91; para Islas del Rosario la ecuación que describe la relación de las dos variables fue: $AC=-1,1698+1,1433*LC$, y el coeficiente de

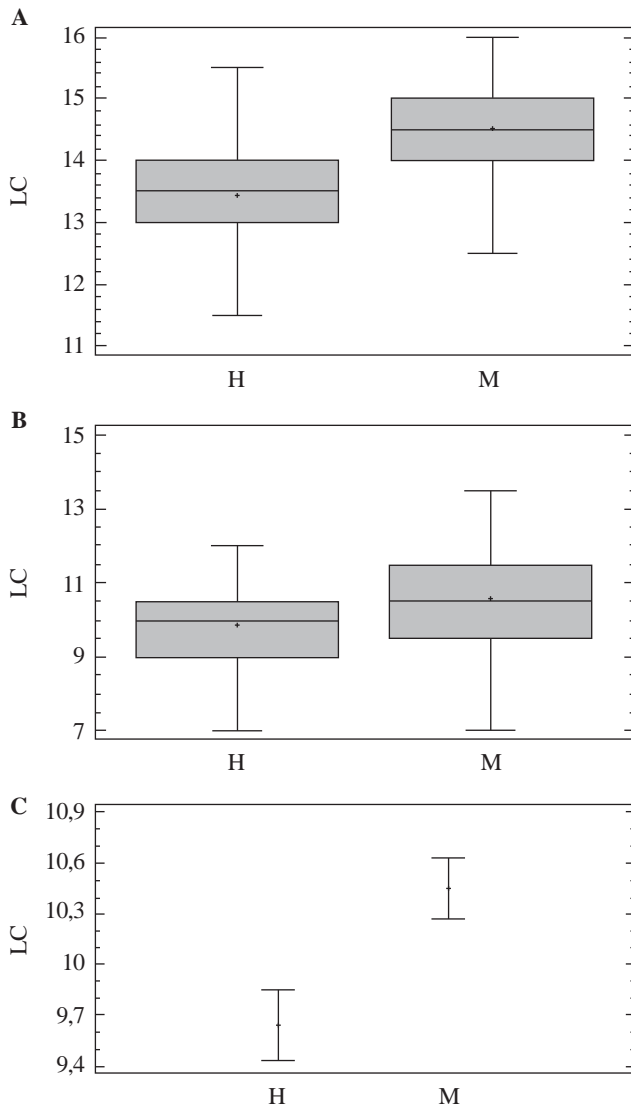


Figura 6. Longitud promedio, desviación estándar y valores máximos y mínimos para los ejemplares de *Damithrax spinosissimus* recolectados en . A) Providencia comparación entre machos (M) y hembra. B) Islas del Rosario Comparación entre machos (M) y hembras (H). C) Isla Tintipán Comparación entre Machos (M) y hembras (H).

correlación, 0,97; en Tintipán la relación se describió así: $AC = -0,8007 + 1,1137 * LC$, y el coeficiente de correlación fue de 0,94.

El valor de la pendiente en la población de Providencia se diferenció ligeramente de los otros dos sitios de muestreo y se asemejó al valor obtenido para el total de los individuos.

En la Tabla 4 se presentan los resultados del análisis de regresión para las variables de longitud y ancho del caparazón separado por sexos. En Providencia se observó una relación estadísticamente significativa entre machos y hembras ($P=0,000$; $p<0,05$); sin embargo, en las hembras la relación entre las variables fue menos determinante,

dado que el valor de R^2 fue de 71,5 % y el coeficiente de regresión (CR) fue de 0,84. En contraste, en los machos la relación fue más determinante, con un R^2 de 89,3 % y un coeficiente de regresión de 0,94. El valor de la pendiente fue ligeramente menor en las hembras que en los machos, lo que probablemente se debió a que estos no detienen el crecimiento, como sucede en muchos crustáceos, mientras que una vez que maduran, las hembras no mudan más.

En las Islas del Rosario la relación entre la longitud y el ancho del caparazón presentó una relación estadísticamente significativa ($P=0,000$; $p<0,05$) en los dos sexos. En este caso, los dos sexos presentaron un comportamiento semejante, con un CR de 0,96 para machos y de 0,97 para las hembras, mientras que el R^2 fue mayor en las hembras. Igualmente, tanto machos ($P=0,000$; $p<0,05$; $R^2=95,4$ %; $CR=$

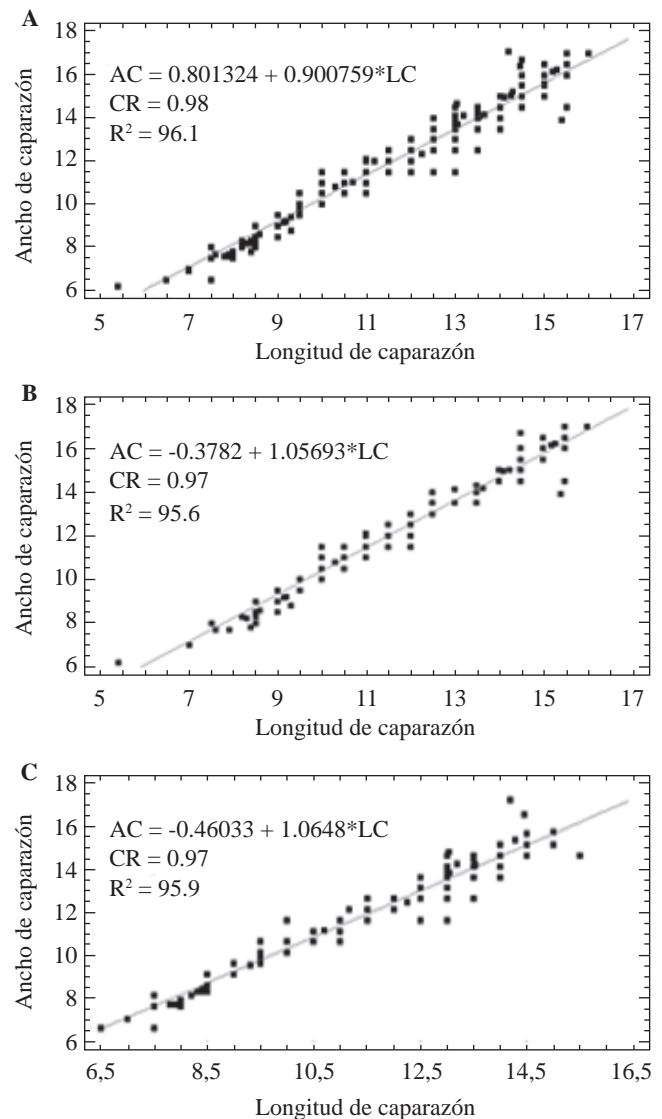


Figura 7. Análisis de regresión para las variables longitud y ancho del caparazón en *Damithrax spinosissimus*. (A) número total de ejemplares. (B) Machos (C) Hembras.

0,97) como hembras presentaron una fuerte relación entre las variables, la cual fue estadísticamente significativa ($P=0,000$; $p<0,05$; $R^2=93,2\%$; $CR=0,96$). En este caso, al igual que en Providencia, la pendiente fue mayor en los machos.

Contrariamente a lo observado en los ejemplares recolectados en Providencia e Islas del Rosario, en los ejemplares de Isla Tintipán se obtuvieron mayores valores para las hembras, y los CR fueron de 0,96 y 0,92 para hembras y machos, respectivamente ($R^2=93,5$ en hembras y $85,1\%$ en machos). La pendiente fue ligeramente mayor en las hembras (1,06) que en los machos (1,02).

Relación entre la talla y el peso

Por último, se halló la relación entre el peso y la longitud del caparazón para todos los ejemplares (Figuras 8 A, B) y para los sexos por separado (Figura 8 C, D). La relación se ciñó a una correlación potencial, y en los tres casos la pendiente fue mayor a 3, lo que denota un crecimiento alométrico positivo, con un CR de 0,93 y un R^2 de 87,9 para la longitud y de 89,4 para el ancho. Teniendo en cuenta esta diferencia mínima entre las correlaciones de la longitud y el ancho con el peso, así como los resultados obtenidos en la relación entre longitud y ancho, se decidió continuar con los análisis utilizando solamente el ancho.

La relación entre peso y ancho del caparazón para machos y hembras por separado tuvo un comportamiento semejante para los dos sexos, con un mismo CR (0,94). En los machos el valor de R^2 fue ligeramente mayor (88,9 para las hembras y 90% para los machos). Igualmente, la pendiente fue ligeramente mayor en los machos (3,15 en hembras y 3,25 en machos), lo que denota en los dos casos un crecimiento alométrico positivo. Estas diferencias se debieron probablemente a que las hembras detienen su crecimiento al alcanzar la madurez sexual y los machos presentan quelas de mayor tamaño, lo que hace que alcancen pesos mayores (Figura 8 C, D).

En el Tabla 5 se presentan los resultados de la correlación entre el ancho del caparazón y el peso del total de los ejemplares por sitio de muestreo y por sexos.

La ecuación que describe la relación P Vs. AC de *D. spinosissimus* por sitio de muestreo fue positiva ($P=0,000$; $p<0,05$). Para Providencia se obtuvo la siguiente ecuación: $\ln P = -0,531709 + 2,91839 \ln AC$, y un coeficiente de correlación de 0,76; para Islas del Rosario, la ecuación que describe la relación de las dos variables fue: $\ln P = -0,0665353 + \ln 2,63793 AC$, y un coeficiente de correlación de 0,92; en Tintipán la relación se describió así: $\ln P = -1,06221 + 3,07535 \ln AC$, y el coeficiente de correlación fue de 0,94 (Tabla 6).

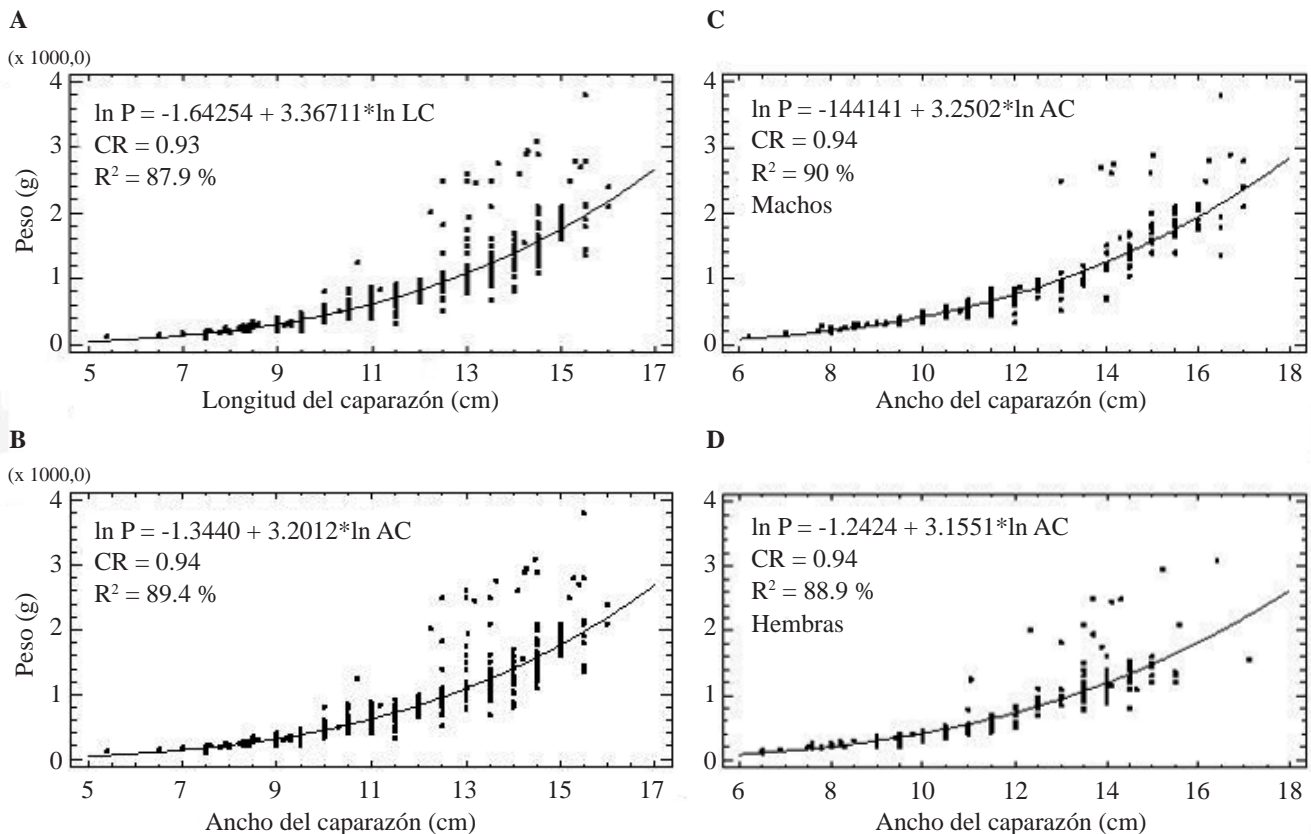


Figura 8. Análisis de regresión para el total de individuos de *Damithrax spinosissimus* recolectados, de las variables longitud del caparazón vs. peso (A). Ancho del caparazón vs. peso (B). Ancho del caparazón vs. peso en machos (C). Ancho del caparazón vs. peso en hembras (D).

La pendiente (b) para describir la relación en Providencia y en Islas del Rosario fue menor a 3, lo que denota un crecimiento alométrico negativo, mientras que en Isla Tintipán el valor fue mayor a 3, e indica un crecimiento alométrico positivo.

En cuanto a la relación por sexos, en Providencia se observó que tanto en machos como en hembras la pendiente fue menor a 3, lo que significa un crecimiento alométrico negativo. En Islas del Rosario, por el contrario, se presentó una relación significativa entre las tallas y el peso, tanto para las poblaciones en general como para individuos machos y hembras, con valores de R² mayores a 80 % y coeficientes de correlación de más de 0,9; de acuerdo a la pendiente, en los tres casos se evidenció un crecimiento alométrico negativo (minorante) (Tabla 6).

Con respecto a la Isla Tintipán, en el total de individuos la relación entre el ancho del caparazón y el peso fue significativa (R²=89,5 %, CR=0,94), al igual que al calcularla por separado en machos y hembras. Para el total de individuos y para hembras, el valor de la pendiente (b) fue mayor a 3, lo que denota un crecimiento alométrico positivo, mientras que en los machos fue ligeramente menor

a 3, por lo que su crecimiento fue alométrico negativo. Muy probablemente, la evidencia de un crecimiento alométrico negativo esté relacionada con la explotación por parte de pescadores artesanales, ya que extraen principalmente los machos por presentar un mayor tamaño (Tabla 6).

Discusión

La distribución de las frecuencias de las tallas de machos y hembras de *D. spinosissimus* en el Caribe colombiano evidencia tamaños promedio mayores que los registrados en Bocas del Toro, Panamá (Guzmán & Tewfik, 2004) y en los Cayos de la Florida (Baeza, et al., 2012). En estos trabajos se registró un promedio para los Cayos de 6,54 cm en los machos y de 5,75 cm en las hembras, mientras que para Bocas del Toro el promedio fue de 9,2 cm en el AC; en el presente estudio los promedios registrados fueron de 11,5 cm en las hembras y de 12,9 cm en los machos. Estas diferencias en las tallas en algunos braquiuros están asociadas con las variaciones latitudinales (Jones & Simmons, 1983), y en varios casos la presencia de tallas menores también puede estar determinada por el incremento de la explotación del recurso como consecuencia de la reducción de otras especies altamente comerciales en el Caribe (Tewfik & Guzmán, 2003).

Tabla 5. Análisis de regresión para las variables longitud (LC) y ancho del caparazón (AC) en *Damithrax spinosissimus*, por localidades y sexos (M) Machos (H) Hembras. Se da el coeficiente de correlación (CR), el valor de la pendiente (b) y el coeficiente de determinación (R² %).

Zona	Categoría	Parámetros			
		Ecuación	CR	b	R ² (%)
Providencia	H	0,844942 + 0,968163*LC	0,84	0,96	71,5
	M	0,406144 + 1,01827*LC	0,94	1,01	89,3
I. Rosario	H	-0,789045 + 1,09839*LC	0,96	1,09	93,2
	M	-1,19321 + 1,14949*LC	0,97	1,14	95,4
I. Tintipán	H	0,507965 + 1,06536*LC	0,96	1,06	93,5
	M	0,27421 + 1,02277*LC	0,92	1,02	85,1

Tabla 6. Análisis de regresión para las variables ancho del caparazón (AC) y peso (P) en *Damithrax spinosissimus*, del total por localidades (H/M) y por sexos (M) Machos (H) Hembras. Se da el coeficiente de correlación (CR), el valor de la pendiente (b) y el coeficiente de determinación (R² %).

Zona	Categoría	Ecuación	CR	b	R ² (%)
Providencia	H/M	ln P= -0,531709 + 2,91839 ln AC	0,76	2,91	58,7
	H	ln P= 0,976783 + 2,32642 ln AC	0,58	2,32	33,6
	M	ln P= -0,396915 + 2,90008 ln AC	0,83	2,90	69,8
I. Rosario	H/M	ln P= -0,0665353 + 2,63793 ln AC	0,92	2,63	84,9
	H	ln P= 0,411411 + 2,41005 ln AC	0,91	2,41	83,2
	M	ln P= -0,0847129 + 2,65846 ln AC	0,91	2,65	83,9
I. Tintipán	H/M	ln P= -1,06221 + 3,07535 ln AC	0,94	3,10	89,5
	H	ln P= 0,436762 + 3,12075 ln AC	0,91	3,10	83,1
	M	ln P= -0,785522 + 2,9728 ln AC	0,94	2,97	88,6

Con respecto a las variables de AC y P, los machos presentaron un promedio mayor que las hembras, lo que coincide con lo señalado por **Tunberg & Creswell** (1991) y **Guzmán & Tewfik** (2004) en *D. spinosissimus* y otras especies de Brachyura (**Carmona-Suárez** 2003; **Castillo, et al.**, 2011). Estas observaciones corroboran la presencia de dimorfismo sexual (machos > hembras) registrada para la especie por **Creswell, et al.** (1989), especialmente en la superfamilia Majoidea, en la que el dimorfismo sexual se considera una regla (**Baeza, et al.**, 2012) debido a la reducción del crecimiento somático en las hembras, lo que se ha asociado al hecho de que estas concentran su almacenamiento energético en el desarrollo gonadal (**Mantelatto, et al.**, 2003), mientras que los machos alcanzan un mayor tamaño para competir exitosamente en la población de más de una hembra (**Henmi**, 2000). De acuerdo con **Hernández-Reyes, et al.** (2001), las razones para la diferencia de tallas entre machos y hembras de numerosas especies de cangrejos se debe posiblemente a: (1) la necesidad de que el macho sea mayor para asirla durante la cópula; (2) a diferentes tasas de crecimiento entre los sexos, y (3) a que las hembras detienen su crecimiento después de la muda de pubertad.

La longitud del cangrejo rey fue mayor en la Isla de Providencia que en las Islas del Rosario y Tintipán, lo que posiblemente se relaciona con mecanismos intrínsecos (como la información genética), y aquellos extrínsecos que ocasionan cambios en la estructura de las tallas en la población y dependen de la heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones ambientales (**Huston & Angelis**, 1987). Es así como las variables abióticas y la disponibilidad y calidad nutricional del alimento (**Winfrey & Weinstein**, 1986) en cada zona son determinantes en el tamaño que alcanza *D. spinosissimus*, como sucede en otras especies de Brachyura (**Rodríguez**, 1980; **Buchanan & Stoner**, 1988). Este concepto está respaldado por las diferencias geomorfológicas, climáticas y oceanográficas que existen entre la Isla de Providencia y las Islas del Rosario y Tintipán, las cuales han sido descritas en el Caribe colombiano por **Cendales, et al.** (2002) y **Sánchez, et al.** (2005). Igualmente, estas diferencias de tallas entre las zonas muestreadas pueden estar relacionadas con la sobreexplotación del recurso y el uso de artes de pesca destructivos, ya que en Islas del Rosario y Tintipán gran parte de la población pesca con fines comerciales y de subsistencia (**Bermúdez, et al.**, 2002), lo que puede llevar a la desaparición o la reducción de especies de importancia comercial y ecológica por acción de los pescadores y manejadores del área (**Navas-Camacho, et al.**, 2009). En Providencia, en cambio, la pesca de la langosta y el cangrejo rey del Caribe no se da (observación personal, comunidad de pescadores).

La determinación de la proporción de los sexos en las especies es de interés biológico, pues permite detectar fluctuaciones en las poblaciones, migraciones reproductivas

o alimenticias y el uso de diferentes hábitats por organismos de diferentes sexos (**Wenner**, 1972). En algunos estudios sobre Majoidea se ha señalado que en ocasiones la proporción sexual se desvía de la proporción esperada (M:H, 1:1), lo que puede estar relacionado con las técnicas de muestreo, las diferencias en la migración entre sexos, las actividades de agregación sexual, y la tasa de crecimiento o mortalidad (**Monteiro-Teixeira, et al.**, 2008, 2009); sin embargo, en el presente trabajo la proporción de sexos de la especie no se diferenció significativamente de la esperada, lo cual también ha sido observado en otras especies de Majoidea (**López-Greco, et al.**, 2000), lo que posiblemente se relaciona con el proceso reproductivo continuo que pueden llegar a presentar estos organismos, como lo mencionan **Baeza, et al.** (2012).

A nivel de las poblaciones, la correlación de LC-AC y de AC-P presentó una relación alométrica positiva en donde $b \geq 3$, lo cual se ajusta a lo observado para *D. spinosissimus* en otras zonas del Caribe (**Baeza, et al.**, 2012) y en otros braquiuros (**Gould**, 1971).

Por último, hubo una diferencia clara entre las tallas de los ejemplares de *D. spinosissimus* provenientes de la Isla de Providencia, en donde fueron mayores que las de los ejemplares de Islas del Rosario y de la Isla Tintipán. Los ejemplares provenientes de la Isla de Providencia tenían un mayor número de huevos que los de las otras dos estaciones debido a que habían alcanzado tallas mayores.

Agradecimientos

Los autores expresamos nuestros agradecimientos a Colciencias, por la financiación del proyecto “Evaluación del estado de las poblaciones del cangrejo rey del Caribe, *M. spinosissimus* (Lamarck, 1818), un modelo para el estudio de invertebrados bentónicos amenazados en Colombia”, código 1361-521-28198, así como a las sedes Caribe y Medellín de la Universidad Nacional de Colombia y a la Universidad de Cartagena, por sus aportes. A la Unidad Administrativa Especial de Parques Nacionales Naturales McBeen Old Prudence y a su directora Marcela Cano, a la de Islas del Rosario y San Bernardo y al biólogo Esteban Zarsa, por su apoyo y por habernos permitido muestrear en esas áreas de reserva en el marco del convenio entre la UAEPNN y la Universidad Nacional de Colombia, e, igualmente, a los pescadores de Providencia e Islas del Rosario por su apoyo durante los muestreos. Contribución No. 421 del Instituto de Estudios en Ciencias del Mar CECIMAR de la sede Caribe de la Universidad Nacional de Colombia.

Conflicto de Intereses

Los autores manifestamos no presentar ningún conflicto de intereses frente a la información presentada en el presente documento.

Bibliografía

- Arana, P.** 2000. Estimación de abundancia y biomasa del cangrejo dorado (*Chaceon chilensis*), en el archipiélago de Juan Fernández, Chile. *Invest. Mar., Valparaíso*. **28**: 53-68.
- Baeza, J. A., Andreson, J. R., Spadaro, A. J., Behringer, D. C.** 2012. Sexual dimorphism, allometry, and size at first maturity of the Caribbean king crab, *Mithrax spinosissimus*, in the Florida Keys. *J. Shellfish Res.* **31** (4): 909-916.
- Bermúdez, A., Campos N. H., Navas G. R.** 2002. Crustáceos. En N. Ardila, G. R. Navas y J. Reyes (Editores). Libro rojo de los invertebrados marinos de Colombia. INVEMAR. Ministerio del Medio Ambiente. La serie Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. p. 101-122.
- Buchanan, B. A. & Stoner W. A.** 1988. Distributional patterns of blue crabs (*Callinectes* sp.) in a tropical estuarine lagoon. *Estuaries*. **11**: 231-239.
- Castillo, J., Eslava, N., González, L. W.** 2011. Crecimiento del cangrejo *Callinectes danae* (Decapoda: portunidae) de la Isla de Margarita Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **59** (4): 1525-1535.
- Carmona-Suárez, C. A.** 2003. Reproductive biology and relative growth in the spider crab *Maja crispata* (Crustacea: Brachyura: Majidae). *Sci. Mar.* **67**: 75-80.
- Cendales, M. H., Sea, S., Díaz, J. M.** 2002. Geomorfología y unidades ecológicas del complejo de arrecifes de las Islas del Rosario e Isla Barú (Mar Caribe, Colombia). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26** (101): 497-510
- Creasey, S., Rogers, A. D., Tyler, P. A., Young C. M., Gage J. D.** 1997. The population biology and genetics of the deep-sea spider crab *Encephaloides armstrongi* Wood-Mason 1891 (Decapoda: Majidae). *Philos. Trans. R. Soc. London Ser.* **352B**: 365-379.
- Creswell, R., Tunberg, B. G., Winfree, R. A.** 1989. Mariculture of the Caribbean king crab *Mithrax spinosissimus* (Lamarck), in the Caribbean region: Progress and constraints. *Proceedings of the 39th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. 469- 476.
- Cruz, N. & Campos, N. H.** 2000. Los cangrejos araña (Decapoda:Brachyura: Majoidea) del Caribe colombiano. *Biota colombiana*. **4**: 261-269.
- Gould, S. J.** 1971. Geometric similarity in allometric growth: A contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am. Nat.* **105**: 113-136.
- Guzmán, M. H. & Tewfik, A.** 2004. Population characteristics and co-occurrence of three exploited decapods (*Panulirus argus*, *P. guttatus* and *Mithrax spinosissimus*) in Bocas del Toro, Panamá. *J. Shellfish Res.* **23** (2): 575-580.
- Henmi, Y.** 2000. Comparisons of life history traits among populations of the Ocypodid crab *Macrophthalmus japonicus* in habitats with contrasting food availability. *Crust. Res.* **29**: 109-120.
- Hernández-Reyes I. M., Palazón-Fernández, J. L., Bolaños-Curvelo, J. A., Hernández J. E.** 2001. Aspectos reproductivos de *Mithrax forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) (Crustacea: Decapoda: Majidae). *Ciencias Marinas*. **27** (1): 21-34.
- Hultgren, K. M. & Stachowicz, J. J.** 2008. Molecular phylogeny of the brachyuran crab superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* **48**: 986-996.
- Huston, M. A. & Angelis, D. L.** 1987. Size bimodality in monospecific polutations: A critical review of potential mechanisms. *Am. Nat.* **129** (5): 678-707.
- Huxley J.S.** 1950. Relative growth and form transformation. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*. **137**: 465-469.
- Jones, M. B. & Simons, M. J.** 1983. Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mudcrab, *Helice crassa* (Grapsidae). *Bull. Mar. Sci.* **33**: 656-670.
- López-Greco, L. S., Hernández, J. E., Bolaños, J. E., Rodríguez, E. M., Hernández, G.** 2000. Population features of *Microphrys bicornutus* Latreille, 1825 (Brachyura, Majidae) from Isla Margarita, Venezuela. *Hydrobiologia*. **439**: 151-159.
- Merchán-Cepeda, A., Campos, N. H., Franco, A., Bermúdez, A.** 2009. Distribución y datos biológicos de los cangrejos ermitaños (Decapoda: Anomura) del mar Caribe colombiano colectados por la expedición Invemar-Macrofauna II. *Bol. Invest. Mar. Cost.* **38** (1): 121-142.
- Mantelatto, F., Faria, F., García, R.** 2003. Biological aspects of *Mithraculus forceps* (Brachyura: Mithracidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **83**: 789-791.
- Monteiro-Teixeira, G., Franzoso, V., Castilho, A. L., Da Costa, R. C., De Morais-Freire, F. A.** 2008. Size distribution and sex ratio in the spider crab *Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea, Epialtidae). *Senckenberg. Biol.* **88** (2): 169-176.
- Monteiro-Teixeira, G., Franzoso, V., Cobo V. J., Hiyodo, C. M.** 2009. Population features of the spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associated with rocky-shorealgae from southeastern Brazil. *PANAMJAS*. **4** (1): 87-95.
- Navas-Camacho, R., Gómez-Campo, K., Vega-Sequeda, J. C., López-Londoño, T.** 2009. Estado de los arrecifes coralinos. 59-88. En INVEMAR (Editor). Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: año 2008. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR), Santa Marta. p. 59-88
- Pinheiro, M. A. A. & Fiscarelli, A. G.** 2009. Length-weight relationship and condition factor of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ucididae). *Braz. Arch. Biol. Technol.* **52**: 397-406.
- Provenzano, A. J. & Brownell, W.** 1977. Larval and early post-larval stages of the West Indian spider crab, *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) (Decapoda: Majidae). *Proc. Bio. Soc. Wash.* **90** (3): 735-752.
- Rodríguez, G.** 1980. Los crustáceos decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. Venezuela.

- Rodríguez, B. & Hendrickx, M.** 1992. Camarones, langostas y cangrejos. En F. Cervigón, R. Cipriani, W. Fischer, L. Garibaldi, M. Hendrickx, A.J. Lemus, R. Márquez, J. M. Poutiers, G. Robaina y B. Rodríguez (Editores). Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América. Preparado con el financiamiento de la comisión de Comunidades Europeas y de NORAD. Roma. p. 103-162.
- Sánchez, J. A., Pizarro, V., Acosta, A. R., Castillo, P. A., Herrón, P., Martínez, J. C., Montoya P., Orozco C.** 2005. Evaluating coral reef benthic communities in remote Caribbean atolls (Quitasueño, Serrana, and Roncador Banks) to recommend Marine-Protected Areas for the Sea Flower Biosphere Reserve. *Atoll Res. Bull.* **531**: 1-65.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J.** 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research.* New York, USA: W. H. Freeman.
- Tewfik, A. & Guzmán, H. M.** 2003. Shallow-water distribution and population characteristics of *Strombus gigas* and *Strombus costatus* (Gastropod:Strombidae) in Bocas del Toro, Panamá. *J. Shellfish. Res.* **22**: 789-794.
- Tunberg, B. G. & Creswell, R. L.** 1991. Development, growth and survival in the juvenile Caribbean King crab *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) reared in the laboratory. *J. Crustac. Biol.* **11**: 138-149.
- Vélez, M. M.** 1978. Reporte sobre algunas especies de Majidae (Crustacea: Brachyura) para la costa Atlántica colombiana. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín.* **9**: 109-140.
- Wenner, A. M.** 1972. Sex ratio as a function of size marine crustacean. *Am. Nat.* **106**: 321-350.
- Williams, A. B.** 1984. *Shrimps lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the United States, Maine to Florida.* Washington, D.C., EE.UU: Smithsonian Institution Press.
- Winfree, R. A. & Weinstein, S.** 1986. Food habitats of the Caribbean king crab *Damithrax spinosissimus* (Lamarck). *Proceedings of the 39th Gulf and Caribbena Fisheries Institute.* p. 458-464.
- Windsor, A. M. & Felder, D. L.** 2014. Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae MacLeay (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Systematics.* **28**: 145-173.

Differences in home range, activity patterns and diet of red howler monkeys in a continuous forest and a forest fragment in Colombia

Pablo R. Stevenson^{1,*}, Marta L. Beltrán¹, Marcela J. Quiñones^{1,2}, Jorge A. Ahumada^{1,3}

¹Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena. Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes. Bogotá, Colombia

²Department of Environmental Sciences, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands

³Tropical Ecology Assessment and Monitoring Network (TEAM), Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International. Arlington, VA, USA

Abstract

Howler monkeys, genus *Alouatta*, are recognized as one of the most resistant primates to forest fragmentation. In this study a comparison of the home range, activity and diet of red howler monkeys (*A. seniculus*) was made between a continuous forest and a fragment in Meta, Colombia (Tinigua Park and Santa Rosa farm, respectively). Data was gathered on focal animals for 4-5 days per month, over 13 months in the continuous forest, and for six months in a 21-ha fragment. Home range areas were larger in the continuous forest. Resting was the most frequent activity in both places (58-59%), but individuals in the continuous forest moved more than those in the fragment (15 vs. 9%). In contrast, feeding was less frequent in the continuous forest (23 vs. 31%). Consumption of leaves was higher in the fragment (67%) than in the continuous forest (56%), contrasting with the pattern found for ripe fruit consumption (fragment: 32%, continuous forest: 44%). Results from phenological transects indicate that fruits were consumed in proportion to their abundance; however, the same was not true for young leaves. Due to increased production and tree species diversity, the number of fruit species consumed in the continuous forest was greater than in the fragment. No differences were found in feeding rates among group members, suggesting an egalitarian society in terms of resource acquisition. Results from this study show that fragmentation affects home range, moving patterns, and diet composition. Overall, the dietary and behavioral flexibility shown by howler monkeys allow them to live in fragments, and it is suggested that this is more likely in areas with high productivity and few competitors.

Key words: *Alouatta seniculus*, ecological traits, feeding strategies, group size, Tinigua National Park.

Diferencias en el rango de hogar, el patrón de actividades y la dieta de monos aulladores rojos en bosque continuo y en un fragmento de bosque en Colombia

Resumen

Los aulladores, género *Alouatta*, son reconocidos como los primates más resistentes a la fragmentación de bosques. En este estudio se comparan el rango de hogar, actividad y dieta de los aulladores rojos (*A. seniculus*) en bosque continuo y en un fragmento en el Meta, Colombia (Parque Nacional Tinigua y finca Santa Rosa, respectivamente). Se registró información con observaciones focales durante 4-5 días por mes (13 meses en el bosque continuo y 6 en un fragmento de 21-ha). El rango de hogar fue mayor en el bosque continuo. El descanso fue la actividad preponderante en ambos lugares (58-59%), pero el movimiento fue más frecuente en bosque continuo que en el fragmento (15% vs. 9%), contrario a lo encontrado para alimentación (23 vs. 31%). La proporción de hojas en la dieta fue mayor en el fragmento (67%) que en el bosque continuo (56%), y el patrón opuesto se registró para el consumo de frutos (fragmento: 32%, bosque continuo: 44%). De acuerdo a muestreos fenológicos, los frutos fueron consumidos en proporción a su abundancia, y esto no ocurrió para el consumo de hojas. Debido a la mayor productividad y diversidad en el bosque continuo, el número de especies consumidas fue mayor en el bosque continuo que en el fragmento. No se encontraron diferencias en las tasas de alimentación entre miembros del grupo, sugiriendo una sociedad igualitaria, en términos de adquisición de recursos. Se concluye que la fragmentación está asociada a cambios en el rango de hogar, patrones de movimiento y dieta de los monos aulladores. En general esta flexibilidad en dieta y comportamiento de estos primates facilita que ocurran en bosques perturbados y se sugiere que esto va a ser más probable en lugares productivos y con pocos competidores.

Palabras clave: *Alouatta seniculus*, estrategias alimenticias, ecología de primates, Parque Nacional Natural Tinigua, tamaño de grupo.

Introduction

Forest fragmentation reduces plant diversity, changes the composition of plant communities, and may affect the type of resources available for herbivores (Saunders, *et al.*, 1991; Laurance, *et al.*, 2002; Hobbs & Yates, 2003; Stevenson & Aldana, 2008). Therefore, the social organization and the ecological strategies of animals living in such habitats must be flexible enough to enable them to survive with limited resources (Crockett, 1998). Despite their large body size, howler monkeys are often found in small fragments. This study examines socio-ecological traits of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a continuous and a fragmented forest located in the same region (Crockett, 1996; Clarke, *et al.*, 2002), providing ideas on how these primates manage to survive in disturbed habitats, and how their behavior changes in relation to habitat fragmentation (Bicca-Marques, 2003).

Red howler monkeys live in small groups, ranging between 3 and 16 individuals (mean 7.9 ± 1.4) (Di Fiore & Campbell, 2007) that contain several adult females, their offspring and one or a few adult males (usually only one reproducing) (Pope, 1990). Infanticide is common following a change in the dominant male (Crockett, 2003), and there is high body size dimorphism (females: 4.5-6.0 kg and males: 6.5-8.0 kg, Thorington, *et al.*, 1979). In general resting is their main diurnal activity and social interactions are infrequent (Gaulin & Gaulin, 1982; Wang & Milton, 2003, Palma, *et al.*, 2011), but intergroup vocal encounters are common at home range boundaries (Sekulic, 1982). Individuals of both sexes are known to disperse from natal groups (Pope, 1992; Agoramorthy & Rudran, 1993; Rudran & Fernandez-Duque, 2003).

The diet of red howler monkeys includes predominantly leaves and fruits, but they also consume seeds, soil, flowers and termite nest material (Di Fiore & Campbell, 2007). They prefer fruits over leaves in periods of fruit abundance and disperse seeds of many fruit species (Julliot, 1996; Andresen, 1999; Stevenson, *et al.*, 2002; Santamaría, 2004). Seed shadows generated by howler monkeys depend mainly on their ranging patterns. Home range size may be reduced in fragmented habitats (Santamaría, 2004). In periods of fruit shortage they may rely exclusively on leaves, a resource that is available all year long, and young leaves are preferred over mature leaves (Julliot & Sabatier, 1993; Santamaría & Rylands, 2003). Howler monkeys are the most folivorous primates in the Neotropics, and the high proportion of leaves in their diet has been proposed as the cause of the high level of resting in their daily activities (Milton, 1998).

Even though howler monkeys are one of the most studied primates in the Neotropics, there is still no full understanding of the factors determining their population density dynamics (Peres, 1997; Chapman & Balcomb, 1998). Howler populations may decrease due to predation, diseases and infanticide (Izawa, 1997). It has been reported that howler monkeys can be preyed by large eagles and felids (Treves, *et al.*, 2001; Miranda, *et al.*, 2005). However, the most pronounced variations in population densities seem to be related to diseases, such as yellow fever (Sallis, *et al.*, 2003). It has also been suggested that infanticide might limit the population growth of some primate species in such a way that they are not limited from dietary resources (Sterck, *et al.*, 1997).

The main aim of this study was to describe the home range, activity, diet, and social behaviors of two red howler populations, one in a pristine environment and one in a small fragment, both located in the same region. A description of these social and ecological traits using standard methods, should allow a better understanding of their habitat requirements, and of the way they respond to anthropogenic disturbance such as forest fragmentation. In addition, two hypotheses related to group size and agonistic interactions were tested. It was predicted that average group size should be larger in continuous forests than in fragments, since the latter have a high mortality of large trees (Laurance, *et al.*, 2002), and competition for resources might also be high (Terborgh & Janson, 1986). In addition, fragments were predicted to have low productivity, possibly causing an increase in aggressive behaviors due to higher competition for resources (Isbell, 1991; Isbell & van Vuren, 1996).

Methods

Study Sites

The undisturbed study site is located in a tropical lowland forest on the eastern border of Tinigua National Park (201,875 ha), west of Sierra de La Macarena, Departamento del Meta, Colombia, (2°40'N, 74°10'W; 350-400 m). At the time of the study, the region had not suffered significant habitat disturbance. *Terra firme* and flooded forests are the main forest types (Stevenson, *et al.*, 2004). Mean annual rainfall is of 2,791 mm, and 2-3 dry months occur between January and March (Stevenson, *et al.*, 2008). Seven primate species are present in the area, woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha lugens*) (41-50 ind./km²) the most abundant species, brown capuchins (*Sapajus apella*) (24-31 ind./km²), spider monkeys (*Ateles belzebuth*) (23-25 ind./km²), red howlers (*Alouatta seniculus*) (17-30 ind./km²), and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) (9-16 ind./km²) (Stevenson, 2007). Titi monkeys (*Callicebus ornatus*) are present at low population densities and there are no available estimates for night monkeys (*Aotus cf. brumbacki*).

The fragment is located in the Santa Rosa farm (03°36'27"N, 73°38'13"W; 362 m a.s.l.), in the municipality of San Martín, Meta, 100 km north of Tinigua Park. Santa Rosa is

*Corresponding author:

Pablo R. Stevenson, pstevens@uniandes.edu.co

Recibido: 9 de julio de 2015

Aceptado: 20 de octubre de 2015

used for cattle ranching and there are forest fragments along the Caracoles stream, which is used as a water supply. The study fragment has 21 ha and is considered as high terrace that floods for only a few days every year (Carretero, 2008). Annual rainfall during the study year was of 2,581 mm (Carretero, 2008), with two dry months (January and December with less than 100 mm). There is active wood extraction inside the forest for different uses. Five primate species inhabit the fragment, and estimates of the diurnal species (Torres-Neira, 2005), indicate relatively high population densities (*A. seniculus*: 144 ind./km², *C. ornatus*: 119 ind./km², *S. sciureus*: 125 ind./km², and *S. apella*: 75 ind./km²).

Data Collection

Data on habitat use, activity, and diet were collected over 13 months (March 1990-March 1991), using a combination of focal animal methods and instantaneous samplings in Tinigua Park. Activity and diet were quantified using instantaneous samples every 10-min, and for habitat use, 30-min intervals were used (Stevenson, et al., 2000). Time spent by individuals feeding on different food types was recorded continuously during focal samples. Each age/sex class was sampled for one day, during the four days of data collection per month per group. Four different age/sex classes were sampled (adult males, lactating females, non-lactating adult females, and immature individuals-juveniles and subadults of both sexes). In the fragment, data were gathered for 5 days per month, from March to August 2004, using the same method used in continuous forest. All group members were individually identified using facial traits, sex and body size. Activities were classified as moving, resting, feeding, or social interactions (mainly play and agonistic encounters since grooming was uncommon). Food items were classified as fruits (ripe and unripe), seeds, leaves (young and mature), flowers, and other items (e.g., termite nest).

Several habituated groups were observed both in the continuous forests and the fragment; however, behavioral data were gathered from a single group at each site (MN-4 and MB-M, Table 1). Home range size was estimated using the 100% minimum convex polygon method. However, the home range of the MN-4 group (continuous forest) was L shaped and, therefore, it was measured as the sum of two independent polygons. In addition, the home range and group sizes of other groups present in Tinigua Park were obtained from published studies (Izawa & Lozano, 1992; Kimura, 1992; Izawa, 1997) (Table 1).

Fruit production was quantified using phenological transects, which were monitored twice a month during the study period. The length of transects was 5.6 km in the continuous forest (N=12) and 3.7 km in the fragment (N=2). Fruit production was calculated using the same protocol used by Stevenson and Link (2010), including an assessment of crop size for each fruiting plant located along transects, fruit weight, and an estimation of transect width (based on perpendicular distance from the transect to the trunk). The fruit production estimated for each tree was then added up and calculated over an area (transect length and effective width, which varies depending on plant size). Fruit feeding preferences were assessed based on the residuals of the relationship between fruit abundance (kg/ha in transects) and fruit consumption (feeding time of focal animals in minutes) (Stevenson & Link, 2010). In order to assess the abundance of new leaves, five marked individuals of plant species commonly used by primates were monitored (24 species in the continuous forest and five in the fragment). Although the selection of these species was determined *a priori*, the list included the majority of plants heavily consumed by howler monkeys (e.g. *Brosimum* spp., *Ficus* spp., *Protium* spp., *Cecropia* spp.).

Table 1. Information on group size, home range and composition of the red howler monkey groups studied in continuous forest in Tinigua National Park and a fragment in Santa Rosa farm, Meta (Colombia).

Site	Santa Rosa	Santa Rosa	Santa Rosa	Tinigua	Tinigua	Tinigua	Tinigua	Tinigua
Group	MB-M ¹	MB-C ¹	MB-L ¹	MN-1 ^{2,3}	MN-2 ⁴	MN-3 ¹	MN-4 ¹	MN-D ¹
Mean Size	6.5	6.0	8.0	7.0	12.7	8	11.0	8.0
Adult males	3-2			0-3	1	2	3-1	2
Adult females	2			2	4	2	4	2
Subadult males				0-1		1	1	1
Subadult females								
Juveniles	1			2	4	2	2	2
Infants	1			0-2	4	1	1-3	1
Home range (ha)	12	12	16	32	24	75	79	82
Area / monkey	1.85	2.00	2.00	4.85	1.89	9.38	7.18	6.25

¹Personal observations; ²Izawa & Lozano 1992; ³Izawa 1997; ⁴Kimura 1992

Data Analyses

Median and Student's *t* tests were used to compare home range size, group size, and the rate of vocal encounters between continuous and fragmented forests, using Jump software. One-tailed tests were used based on the predictions, and statistical significance was set at $p=0.05$. G-tests of independence were used to look for associations between forest type, activity budgets and diet, and also between activity patterns and months. Correlation and regression analyses were used to assess the effect of resource abundance on activity and diet. ANOVA tests were used to compare feeding times among group members.

Results

Home range and group size

The home range size of the MN-4 group (continuous forest) was estimated to be 79 ha, and 12 ha for the MB-N group (forest fragment). During the first six months, the home range of the group in the continuous forest was 46 ha, about four times the area used by the group in the fragment during a similar period of time. Even when controlling for group size, home range size was still larger in the continuous forest (continuous: 7.2 ha/ind. vs. fragment: 1.9 ha/ind.; $Chi^2 = 4.2$, $P = 0.04$). When including published and unpublished information from 5 groups in the continuous forest, and from 3 in the fragment (Table 1), it was clear that the variation in home range area was larger in the continuous forest and, on average, home ranges were also larger (median test: $Chi^2 = 4.2$, $P = 0.04$). Average group size tended to be higher in the continuous forest (9.3 ± 0.9 vs. 6.8 ± 1.2 SE in the fragment), but the analysis did not show a significant difference (T test: $t = 2.1$, $P = 0.09$).

Activity patterns

A significant association was found between activity budgets and sites ($G = 84$, $df = 3$, $p < 0.001$). Resting was the predominant activity in both forest types, leading to similar instantaneous records (58 vs. 59%). Overall, the main differences between sites were due to a higher frequency of movement in the continuous forests (15% vs. 9% in the fragment, $n = 3120$ and 1800, respectively), contrary to the pattern found for feeding (23 vs. 31%). Social interactions were infrequent in both populations (3% in continuous forests and 1% in the fragment) (Figure 1.a).

In both populations, resting was the predominant activity during the morning and midday hours, and feeding peaked in the afternoon (15:00-16:00 h) (Figure 2). Differences in activity patterns were found among months for both populations (Continuous forest: $G = 162.5$, $df = 26$, $p < 0.001$; Fragment: $G = 24.8$, $df = 10$, $p = 0.002$); however, these variations did not show any clear seasonal patterns (Figure 3).

There were no associations between age/sex classes (or individuals) and activity budgets for the group in the fragment ($G = 8.44$, $p = 0.40$). However, the group in the

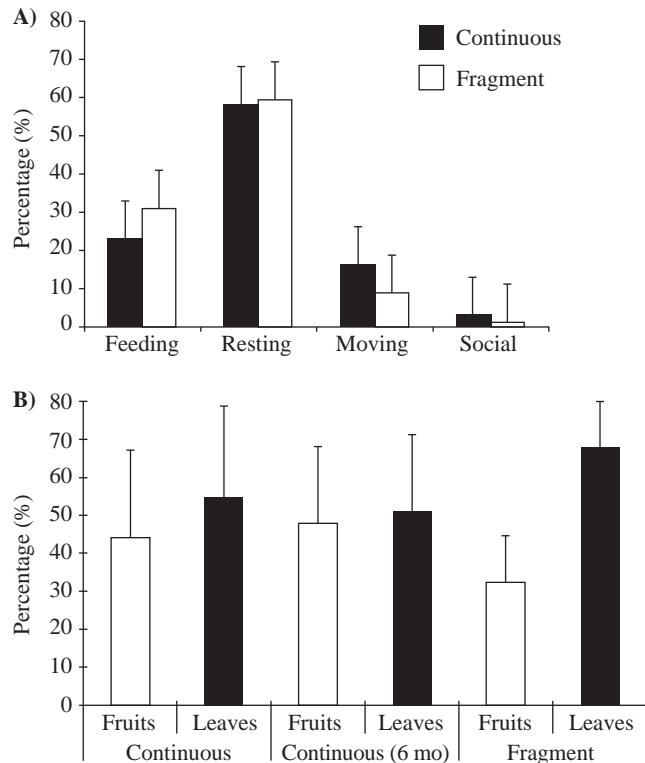


Figure 1. Comparison of activity patterns and diet of red howler monkeys living in continuous and fragmented forests in Meta Department, Colombia. A) The frequency of instantaneous records in different activities, and B) main diet categories. The standard deviation from monthly estimates is shown over the bars.

continuous forest did show associations between these variables ($G = 64.7$, $df = 9$, $p < 0.001$). The main differences were found for juveniles (more common in the continuous forest group), as they spent more time in social interactions (i.e., playing) and less time resting.

Only 6 intra-group agonistic interactions (i.e. chases, bites) were recorded during the study in the continuous forest (0.010 per hour). Four of them were by adults towards juveniles, but one aggression between two adult males, and one by an adult male towards an adult female were also observed. Seventeen agonistic interactions were registered for the group in the fragment (0.047 per hour), all of them between adult males, except for a male-female aggression, including an infanticide (Beltrán and Stevenson, 2013). In fact, based on access to females and severe wounds, during the six-month study period, three changes of dominant male were observed. However, both males remained in the group throughout the study. Feeding time was not associated with dominance status between adult males ($G = 0.03$, $df = 5$, $p = 0.86$). In spite of the high number of howler monkey groups in the fragment, there were no differences in the frequency of intergroup vocal encounters between the two groups (median of 6.9 per month in continuous forest and 6.0 per month in the fragment) (median test: $Chi^2 = 4.01$, $p = 0.05$).

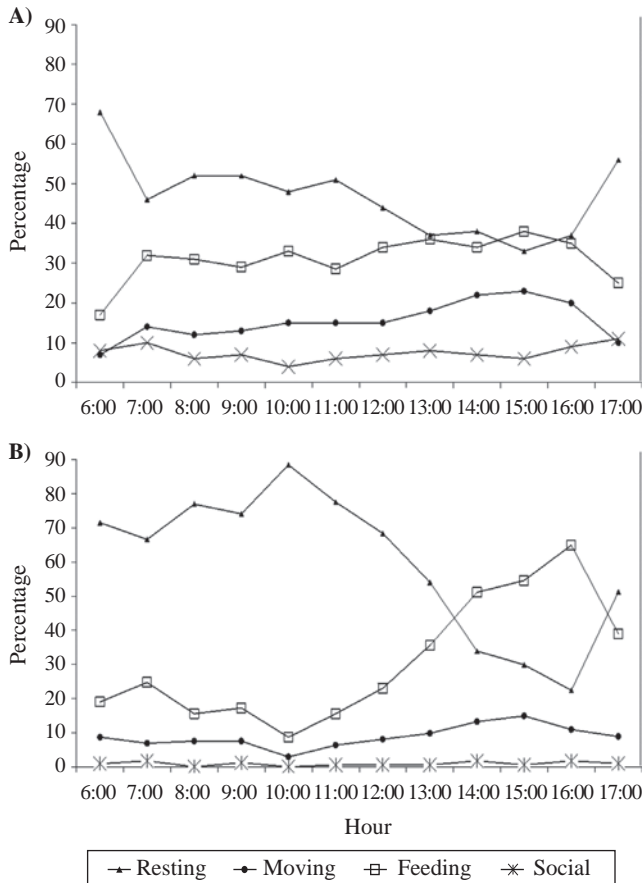


Figure 2. Daily variation in the percentage of records in which red howlers were performing different activities in Meta, Colombia. A) Tinigua and B) Santa Rosa.

Diet and feeding preferences

Young leaves and fruits were the main components in the diet of both groups. However, individuals in continuous forests consumed fruits in a higher proportion than in the fragment (44% vs. 32%, $G = 25.7$, $df = 1$, $p < 0.001$, Figure 1.b). This difference is consistent with the overall fruit production pattern, since the continuous forest showed higher production compared to the fragment (six month estimate: 758.4 kg/ha vs. 460.6 kg/ha, respectively). In the continuous forest, besides leaves and fruits, red howlers were observed ingesting flowers and unripe fruits in low proportions. About 2% of the total feeding time ($n = 828$ min) was spent drinking water, ingesting termitaria and soil from salt licks (a behaviour that is frequent in continuous forests, but not easy to register: Izawa, 1993).

The most consumed fruit species by howlers in continuous forests belong to the Moraceae and Urticaceae families (Table 2), which produce abundant crops. The diet of howlers in the fragment included abundant species (e.g., *Protium heptaphyllum*, *Trattinickia rhoifolia*, and *Virola elongata*) and pioneer species (e.g., *Bellucia grossularioides*,

and *Miconia* spp.) (Table 2). The diet of the group in the continuous forest included almost three times more fruit species in the diet of the group in the fragment (56 vs. 19). Individuals did not feed from large fruiting trees in the fragment (Figure 4). Fruit consumption was positively correlated with fruit production, since highly productive species were also frequently consumed, particularly in the fragment (Figure 5). However, the predictive power of this relationship was very low for the continuous forest (Figure 5a). The most preferred species were *Protium heptaphyllum* in the fragment, and *Pseudolmedia hirsuta*, *Ficus yoponensis*, *F. insipida*, *Brosimum utile*, *B. alicastrum*, *F. davidsoniae*, *F. sphenophylla* and *Celtis schippii* in the continuous forest.

Both groups consumed flowers from species belonging to the Bignoniaceae family and some palms (e.g., *Mauritia flexuosa* –Arecaceae). Seed dispersal was observed for the majority of the consumed ripe fruit species (Stevenson, et al., 2002); however, seed predation was also observed, mainly during periods of food scarcity, when howler monkeys consumed unripe fruits (e.g., *Pera arborea* –Euphorbiaceae, *Brosimum utile* –Moraceae). In the continuous forest, Moraceae and Urticaceae were the most consumed plant families in terms of new leaves, including species such as *Brosimum alicastrum*, *B. lactescens*, *B. utile*, *Cecropia membranacea*, *Pseudolmedia laevis*, *P. laevigata*, *P. hirsuta*, and *Ficus insipida*. Other important species were *Platypodium elegans* and *Inga* spp. –Fabaceae, and *Protium sagotianum* –Burseraceae. In the fragment, the most important resources for the consumption of young leaves included several pioneer species (e.g., *Solanum* spp. *Cecropia* cf. *metensis*), Bignoniaceae vines, and *Erythroxylon* sp.

Temporal variations in diet composition were evident in both populations (Figure 6). Monthly fruit consumption tended to be positively correlated with fruit production (continuous: $r^2 = 0.35$, $n = 13$, $p = 0.03$; fragment: $r^2 = 0.61$, $n = 6$, $p = 0.06$). However, the consumption of young leaves was not correlated with production (continuous: $r^2 = 0.00$, $n = 12$, $p = 0.9$; fragment: $r^2 = 0.53$, $n = 6$, $p = 0.10$). Fruit production was negatively correlated with leaf consumption in the continuous forest: $r = -0.47$, $F = 11.0$, $n = 13$, $p = 0.01$, and a similar trend was obtained for the fragment ($r = -0.59$), but in the latter the slope of the line was not significantly different from zero ($F = 2.2$, $n = 6$, $p = 0.20$).

There were few differences in overall feeding composition among age/sex classes and individuals. For example, in the fragment no association was found between the frequency of leaves and fruit consumption, and the different age/sex classes ($G = 0.70$, $df = 3$, $p = 0.95$). Similarly, no differences were found in feeding time among group members in the fragment ($F = 1.32$, $df = 4$, $p = 0.30$). Even though sampling time varied among individuals in the continuous forest, no significant association was found between diet categories and age/sex classes ($G = 7.6$, $df = 3$, $p = 0.06$), suggesting similar traits among individuals.

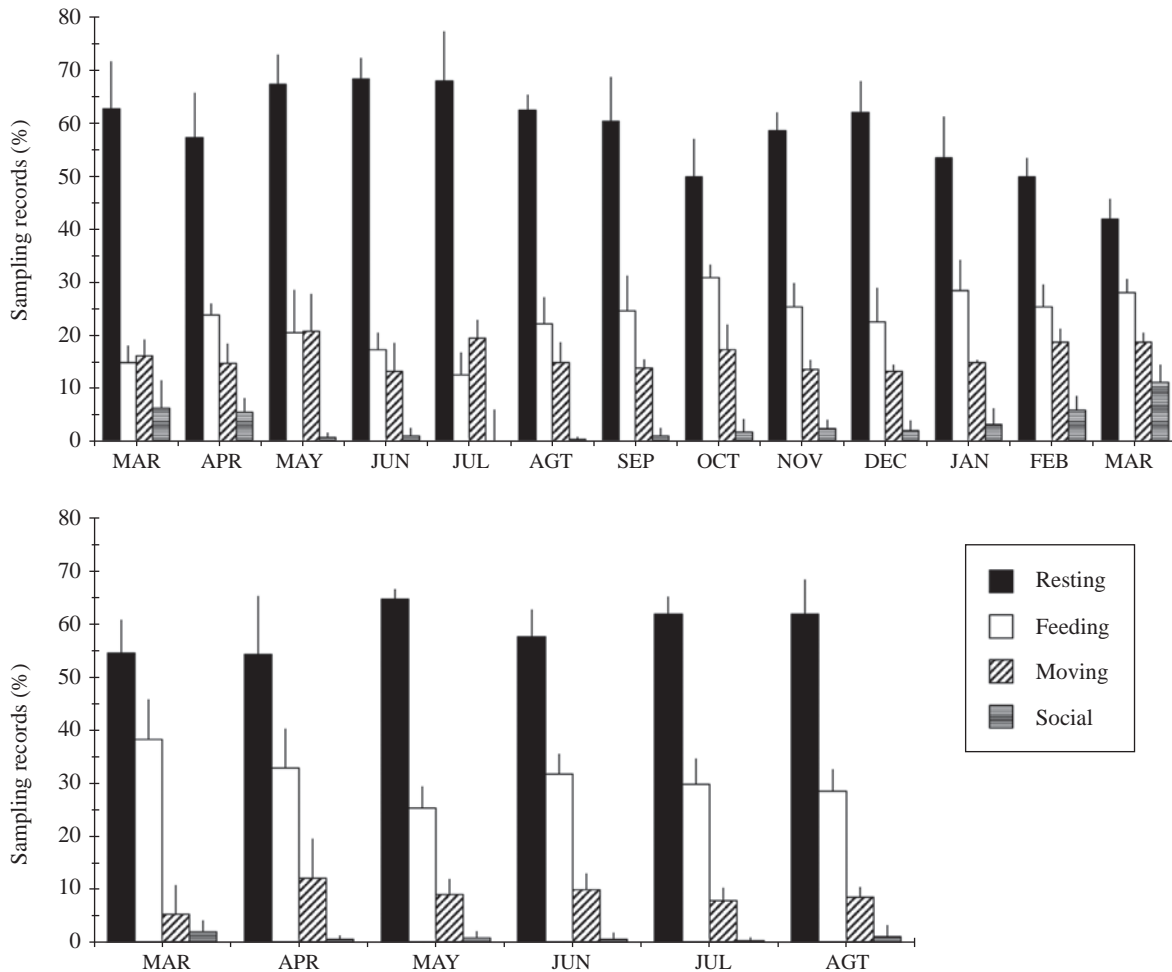


Figure 3. Monthly variation in activity patterns for two populations of red howler monkeys in Meta, Colombia. A) Continuous forest and B) Fragment.

Discussion

Similar to what has been reported in previous studies comparing the behavior of howler monkeys in pristine and fragmented forests, differences in home range area, activity patterns, and diet were found between groups in continuous and fragmented habitats. For instance, the high density of howler monkeys in fragments has been associated with reduced home range area (Crockett & Eisenberg, 1987; Palma, *et al.*, 2011). Bravo and Sallenave (2003) suggested the abundance of high quality resources (e.g. associated with soil nutrients) as a factor causing an increase in population density and a reduction in home range size. However, high densities can also occur in fragments with relatively poor soils (Santamaria, 2004). Foliage quality is expected to play a key role explaining howler population densities (Peres, 1997), as it can be a good predictor of the abundance of folivorous primates (Oates, *et al.*, 1990; Ganzhorn, 1992). However this has not been evaluated for Neotropical sites. Howler population densities can also be affected by competition with large frugivorous primates

that share a significant proportion of their dietary items (Stevenson, *et al.*, 2000), and that are not common in fragments (Stevenson, 2010).

In spite of the large differences in population density between undisturbed and fragmented sites, few differences were found among group sizes. Howler groups tend to be larger in continuous forests but in both sites group size varies depending on the dynamics of group composition and infanticide (Izawa, 1997). A higher rate of aggression among adult males was observed in the fragment, probably associated to changes in alpha male status. These changes included episodes of infanticide, as expected by the sexual selection hypothesis (van Schaik, 2000), and consistent with the idea that group size may be reduced by infanticide (Sterck, *et al.*, 1997).

Studies on the changes in howler activity patterns associated with fragmentation show variable results (Juan, *et al.*, 2000; Bicca-Marques, 2003; Asensio, *et al.*, 2007). In this comparison, resting was observed in similar proportions in both populations, but movement was

Table 2. Main plant species contributing to the fruit diet (in terms of feeding time) of two populations of red howler monkeys, differing in fragmentation regimes, in North-Western Amazonia (R=ripe, U=unripe).

Continuous forest (Tinigua National Park)				Fragment (Santa Rosa farm)			
Species	Feeding time (%)	Ripeness	Family	Species	Feeding time (%)	Ripeness	Family
<i>Brosimum alicastrum</i>	676 (20)	R-U	Moraceae	<i>Trattinickia rhoifolia</i>	304 (22)	R	Burseraceae
<i>Ficus davidsoniae</i>	290 (9)	R	Moraceae	<i>Bellucia grossularioides</i>	284 (21)	R	Melastomateaceae
<i>Pseudolmedia hirsuta</i>	226 (7)	U	Moraceae	<i>Miconia affinis</i>	197 (14)	R	Melastomateaceae
<i>Ficus coerulescens</i>	161 (5)	R	Moraceae	<i>Protium heptaphyllum</i>	135 (10)	R	Burseraceae
<i>Ficus sphenophylla</i>	154 (5)	R	Moraceae	<i>Miconia multispicata</i>	79 (6)	R	Melastomateaceae
<i>Castilla ulei</i>	149 (5)	R	Moraceae	<i>Miconia sp.</i>	74 (5)	R	Melastomataceae
<i>Brosimum utile</i>	148 (5)	R-U	Moraceae	<i>Alchorneopsis floribunda</i>	65 (5)	R	Euphorbiaceae
<i>Coussapoa orthoneura</i>	136 (4)	R	Urticaceae	<i>Virola elongata</i>	49 (4)	R	Myristicaceae
<i>Pouroma minor</i>	120 (4)	R-U	Urticaceae	<i>Cecropia metensis</i>	46 (3)	R	Urticaceae
<i>Ficus insipida</i>	118 (4)	R	Moraceae	<i>Myrcia sylvatica</i>	40 (3)	R	Myrtaceae
<i>Gustavia hexapetala</i>	100 (3)	R	Lecythidaceae	<i>Virola carinata</i>	27 (2)	R	Myristicaceae
<i>Celtis schippii</i>	76 (2)	R	Ulmaceae	<i>Protium glabrescens</i>	22 (2)	R	Burseraceae
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	75 (2)	R	Moraceae	<i>Miconia elata</i>	20 (2)	R	Melastomataceae

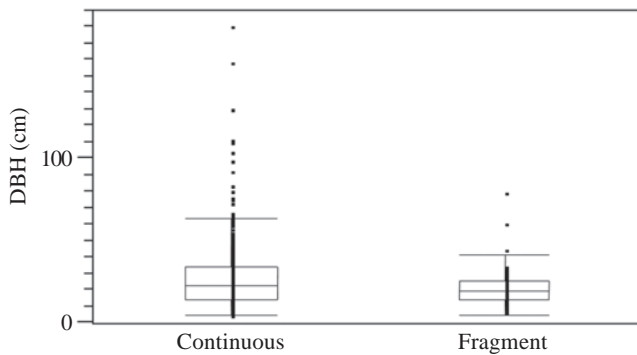


Figure 4. Diameter at breast height (DBH) of fruit resources used by the main study groups.

more frequent in the continuous forest. This may support Milton’s ideas (1998) on howler activities being limited by energetic constraints or space limitation. The fact that fruit production was higher in the undisturbed forest seems to explain the higher fruit consumption rates observed in Tinigua Park. Furthermore, the positive relationship between fruit production and social interactions, which require energy (e.g. play), supports the idea that energetic constraints (i.e., fruit intake) may limit some activities (Bravo & Sallenave, 2003). To compensate for the reduction in fruit availability, commonly associated with fragmentation (Marsh & Loiselle, 2003; Arroyo-Rodriguez & Mandujano, 2006), howler monkey populations might increase feeding time in fragments (Clarke, et al., 2002), and this seems to be the case for the studied group.

Despite the high density of howler monkeys in fragments, differences in the rates of intergroup vocal encounters were not found between study sites. It is possible that high densities may promote group encounters in the fragment, but encounters are more likely when movement is frequent and when home range is large (which may be associated with resource distribution). Therefore, these factors acting together may explain the absence of differences between the sites.

Intragroup agonistic encounters were infrequent, which may be related to energetic or phylogenetic constraints, since other species show higher intra-group agonistic rates (e.g., in continuous forest: *Alouatta seniculus*: 0.08 per day, *Cebus apella*: 3.0 per day and *Lagothrix lagothricha*: 3.9 per day; Stevenson, et al., 2000). Thus, it seems unlikely that migrations of individuals between groups are motivated by competitive intragroup interactions for food. In fact, male migrations are more common in Tinigua Park (Izawa, 1997), probably motivated by reproductive opportunities.

Similar to what has been reported by previous studies (e.g. Cristobal-Azkarate & Arroyo-Rodriguez, 2007), a high dietary flexibility was observed for the species. In both sites, howler monkeys behaved as generalist fruit consumers, ingesting fruits mainly from abundant species with large crops. Even though howler monkeys are the most folivorous among New World monkeys, fruit production is a good predictor of fruit consumption, while the availability of young leaves does not explain ingestion rates, a pattern observed in both populations. Future studies should assess if the availability of young leaves of preferred species is able to explain their consumption times.

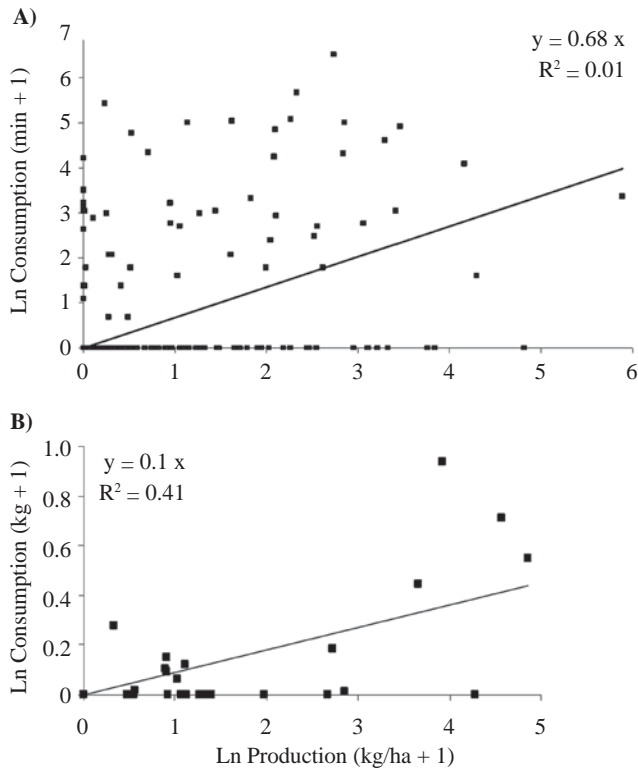


Figure 5. Relationship between fruit production and fruit ingestion in two populations of red howler monkeys in Meta, Colombia: A) Continuous forest and B) Fragment. Each point represents a plant species and fruit consumption in B is expressed as the estimated weight of fruit ingested, while in A it is shown as visitation time (since it was not possible to have feeding rates and weight for all species).

Overall results from this study suggest that howler monkey populations are able to adapt to different ecological settings, without having to significantly modify their social behavior. Howlers do not seem to be strongly limited by food resources and, thus, populations show low levels of intra and intergroup competition. This leads to an egalitarian society, in which coalitions and linear hierarchies do not affect feeding success, nor dispersal patterns (Isbell & van Vuren, 1996). Male and female dispersal was observed in both continuous and fragmented forests, a pattern expected when there is low competition for resources. In addition to the known influence of diseases on howler population densities (Rudran & Fernandez-Duque, 2003), two ecological parameters need to be examined in detail: the nutritional quality of leaves and interspecific competition for fruits.

Acknowledgements

We thank several anonymous reviewers who made corrections in earlier versions of the manuscript. We thank Drs. Kosei Izawa, Akisato Nishimura, and Koshin Kimura for their help in our first studies of primate ecology. We are very grateful to Familia Sanchez, for the logistic support and for allowing us to carry out the study in Santa Rosa farm, as well as Ana Maria Aldana and Johana Torres for their collaboration during fieldwork. Thomas Defler and Diana C. Guzmán made many useful comments and Diana fixed the final figures. The study in continuous forest was possible thanks to Carlos Mejia, the logistic support of CIEM (Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena),

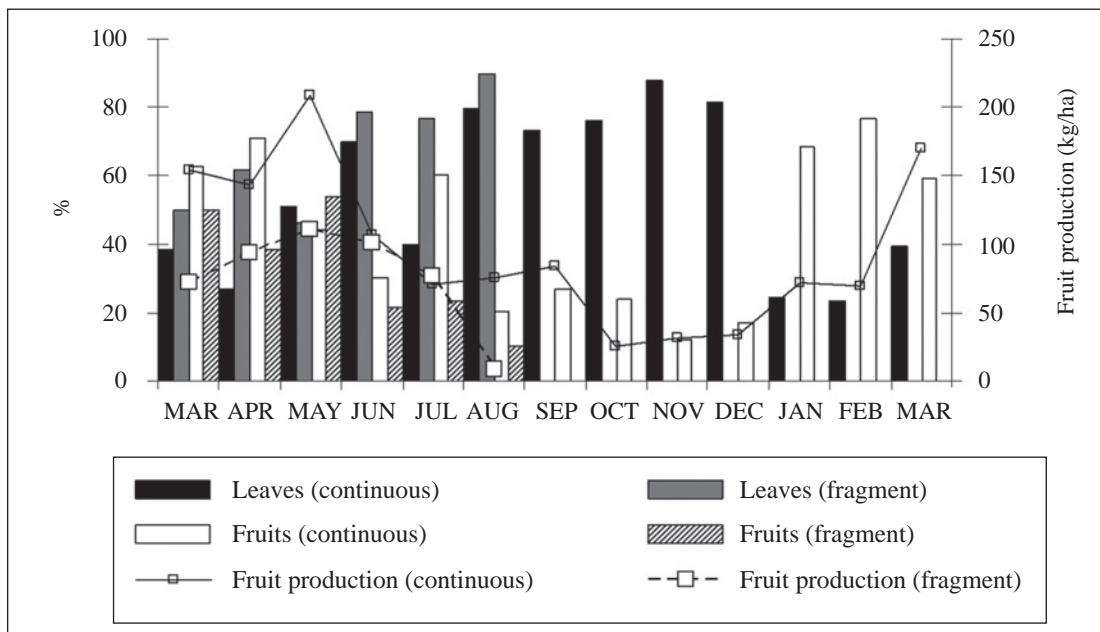


Figure 6. Monthly variation in the proportion of leaves and fruits ingested by two populations of red howler monkeys (continuous forests in Tinigua National Park and a fragment in Santa Rosa farm, Meta, Colombia). The lines represent estimates of ripe fruit production from phenological transects.

and the permits from Unidad de Parques Nacionales. This study was funded by La Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Banco de la República).

Conflict of interests

The authors declares no conflicts of interests.

References

- Agoramoorthy, G., & Rudran, R.** (1993). Male dispersal among free-ranging red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. *Folia Primatologica*, **61**: 92-96.
- Andresen, E.** (1999). Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, **31**: 145-158.
- Arroyo-Rodriguez, V., & Mandujano, S.** (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, **27**: 1079-1096.
- Asensio, N., Cristobal-Azkarate J., Dias P.A.D., Veá J.J., & Rodriguez-Luna, E.** (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, **78**: 141-153.
- Beltran, M.L., & Stevenson, P.R.** (2012). Twins and infanticide in red howler monkeys inhabiting a fragment in Western Orinoquia. *Neotropical Primates*, **19** (1): 41-42.
- Bicca-Marques, J.C.** (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: L.K. Marsh (ed.) *Primates in fragments: Ecology and conservation*. (pp. 283-303). Kluwer Academics/Plenum Publishers, New York.
- Bravo, S.P., & Sallenave, A.** (2003). Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. *International Journal of Primatology*, **24**: 825-846.
- Carretero-P., X.** (2008). Efecto de la disponibilidad de recursos sobre la ecología y comportamiento de *Saimiri sciureus albigena* en fragmentos de bosque de galería, San Martín (Meta- Colombia). MSc thesis. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- Chapman, C.A., & Balcomb, S.R.** (1998). Population characteristics of howlers: Ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology*, **19**: 385-403.
- Clarke, M.R., Collins, D.A., & Zucker, E.L.** (2002). Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, **23**: 365-381.
- Cristobal-Azkarate, J., & Arroyo-Rodriguez, V.** (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, **69**: 1013-1029.
- Crockett, C.M.** (1996). The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop size and population growth in two habitats. In: M.A. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber (eds.). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. (pp. 489-510). Plenum Press, New York.
- Crockett, C.M.** (1998). Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, **19**: 549-578.
- Crockett, C.M.** (2003). Re-evaluating the sexual selection hypothesis for infanticide by *Alouatta* males. *Special Topics in Primatology*, **3**: 327-365.
- Crockett, C.M., & Eisenberg, J.F.** (1987). Howlers: Variations in group size and demography. In: B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (eds.). *Primate Societies*. (p. 54-68), University of Chicago Press, Chicago.
- Di Fiore, A., & Campbell, C.J.** (2007). The Aletines: Variation in ecology, behavior, and social organization. In: C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. Mackinnon, M. Panger, & S.K. Bearder (eds.). *Primates in Perspective*. (pp. 155-185). Oxford University Press; Oxford.
- Ganzhorn, J.U.** (1992). Leaf chemistry and the biomass of folivorous primates in tropical forests: Test of a hypothesis. *Oecologia*, **91**: 540-547.
- Gaulin, S.J.C., & Gaulin, C.K.** (1982). Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology*, **3**: 1-32.
- Hobbs, R.J., & Yates, C.J.** (2003). Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, **51**: 471-488.
- Isbell, L.A.** (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, **2**: 134-155.
- Isbell, L.A., & van Vuren, D.** (1996). Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates. *Behaviour*, **133**: 1-36.
- Izawa, K.** (1993). Soil-eating by *Alouatta* and *Ateles*. *International Journal of Primatology*, **14**: 229-242.
- Izawa, K.** (1997). Social changes within a group of red howler monkeys, VI. *Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia*, **11**: 19-34.
- Izawa, K., & Lozano, H.** (1992). Social changes within a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) IV. *Field Studies of New World Monkeys La Macarena Colombia*, **7**: 15-27.
- Juan, S., Estrada, A., & Coates-Estrada, R.** (2000). Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en fragmentos de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates*, **8**: 131-135.
- Julliot, C.** (1996). Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology*, **17**: 239-258.
- Julliot, C., & Sabatier, D.** (1993). Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French- Guiana. *International Journal of Primatology*, **14**: 527-550.
- Kimura, K.** (1992). Demographic approach to the social group of wild red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Field Studies of New World Monkeys La Macarena Colombia*, **7**: 29-34.

- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., et al.** (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**: 605-618.
- Marsh, L.K., & Loiselle, B.A.** (2003). Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of Northern Belize. *International Journal of Primatology*, **24**: 65-86.
- Milton, K.** (1998). Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): Energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology*, **19**: 513-548.
- Miranda, J.M.D., Bernardi, I.P., Abreu, K.C., & Passos, F.C.** (2005). Predation on *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) by *Leopardus pardalis* (Linnaeus) (Carnivora, Felidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**: 793-795.
- Oates, J.F., Whitesides, G.H., Davies, A.G., Waterman, P.G., Green, S.M., Dasilva, G.L., & Mole, S.** (1990). Determinants of variation in tropical forest primate biomass - new evidence from West-Africa. *Ecology*, **71**: 328-343.
- Palma, A.C., Vélez, A., Gómez-Posada, C., López, H., Zárate-Caicedo, D. A., & Stevenson, P.R.** (2011). Use of space, activity patterns, and foraging behavior of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in an Andean forest fragment in Colombia. *American Journal of Primatology*, **73** (10), 1062-1071.
- Peres, C.A.** (1997). Effects of habitat quality and hunting pressure on arboreal folivore densities in Neotropical forests: A case study of howler monkeys (*Alouatta* spp.). *Folia Primatologica*, **68**: 199-222.
- Pope, T.R.** (1990). The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multimale and single-male troops using genetic markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **27**: 439-446.
- Pope, T.R.** (1992). The Influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Evolution*, **46**: 1112-1128.
- Rudran, R., & Fernandez-Duque, E.** (2003). Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. *International Journal of Primatology*, **24**: 925-947.
- Sallis, E.S.V., de Barros, V., Garmatz, S.L., Figuera, R.A., & Graca, D.L.** (2003). A case of yellow fever in a brown howler (*Alouatta fusca*) in Southern Brazil. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, **15**: 574-576.
- Santamaría, M.** (2004). The effect of home range reduction on the ecology of red howler monkeys in Central Amazonia. Doctoral thesis, University of Cambridge. Cambridge, UK.
- Santamaría, M., & Rylands, A.B.** (2003). Ecología básica de un grupo de *Alouatta seniculus* durante la estación seca en la Amazonia central brasilera. In: V. Pereira-Bengoa, F. Nassar-Montoya & A. Savage (eds.). *Primatología del Nuevo Mundo: Biología, medicina y conservación*. (pp. 96-111). Centro de Primatología Araguatos, Bogotá.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., & Margules, C.R.** (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, **5**: 18-32.
- Sekulic, R.** (1982). The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour*, **81**: 38-54.
- Sterck, E.H.M., Watts, D.P., & van Schaik, C.P.** (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **41**: 291-309.
- Stevenson, P.R.** (2007). Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. In: A.J. Dennis, E.W. Schupp, R.J. Green & D.W. Westcott (eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. (pp. 340-362). CAB International, Wallingford, UK.
- Stevenson, P.R.** (2010). Efectos de la fragmentación y de la producción de frutos en comunidades de primates Neotropicales. In: V. Pereira-Bengoa, P.R. Stevenson, M.L. Bueno & F. Nassar (eds.). *Avances en la Primatología del Nuevo Mundo*. (pp. 239-257). Centro de Primatología Araguatos, Bogotá.
- Stevenson, P.R., & Aldana, A.M.** (2008). Potential effects of ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the Western Orinoco basin, Colombia. *International Journal of Primatology*, **29**: 365-377.
- Stevenson, P.R., Castellanos, M.C., Cortes, A.I., & Link, A.** (2008). Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica*, **40**: 559-567.
- Stevenson, P.R., Castellanos, M.C., Pizarro, J.C., & Garavito, M.** (2002). Effects of seed dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, **23**: 1187-1204.
- Stevenson, P.R., & Link, A.** (2010). Fruit preferences of *Ateles belzebuth* in Tinigua Park, Northwestern Amazonia. *International Journal of Primatology*, **31**: 393-407.
- Stevenson, P.R., Quiñones, M.J., & Ahumada, J.A.** (1998). Effects of fruit patch availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, **19**: 313-324.
- Stevenson, P.R., Quiñones, M.J., & Ahumada, J.A.** (2000). Influence of fruit availability on ecological overlap among four Neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*, **32**: 533-544.
- Stevenson, P.R., Suescún, M., & Quiñones, M.J.** (2004). Characterization of forest types at the CIEM, Tinigua Park, Colombia. *Field Studies of New World Monkeys La Macarena Colombia*, **14**: 1-19.
- Terborgh, J., & Janson, C.H.** (1986). The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **17**: 111-135.
- Thorington, R.W.J., Rudran, R., & Mack, D.** (1979). Sexual dimorphism of *Alouatta seniculus* and observations on capture techniques. In: J.F. Eisenberg (ed.). *Vertebrate*

Ecology in the Northern Neotropics. (pp. 97-106). Smithsonian Institution Press, Washington D. C., USA.

- Torres-Neira, J.A.** (2005). Historia natural de *Cebus apella* y patrones de asociación interespecífica con *Saimiri sciureus* en un bosque fragmentado (Meta, Colombia). B.Sc thesis. Universidad de Los Andes, Bogotá.
- Treves, A., Drescher, A., & Ingrisano, N.** (2001). Vigilance and aggregation in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **50**: 90-95.
- van Schaik, C.** (2000). Infanticide by male primates: the sexual selection hypothesis revisited. In: C. van Schaik & C.H. Janson (eds.). Infanticide by males and its implications. (pp. 27-60). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wang, E., & Milton, K.** (2003). Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *International Journal of Primatology*, **24**: 1227-1243.

Potencial amilolítico de microorganismos asociados al arroz cultivados a partir de almidón extraído de subproductos del grano

Rubell Juneidy Vanegas-Zamora, Jonh Jairo Méndez-Arteaga, Walter Murillo-Arango*

Grupo de Investigación en Productos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

Resumen

El estudio evaluó el potencial amilolítico de microorganismos aislados de sustratos relacionados con el cultivo de arroz a partir de almidón extraído por el método alcalino en arroz de tercera de las variedades Índica y Fedearroz 60. El almidón se fermentó de forma directa con microorganismos aislados de los sustratos, se evaluó el efecto del tipo de microorganismo y del tiempo de fermentación (24, 48 y 72 h) en reactores de 50 ml suplementados con 20 g/l de almidón, y se midió la liberación de azúcares totales y azúcares reductores, así como la actividad amilolítica directa. Entre los microorganismos recuperados de los sustratos se destacaron los hongos *Aspergillus* spp., *Rhizopus oryzae*, *Penicillium* spp. y *Candida krusei*, por su mayor crecimiento en el medio suplementado con almidón y por su actividad amilolítica diferencial. Se observó una dependencia entre los factores evaluados y el potencial amilolítico. El organismo más eficiente fue *Aspergillus* spp., que liberó 2,85 g/l de azúcares a las 72 horas de fermentación con el almidón de la variedad Fedearroz 60, y el menos eficiente fue *C. krusei*, con 0,300 g/l de azúcares reductores en el mismo tiempo de fermentación y sin diferencia significativa debida al tipo de variedad, lo que indica un apreciable potencial amilolítico en microorganismos nativos asociados al cultivo del arroz y un efecto importante de la estructura y la composición química de los almidones de las variedades estudiadas.

Palabras clave: almidón de arroz, subproductos agroindustriales, capacidad amilolítica, microorganismos nativos.

Amyolytic potential of microorganisms associated to rice crops cultured on starch from rice byproducts

Abstract

We evaluated the amyolytic potential of microorganisms isolated from substrates related to rice crops cultured on starch extracted by the alkaline method from third category Índica and Fedearroz 60 rice varieties. The starch was subjected to direct fermentation with microorganisms isolated from the substrates; we evaluated the effect of the type of microorganism and the fermentation time (24, 48 and 72 h) in 50 ml reactors supplemented with 20 g/l of starch, and we measured total sugars, reducing sugars and direct amyolytic activity. Among the microorganisms recovered from the substrates, *Aspergillus* spp., *Rhizopus oryzae*, *Penicillium* spp. and *Candida krusei* were especially efficient given their growth rate in the starch-supplemented medium, and their differential amyolytic activity. The most efficient organism was *Aspergillus* spp., releasing 2.85 g/l of reducing sugar at 72 h in starch from the Fedearroz 60 rice variety, and the least efficient was *C. krusei*, with 0.300 g/l of reducing sugars during the same fermentation time, apparently regardless of the variety. This indicates a significant amyolytic potential of native microorganisms associated with rice crops and their significant effect on the structure and chemical composition of the starch varieties under study.

Key words: Rice starch, agroindustrial byproducts, amyolytic potencial, native microorganism.

Introducción

El arroz se considera uno de los cereales más importantes debido a su aporte nutricional básico, y es parte esencial de la dieta en 17 países de Asia y el Pacífico, nueve países de América, y ocho países de África. Aporta cerca de 20 % de la energía alimentaria a nivel mundial y proporciona, vitaminas como la tiamina, la niacina y la riboflavina; además, tiene un gran contenido de ácido aspártico y glutámico (FAO, 2004). En Colombia la producción de arroz registrada para el primer semestre de 2015 fue de 780.997 toneladas, de

las cuales el departamento del Tolima produjo 317.978, lo que representa el 41 % del total nacional (Dane-Fedearroz, 2013); no obstante, aproximadamente 20 % de la producción corresponde a granos manchados, partidos y de tercera calidad que son escasamente comercializados (Espinal, *et al.*, 2005).

*Correspondencia:

Walter Murillo Arango, wmurillo@ut.edu.co

Recibido: 4 de agosto de 2015

Aceptado: 3 de noviembre de 2015

Los granos de arroz están constituidos en un 90 % por almidón, el cual se considera un recurso económico para la producción de glucosa, fructosa y jarabes de maltosa muy utilizados en la industria de alimentos (Roy & Gupta, 2004), así como de productos a partir de su fermentación, como son el etanol y las dextrinas (Binod, *et al.*, 2010; Kim, *et al.*, 2010; Ko, *et al.*, 2009). El almidón de arroz posee características únicas como su textura suave, su alta resistencia al ácido y los amplios rangos de variación en sus contenidos de amilosa y amilopectina (el de la amilosa, por ejemplo, puede variar entre 8 y 37 %), por lo cual se ha incrementado su demanda en aplicaciones farmacéuticas y alimenticias (Wani, *et al.*, 2012).

Convencionalmente, la conversión del almidón a glucosa y otros productos derivados requiere de la previa gelatinización de los gránulos para el óptimo desarrollo del proceso de hidrólisis enzimática, lo cual exige una gran energía de entrada, con el consecuente incremento de los costos del proceso (Tester, *et al.*, 2006).

La búsqueda de microorganismos con potencial para sacarificar directamente los gránulos de almidón crudo a temperaturas moderadas y mediante la producción de alfa amilasas, sigue siendo atractiva desde el punto de vista económico, pues reduce los costos del proceso (Goyal, *et al.*, 2005). En este sentido, se conoce la capacidad de los hongos de los géneros *Aspergillus* y *Rhizopus*, así como de una amplia variedad de microorganismos, para producir diferentes tipos de amilasas. Estas enzimas tienen la capacidad de hidrolizar diferentes fuentes de sacáridos (Sivaramakrishnan, *et al.*, 2006; Sodhi, *et al.*, 2005). Por lo tanto, el estudio de la capacidad amilolítica de microorganismos asociados al cultivo del arroz se convierte en una oportunidad no solo para encontrar nuevas fuentes de amilasas, sino también para establecer su potencial en la transformación de almidones en otros productos de valor agregado. Por tal razón, en este estudio se evaluó la capacidad amilolítica de microorganismos aislados de sustratos asociados con el cultivo de este grano y cultivados en almidón extraído de arroz de tercera de las variedades Índica (In) y Fedearroz 60 (F60) procedentes del departamento del Tolima.

Metodología

Aislamiento e identificación de microorganismos

Se aislaron microorganismos de los siguientes sustratos asociados al cultivo de arroz: suelo, cascarilla, arroz integral y arroz de las variedades In y F60. Las muestras se recogieron directamente en agar Sabouraud suplementado con cefalexina y ampicilina al 0,1 %. La preselección se hizo con base en el crecimiento y la morfología: los aislamientos que crecieron más rápidamente en el medio de cultivo selectivo y que presentaron una morfología típica de levaduras y hongos, se purificaron posteriormente mediante repiques sucesivos (Vanegas, *et al.*, 2003).

Las levaduras se identificaron inicialmente bajo el microscopio óptico con tinción de Gram, y posteriormente con el kit bioquímico API 20C AUX; los hongos se identificaron mediante el uso de claves taxonómicas (Gilman, 1963) y con base en la información morfológica recolectada.

Almidón de arroz

Se usó almidón de arroz previamente extraído y caracterizado a partir de granos de tercera calidad de las variedades In y F60, según se describió en el estudio adelantado por Zamora, *et al.*, 2013, es decir, una extracción bajo condiciones alcalinas.

Determinación de la actividad amilolítica

Se utilizó un medio de cultivo mínimo en el que el almidón era la única fuente de carbono. La composición del medio, medida como porcentaje de masa por volumen (% p/v), fue la siguiente: almidón, 10 g/l; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 5g/l; KH_2PO_4 : 5g/l, y 2g/l de agar (Vanegas, *et al.*, 2004). El cultivo se incubó a 37 °C, y posteriormente se midió su eficiencia a las 48 y 72 horas, evaluando el consumo de almidón mediante el método del halo de crecimiento.

La cuantificación de la actividad amilolítica se llevó a cabo en reactores de flujo continuo de 50 ml con un medio mínimo líquido (20 g/l de almidón, 5 g/l de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ y KH_2PO_4 , 20 g/l de agar, 4 g/l de extracto de levadura y 3 g/l de peptona), al que se le agregó una suspensión de 5 ml del microorganismo; se incubaron $3,9 \times 10^9$ levaduras/ml, $4,3 \times 10^9$ esporas de *Rhizopus spp*/ml, $2,8 \times 10^9$ esporas de *Penicillium spp*/ml y $2,3 \times 10^9$ esporas de *Aspergillus*/ml. La actividad se midió como UA/min l a las 24, 48 y 72 horas, previa inactivación de la actividad enzimática en un baño a 100 °C durante 15 minutos. El filtrado se usó para la determinación de los azúcares reductores (Sarmiento, *et al.*, 2003). Todos los ensayos se hicieron por duplicado.

Cuantificación de los azúcares reductores

Los azúcares reductores se cuantificaron utilizando el método del ácido 3,5 dinitrosalicílico (Miller, 1959). Se elaboró una curva de calibración con glucosa entre 0,12 y 2,0 g/l, y las determinaciones se hicieron en un espectrofotómetro Thermo scientific UV-V Helios Gamma, modelo UVG154501.

Análisis estadístico

Se hizo un análisis factorial compuesto del tipo de microorganismo, el tiempo de fermentación y la variedad de arroz usando como variables la respuesta al contenido de azúcares reductores y la actividad amilolítica en cada uno de los ensayos. Se consideraron dos réplicas para cada uno de los tratamientos.

Las comparaciones múltiples se hicieron mediante el test de las mínimas diferencias significativas (*least significant differences*, LSD), con un nivel de significación de 95 %, usando el programa estadístico Statgraphic Centurion XV.

Resultados y discusión

Aislamiento e identificación de microorganismos

Se aislaron e identificaron los organismos *Candida krusei*, *Aspergillus* spp., *Penicillium* spp. y *Rhizopus oryzae*. Este último hongo fue el microorganismo más común entre los sustratos evaluados, posiblemente debido a su capacidad para colonizar diversos sustratos y tomar un amplio rango de azúcares (Karimi, et al., 2006). La cascarilla fue el sustrato que presentó el mayor número de microorganismos, probablemente por su alto contenido de carbono (39 %), lo que facilitaría el desarrollo microbiano (Camargo, 2005).

Metabolismo y transformación microbiana del almidón

Los microorganismos que evidenciaron un desarrollo apreciable en el medio de cultivo suplementado con almidón a las 48 horas de la siembra fueron *R. oryzae*, *Aspergillus* spp., *Penicillium* spp. y *C. krusei* fueron los organismos que mostraron un desarrollo más apreciable.

La actividad amilolítica observada coincidió con la reportada para especies de los géneros *Aspergillus* y *Rhizopus*, cuya producción de glucoamilasas implicadas en el proceso de degradación del almidón se ha documentado previamente (Prasad, et al., 2007). En el caso particular de *Aspergillus* spp., su capacidad para degradar almidón se ha demostrado mediante la inducción de sustratos como el aceite de torta de cacahuete, el salvado de trigo y el salvado de maíz mezclados en una proporción de masa de 1:2:2 (Alva, et al., 2007), al igual que en especies como *A. niger*, empleada en la degradación de residuos agroindustriales, ya que produce enzimas del tipo de la celulasa, la pectinasa y la hemicelulasa, y otras del tipo de la amilasa, las cuales han demostrado su efectividad en la degradación de almidones crudos bajo diferentes condiciones experimentales (Tester, et al., 2006). En las Figuras 1 y 2 se puede observar la actividad enzimática de los diferentes microorganismos en los almidones de las variedades de arroz estudiadas.

El microorganismo con la mayor actividad enzimática a las 72 horas de fermentación con el almidón de la variedad F60 fue *Aspergillus* spp., con una actividad promedio de 44 UA/min/l, es decir, casi 10 veces mayor a la de la levadura *C. krusei* (3,53 UA/min/l), y casi cuatro veces mayor a la observada con los hongos *Rhizopus* spp. y *Penicillium* spp., cuyos niveles de actividad enzimática fueron muy semejantes para el mismo tiempo de fermentación (10,73 UA/min/l). Una menor actividad enzimática se observó con el almidón de la variedad In para *Aspergillus* spp., con un valor de 18,45 UA/min/l, mientras que los demás mantuvieron niveles de actividad enzimática similares a los obtenidos con la variedad F60. La amilólisis llevada a cabo por *Aspergillus* spp. fue comparable a la de especies como *A. niger* en almidón de yuca reportada por Villalba, et al., (2008), lo que demuestra el potencial de la aplicación de los almidones de arroz en la producción de azúcares simples.

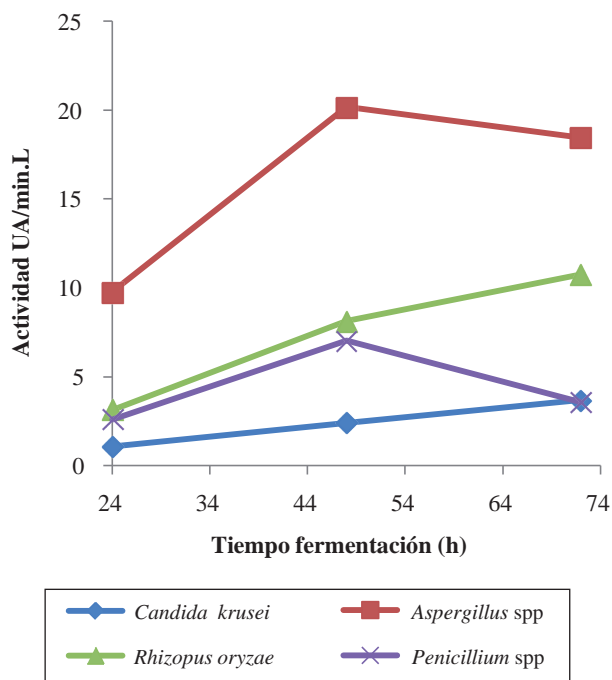


Figura 1. Actividad amilolítica de los microorganismos aislados de sustratos relacionados con el cultivo del arroz a partir de almidón de la variedad de arroz Índica

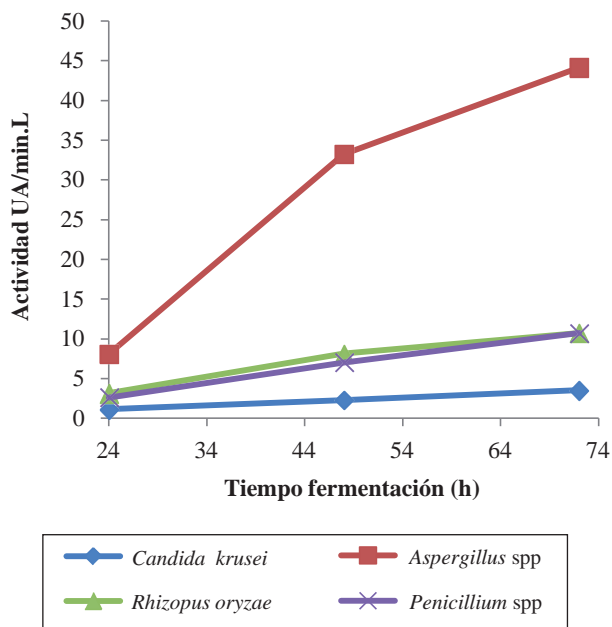


Figura 2. Actividad amilolítica de los microorganismos aislados de sustratos relacionados con el cultivo del arroz a partir de almidón de la variedad Fedearroz 60

La acción enzimática se relaciona con los resultados de los carbohidratos reductores, cuyo aumento se observó a medida que transcurrió el tiempo de fermentación en casi todos los casos y cuya liberación dependió estadísticamente

del tipo de microorganismo, el tiempo de fermentación y la variedad de arroz, tal como se observa en la Tabla 1, en la cual se presenta el efecto de los factores antes mencionados sobre la liberación de azúcares reductores.

El microorganismo que generó mayor cantidad de azúcares reductores fue *Aspergillus* spp. (4,31 g/l) a las 48 horas de fermentación con el almidón de la variedad F60, mientras que con la variedad In se generaron 2,61 g/l. Para los demás microorganismos no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las 48 y las 72 horas de fermentación. Los hongos *R. oryzae* y *Penicillium* spp. liberaron alrededor de 1,0 g/l, y *C. krusei* fue el menos eficiente, con un promedio de 0,3 g/l, independientemente de la variedad de arroz en todos los casos. Estos resultados se pueden apreciar en las Figuras 3 y 4.

La dependencia entre el tiempo de fermentación y la cantidad de azúcares reductores fue directa en casi todos los microorganismos con excepción de *Aspergillus* spp., en la cual se observó una disminución marcada de la cantidad de azúcares reductores a las 72 horas de fermentación, lo que posiblemente se debió a la inhibición enzimática por producto o a que el hongo comenzó a incrementar el consumo de azúcares simples para el desarrollo de sus procesos metabólicos.

Los resultados presentados coinciden con los reportes acerca de la capacidad de los hongos de los géneros *Penicillium*, *Rhizopus* y *Aspergillus* como buenos productores de enzimas amilolíticas (de Castro, et al., 2011).

La expresión de amilasas se ha conseguido con diferentes especies de los géneros de hongos usados en este estudio y subproductos agroindustriales como la cáscara de yuca,

Tabla 1. Prueba de múltiples rangos para azúcares reductores (mg/l) según tipo de microorganismo, por tiempo de fermentación (horas) y por variedad de arroz

Parámetros	Promedios
Microorganismo	
<i>Candida krusei</i>	0,300 a
<i>Penicillium</i> spp	1,604 b
<i>Rhizopus oryzae</i>	1,651 c
<i>Aspergillus</i> spp	2,827 d
Tiempo fermentación (h)	
24	1,242 a
48	1,668 ab
72	1,877 b
Variedad de arroz	
Índica	1,079 a
Fedearroz 60	2,112 b

Letras diferentes Indican diferencias estadísticamente significativas (p<0,05)

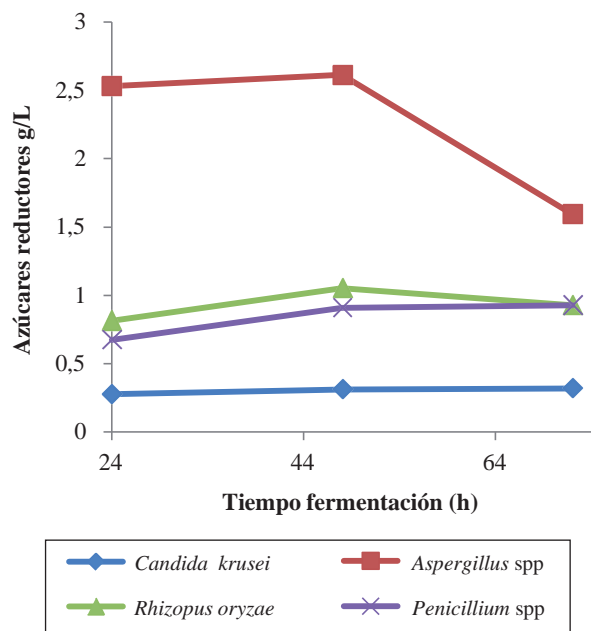


Figura 3. Liberación de azúcares reductores por microorganismo con el almidón de la variedad de arroz Índica

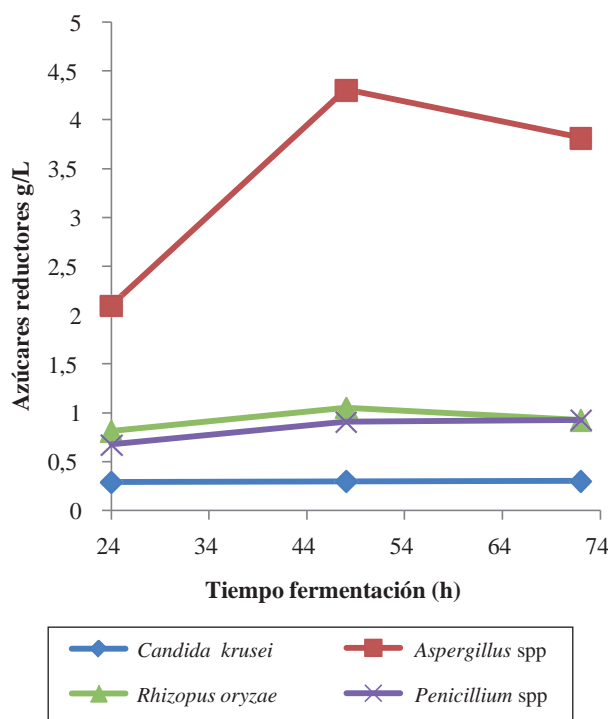


Figura 4. Liberación de azúcares reductores por microorganismo con el almidón de la variedad de arroz Fedearroz 60

el ñame, el plátano, el banano, el bagazo de caña, el salvado de trigo y el salvado de arroz, entre otros, los cuales han demostrado ser buenos inductores de amilasas en los hongos *A. awamori*, *A. wentii*, *P. verrucosum*, *R. microsporus* y *R. oryzae*.

Como se presenta en la Tabla 1, hubo una relación estadísticamente significativa entre el almidón de la variedad de arroz y la liberación de azúcares reductores, aspecto que puede sugerir una dependencia importante de la estructura y la composición química de los almidones usados, lo que en la literatura científica se ha asociado específicamente con los contenidos de amilosa y amilopectina. En este sentido, los almidones con mayores contenidos de amilosa o con cadenas cortas de amilopectina son más resistentes a la hidrólisis enzimática, ya que una menor cantidad de ramificaciones, o de sitios disponibles de configuración $\alpha 1\rightarrow 6$, hace más lenta la degradación (Tahir, *et al.*, 2010). Igualmente, los estudios sobre la digestibilidad de las α -amilasas de almidones de diversas leguminosas mostraron que la tasa de hidrólisis se vio afectada por la organización de las cadenas de almidón dentro del granulo, así como por el grado de interacción entre las cadenas de amilosa (Zhou, *et al.*, 2004), en tanto que en almidones de trigo y maíz el tamaño del granulo afectó su amilólisis (Naguleswaran, *et al.*, 2012); las investigaciones futuras sobre estos aspectos deberán determinar la relación entre la estructura química de los almidones de arroz analizados y los resultados presentados en este estudio.

Conclusiones

Con excepción de *C. krusei*, los demás microorganismos aislados de los diversos sustratos relacionados con el arroz tuvieron una actividad amilolítica apreciable en los almidones de las variedades de arroz en estudio, lo cual indica que son una fuente importante de organismos que podrían usarse en el futuro en procesos que conlleven a la hidrólisis y posterior conversión de almidones en otros productos. Aunque en este estudio no se determinó el efecto de la estructura y la composición química de los almidones en su hidrólisis enzimática, su medición en términos de la liberación de azúcares simples, así como su actividad enzimática, se vio afectada por el tipo de almidón, lo cual debe revisarse de manera más detallada en futuros estudios, dada su relevancia en el aprovechamiento biotecnológico del almidón de arroz de las variedades aquí estudiados.

Agradecimientos

Los autores del trabajo extienden sus agradecimientos a la Universidad del Tolima por la financiación del presente estudio.

Conflicto de Intereses

Los autores manifestamos no presentar ningún conflicto de intereses frente a la información presentada en el presente documento.

Bibliografía

Alva, S., Anupama, J., Savla, J., Chiu, Y., Vyshali, P., Shruti, M., Ruchi, K. (2007). Production and characterization of fungal amylase enzyme isolated from *Aspergillus* sp. JGI 12 in solid state culture. *Afr.J. Biotechnol.* **6** (5): 576-581.

- Binod, P., Sindhu, R., Singhanian, R. R., Vikram, S., Devi, L., Nagalakshmi, S., Pandey, A. (2010). Bioethanol production from rice straw: An overview. *Bioresource Technol.* **101** (13): 4767-4774. doi: 10.1016/j.biortech.2009.10.079
- Camargo, J. V. (2005). Diseño, construcción y puesta a punto de un prototipo de quemador para la combustión continua y eficiente de la cascarilla de arroz. *El Hombre y la Máquina.* **25**: 128-135.
- Dane-Fedearroz. (2015). Encuesta nacional de arroz mecanizado, I semestre de 2013. Dane-Fedearroz. Recuperado el 14 de noviembre, 2015, de http://www.dane.gov.co/files/investigaciones/boletines/arroz/bol_arroz_Isem15.pdf.
- de Castro, A., de Andréa, T., Carvalho, D., Teixeira, M., dos Reis Castilho, L., Freire, D. (2011). Valorization of residual agroindustrial cakes by fungal production of multienzyme complexes and their use in cold hydrolysis of raw starch. *Waste. Biomass. Valorization.* **2** (3): 291-302. doi: 10.1007/s12649-011-9075-5
- Espinal, C., Martínez, H., Ortíz, L. (2005). La cadena del arroz en Colombia, una mirada global de su estructura y dinámica, 1991-2005. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural Observatorio Agro cadenas Colombia, 38.
- FAO. (2004). El arroz y la nutrición humana. Recuperado el 20 de marzo, 2014, de <http://www.fao.org/rice2004/es/f-sheet/hoja3.pdf>.
- Gilman, I. (1963). Manual de los hongos del suelo (Primera edición). México DF: Compañía Editorial Continental.
- Goyal, N., Gupta, J. K., Soni, S. K. (2005). A novel raw starch digesting thermostable α -amylase from *Bacillus* sp. I-3 and its use in the direct hydrolysis of raw potato starch. *Enzyme. Microb. Tech.* **37** (7): 723-734. doi: 10.1016/j.enzmictec.2005.04.017
- Karimi, K., Emtiazi, G., Taherzadeh, M. J. (2006). Ethanol production from dilute-acid pretreated rice straw by simultaneous saccharification and fermentation with *Mucor indicus*, *Rhizopus oryzae*, and *Saccharomyces cerevisiae*. *Enzyme. Microb. Tech.* **40** (1): 138-144. doi: 10.1016/j.enzmictec.2005.10.046
- Kim, H.-N., Sandhu, K. S., Lee, J. H., Lim, H. S., Lim, S.-T. (2010). Characterisation of 2-octen-1-ylsuccinylated waxy rice amyloextrins prepared by dry-heating. *Food. Chem.* **119** (3), 1189-1194. doi: 10.1016/j.foodchem.2009.08.036
- Ko, J. K., Bak, J. S., Jung, M. W., Lee, H. J., Choi, I.-G., Kim, T. H., Kim, K. H. (2009). Ethanol production from rice straw using optimized aqueous-ammonia soaking pretreatment and simultaneous saccharification and fermentation processes. *Bioresource. Tech.* **100** (19): 4374-4380. doi: 10.1016/j.biortech.2009.04.026
- Miller, G. L. (1959). Use of Dinitrosalicylic Acid Reagent for Determination of Reducing Sugar. *Anal. Chem.* **31** (3): 426-428. doi: 10.1021/ac60147a030
- Naguleswaran, S., Li, J., Vasanthan, T., Bressler, D., Hoover, R. (2012). Amylolysis of large and small granules of native triticale, wheat and corn starches using a mixture of α -amylase and glucoamylase. *Carbohydr. Polym.* **88** (3): 864-874.

- Prasad, S., Singh, A., Joshi, H. C.** (2007). Ethanol as an alternative fuel from agricultural, industrial and urban residues. *Resour. Conserv. Recy.* **50** (1): 1-39. doi: 10.1016/j.resconrec.2006.05.007
- Roy, I., & Gupta, M. N.** (2004). Hydrolysis of starch by a mixture of glucoamylase and pullulanase entrapped individually in calcium alginate beads. *Enzyme. Microb. Tech.* **34** (1): 26-32. doi: 10.1016/j.enzmictec.2003.07.001
- Sarmiento, V., Vargas, D., Pedroza, A., Matiz, A., Piñales, R. P.** (2003). Producción de α -Amilasa con células libres e inmovilizadas de *Thermus* sp. *Revista MVZ Córdoba.* **8** (2): 310-317.
- Sivaramakrishnan, S., Gangadharan, D., Nampoothiri, K. M., Soccol, C. R., Pandey, A.** (2006). α -Amylases from microbial sources—an overview on recent developments. *Food. Technol. Biotechnol.* **44** (2): 173-184.
- Sodhi, H. K., Sharma, K., Gupta, J. K., Soni, S. K.** (2005). Production of a thermostable α -amylase from *Bacillus* sp. PS-7 by solid state fermentation and its synergistic use in the hydrolysis of malt starch for alcohol production. *Process. Biochem.* **40** (2): 525-534. doi: 10.1016/j.procbio.2003.10.008
- Tahir, R., Ellis, P. R., Butterworth, P. J.** (2010). The relation of physical properties of native starch granules to the kinetics of amylolysis catalysed by porcine pancreatic α -amylase. *Carbohydr. Polym.* **81** (1): 57-62. doi: 10.1016/j.carbpol.2010.01.055
- Tester, R. F., Qi, X., Karkalas, J.** (2006). Hydrolysis of native starches with amylases. *Animal. Feed. Sci. Tech.* **130** (1-2): 39-54. doi: 10.1016/j.anifeedsci.2006.01.016
- Vanegas, I., Yepes, M., Duque, M.** (2003). Búsqueda de cepas colombianas de levaduras productoras de xilitol. *Facultad de Ciencias Agropecuarias.* **28** (2): 27-32.
- Vanegas, I. A., Yepes, M. d. S., Ruiz, O. S.** (2004). Producción de xilitol a partir de levaduras nativas colombianas. *Rev. Colomb. Biotecnol.* **6** (2): 31-36.
- Villalba, P., Bula, A., Juan, H. S., Ávila, A.** (2008). *Yucca (Manihot esculenta* Crantz) starch polysaccharide dextrination through biological procedures. *Interciencia.* **33** (4): 314-316.
- Wani, A. A., Singh, P., Shah, M. A., Schweiggert-Weisz, U., Gul, K., Wani, I. A.** (2012). Rice starch diversity: Effects on structural, morphological, thermal, and physicochemical properties — A review. *Compr. Rev. Food. Sci. F.* **11** (5): 417-436. doi: 10.1111/j.1541-4337.2012.00193.x
- Zamora, R. J. V., Perea, E. M., Murillo, W.** (2013). Caracterización de almidón extraído de arroz de tercera de las variedades Índica y Fedearroz 60. *Tumbaga.* **2** (8): 1.
- Zhou, Y., Hoover, R., Liu, Q.** (2004). Relationship between α -amylase degradation and the structure and physicochemical properties of legume starches. *Carbohydr. Polym.* **57** (3): 299-317.

Análisis de la variabilidad genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) mediante genes del pelaje en Cartagena, Colombia

Yiris Montes-Díaz, Yorlenis Cardales-Barrios, Enrique Pardo-Pérez*

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de Córdoba, Montería, Colombia

Resumen

El objetivo del estudio fue determinar la diversidad y la estructura genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) mediante los genes del pelaje en Cartagena, Colombia. Se determinó el fenotipo de 472 gatos mediante observaciones directas en recorridos por las zonas urbanas de Cartagena utilizando la nomenclatura recomendada por el *Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats* (1968) para los marcadores fenotípicos *Orange*, *Agouti*, *Tabby*, *Dilution*, *Long hair*, *Spotting white* y *Dominant white*. Se calcularon los parámetros genéticos de frecuencia alélica, diversidad genética, flujo génico, equilibrio de Hardy-Weinberg y distancia genética, y se infirieron las relaciones filogenéticas entre las poblaciones de gatos. El marcador *non-Agouti* fue el de mayor frecuencia, mientras que los genes *Tabby blotched* y *Dominant white* presentaron los valores más bajos. Se reportó la presencia del alelo *Tabby abyssinian* en Cartagena. La mayor parte de la diversidad genética se encontró dentro de las poblaciones (), y fue poca entre las poblaciones (); se observó un elevado flujo génico y un exceso de heterocigotos, y no hubo equilibrio de Hardy-Weinberg. Las poblaciones estaban muy relacionadas genéticamente, y se evidenció, además, una posible selección natural y artificial de los marcadores *non-Agouti* y *Tabby abyssinian*.

Palabras clave: *Felis catus*, marcadores fenotípicos, diversidad, heterocigosidad.

Analysis of genetic variations in populations of domestic cats (*Felis catus*) by coat genes in Cartagena, Colombia

Abstract

The aim of this work was to determine the diversity and genetic structure of domestic cat (*Felis catus*) populations by fur genes in Cartagena, Colombia. We established the phenotype of 472 cats through direct observations in Cartagena's urban area using the nomenclature recommended by the Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats (1968) for the phenotype markers *Orange*, *Agouti*, *Tabby*, *Dilution*, *Long hair*, *Spotting white* and *Dominant white*. We determined the allelic frequencies, the genetic diversity, the gene flow, the Hardy-Weinberg equilibrium, and we inferred the phylogenetic relationships. The *non-Agouti* marker was the most frequent, while *Tabby blotched* and *Dominant white* had the lowest values. We reported the presence of the *Tabby abyssinian* allele in Cartagena. Most of the genetic diversity was found within populations () and few between populations (), and we observed a high gene flow and an excess of heterozygotes in the population; there was no Hardy-Weinberg equilibrium. Populations were genetically correlated, and there was evidence of a possible natural and artificial selection of the *non-Agouti* and *Tabby abyssinian* markers.

Key words: *Felis catus*, phenotypic markers, diversity, heterozygosity.

Introducción

Los gatos domésticos (*Felis catus*), descendientes de los gatos silvestres (*Felis libyca*), se cuentan entre los más eficientes felinos depredadores de presas medianas y pequeñas. Su área natural abarcaba el Norte de África, China, India, el sur de Europa, Gran Bretaña y diversas islas del Mediterráneo, pero gracias a sus características adaptativas actualmente están ampliamente distribuidos en ambientes continentales e insulares y en una gran variedad de hábitats (Ruiz-García, *et al.*, 2005).

Los humanos y los gatos han coexistido durante miles de años, y los primeros registros de convivencia armoniosa se remontan a alrededor del año 1500 a.C. en el antiguo Egipto (Turner & Bateson, 1988), donde habrían explotado los recursos de una mayor concentración de roedores alrededor de granjas, depósitos de granos y basureros, y se habrían

*Correspondencia:

Enrique Pardo-Pérez, epardop@correo.unicordoba.edu.co

Recibido: 7 de junio de 2015

Aceptado: 18 de noviembre de 2015

beneficiado con opciones de resguardo ya mejoradas. También habrían aprovechado la menor densidad de predadores en comparación con los terrenos circundantes y las condiciones para procrearse con más posibilidades de éxito estando cerca del hombre.

Todos los animales presentan polimorfismos, sin embargo, los gatos exhiben polimorfismos visibles relacionados con el color, el patrón y la textura de la capa, características fáciles de registrar a simple vista, lo cual hace que la recolección de datos sea un procedimiento relativamente sencillo que no requiere de técnicas y tecnologías sofisticadas; además, los gatos son una especie de elección para este tipo de estudios de población por ser animales cosmopolitas y ser una población panmíctica (Todd, 1977a).

Todd (1977a) planteó que las frecuencias genéticas de diversas poblaciones originales de gatos fueron determinadas por las migraciones humanas. Esta teoría de migración histórica se ha visto sustentada notablemente en América, con los estudios de Ruiz-García & Álvarez (2003) y de Shostell, et al. (2005) en Norteamérica. Los estudios de genética de poblaciones en gatos son muy necesarios para revelar la historia de su evolución y para la construcción de hipótesis filogenéticas sobre las relaciones entre los alelos, sin embargo, a pesar la importancia de este tipo de estudios, la información a nivel mundial es escasa y en algunos lugares, inexistente.

Cartagena se considera la ciudad más importante del departamento de Bolívar por ser desde tiempos ancestrales puerto marítimo de profuso movimiento en Colombia y

América, lo que pudo haber incidido en la diversidad genética de las poblaciones de *Felis catus*. Sin embargo, no existe ningún tipo de información sobre la variabilidad de marcadores fenotípicos establecida mediante los genes del pelaje en las poblaciones de gato doméstico en Cartagena. Por tal motivo, el objetivo de este estudio fue determinar la diversidad y la estructura genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) mediante genes del pelaje en esta ciudad.

Materiales y métodos

Área de estudio

La recolección de datos se hizo en barrios de zonas urbanas del municipio de Cartagena ubicados a 10° 25' 30" de latitud norte y 15° 32' 25" de longitud oeste.

Recolección de datos

Se hicieron muestreos mediante la observación directa en los barrios Alto Bosque, Chile, El Campestre, El Socorro, Fredonia, Getsemaní, Las Palmeras, Los Alpes, Los Caracoles, Los Cerezos, Nuevo Bosque, Pie de la Popa, Providencia, San Fernando, Rodeo y San José, y se hizo la clasificación fenotípica de cada uno de los 472 individuos adultos encontrados (n=472); cada ruta se utilizó solo una vez para evitar repeticiones de muestreo y se verificó la presencia o ausencia de los marcadores autosómicos *non-Agouti(a)*; *Blotched tabby (Tb)*; *Dilution (d)*, *Long hair (l)*; *Spotting white (S)* y *Dominant white (W)* y del locus ligado al sexo *Orange (O)* (Tabla 1). Por último, se hicieron registros fotográficos de cada individuo.

Tabla 1. Descripción de los siete genes estudiados (Ruiz-García, 1994).

<i>Locus</i>	<i>Alelos</i>	<i>Característica</i>
<i>O</i> (gen ligado al sexo)	<i>o</i>	Silvestre; pigmentación no naranja
	<i>O</i>	Mutante; toda la pigmentación es naranja; epistático para la detección del <i>locus A</i>
<i>A</i> (gen autosómico)	<i>A</i>	Silvestre color Agouti
	<i>a</i>	Mutante; color no-Agouti; un mismo color; color negro; epistático para la observación del locus <i>T</i>
<i>T</i> (gen autosómico)	<i>t⁺</i>	Silvestre; atigrado o <i>Mackerel tabby</i> ; recesivo frente a <i>T^a</i> , pero dominante para <i>t^b</i>
	<i>t^b</i>	Mutante; clásico o <i>Blotched tabby</i> ; recesivo
	<i>T^a</i>	Mutante; abisinio o <i>Abyssinian tabby</i> ; dominante; este alelo es poco frecuente.
<i>D</i> (gen autosómico)	<i>D</i>	Silvestre; color denso
	<i>d</i>	Mutante; color diluido; recesivo
<i>L</i> (gen autosómico)	<i>L</i>	Silvestre; pelo corto
	<i>l</i>	Mutante; pelo largo; recesivo
<i>S</i> (gen autosómico)	<i>s</i>	Silvestre; sin manchas blancas
	<i>S</i>	Mutante; manchado de blanco; dominante
<i>W</i> (gen autosómico)	<i>w</i>	Silvestre; color normal
	<i>W</i>	Mutante; color blanco; epistático para todos los otros colores

O: Orange; a: Non-Agouti; Tb: Blotched tabby; d: Dilution; l: Long hair; s: Spotting white; W: Dominant white

Variables de estudio

Para el estudio de la diversidad genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) se tuvieron en cuenta los siguientes marcadores fenotípicos (Tabla 1) propuestos por el *Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats* (1968): *O* (Orange. Carácter ligado al sexo) y los loci autosómicos *A* (*A*, *a*; *Agouti* Vs. *non-Agouti*), *T* (*Ta*, *t+*, *tb*; *Abyssinian tabby* Vs. *Mackerel* o *atigrado* Vs. *Blotched tabby*), *D* (*D*, *d*; *full color* Vs. *Dilution*), *L* (*L*, *l*; *pelo corto* Vs. *pelo largo*), *S* (*s+*, *S*; *no manchado de blanco* Vs. *manchado de blanco*) y *W* (*w+*, *W*; *color normal* Vs. *Dominant white*).

Análisis de población

Las frecuencias alélicas se estimaron mediante el programa PopGene 1.31 (Yeh, et al., 1999), y se establecieron la diversidad genética de Nei correspondiente a la heterocigosidad esperada (H_e) y la heterocigosidad de la población total (H_T), el coeficiente de diferenciación genética (G_{ST}), el flujo génico (Nm), el equilibrio de Hardy-Weinberg y la distancia genética entre poblaciones propuestas por Nei (1972).

Para determinar las relaciones genéticas entre las poblaciones analizadas se construyeron árboles filogenéticos mediante el algoritmo matemático de los grupos pareados sin ponderar usando la media aritmética (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*, UPGMA), con el programa MEGA 5.2 (Tamura, et al., (2011), y a partir de la matriz de distancias genéticas.

Resultados

Frecuencias alélicas

Al calcular las frecuencias alélicas para la población total se encontró que la más alta la obtuvo el alelo *non-Agouti*, especialmente en las subpoblaciones de Getsemaní (0,874), Los Cerezos (0,837) y El Campestre (0,816), en tanto que los loci *Tabby abyssinian* y *Dominant white* presentaron frecuencias muy bajas, siendo el locus *Tabby abyssinian* el de menor promedio de frecuencia alélica (0,010), en comparación con los loci restantes en las 16 subpoblaciones analizadas (Tabla 2).

Diversidad genética

Las subpoblaciones que presentaron los valores más altos de heterocigosidad fueron las de Alto Bosque ($H_e=0,500$), Chile ($H_e=0,500$), Los Cerezos ($H_e=0,500$) y El Rodeo ($H_e=0,500$) para el marcador *Spotting white*, mientras que el marcador *Dominant white* (0,025) presentó los valores más bajos de heterocigosidad (Tabla 3). El test de Hardy-Weinberg (Tabla 4) a nivel global reveló ausencia de equilibrio para las poblaciones estudiadas.

Diferenciación genética y flujo génico

La diversidad genética total (H_T) fue moderada, con un promedio de 0,356, y un intervalo de 0,026 en el locus *White*, y de 0,498 en el locus *Spotting white*. La mayor parte de la diversidad genética se registró dentro de las poblaciones ($H_S=0,326$), y se encontró poca entre las poblaciones

Tabla 2. Frecuencias alélicas de las subpoblaciones de *Felis catus* analizadas en Cartagena

	N	O	a	T ^a	t ^b	d	l	S	W
Alto Bosque	21	0,421	0,795	0,034	0,258	0,324	0,309	0,500	0,049
Chile	36	0,400	0,793	0,000	0,000	0,293	0,236	0,514	0,014
El Campestre	36	0,417	0,816	0,000	0,218	0,333	0,289	0,542	0,000
El Socorro	20	0,300	0,806	0,000	0,000	0,316	0,000	0,700	0,000
Fredonia	23	0,391	0,722	0,000	0,365	0,466	0,209	0,543	0,000
Getsemaní	18	0,588	0,874	0,000	0,542	0,243	0,236	0,529	0,028
Las Palmeras	5	0,324	0,700	0,000	0,297	0,198	0,243	0,539	0,000
Los Alpes	32	0,550	0,775	0,000	0,324	0,258	0,177	0,483	0,032
Los Caracoles	39	0,167	0,577	0,000	0,000	0,358	0,226	0,641	0,000
Los Cerezos	20	0,325	0,837	0,000	0,000	0,000	0,224	0,500	0,000
Nuevo Bosque	30	0,517	0,788	0,000	0,000	0,371	0,322	0,552	0,017
Pie de la Popa	10	0,667	0,667	0,106	0,000	0,471	0,632	0,556	0,051
Providencia	22	0,364	0,674	0,017	0,775	0,400	0,213	0,480	0,000
San Fernando	44	0,511	0,739	0,000	0,192	0,302	0,213	0,523	0,000
Rodeo	30	0,400	0,707	0,000	0,000	0,258	0,183	0,500	0,000
San José	40	0,359	0,698	0,000	0,000	0,160	0,158	0,423	0,017
Prom/Total	472	0,419	0,748	0,010	0,186	0,297	0,242	0,533	0,013

N (tamaño de la muestra), O (Orange), a (no Agouti), (Tabby abyssinian), (Tabby blotched), d (No diluido), l (Long hair), S (Spotting White) y W (Dominant White).

Tabla 3. Heterocigocidad esperada de la población de *Felis catus* de Cartagena

	<i>Orange</i>	<i>Agouti</i>	<i>Tabby</i>	<i>Dilution</i>	<i>Long hair</i>	<i>Spotting white</i>	<i>Dominant white</i>
Alto Bosque	0,488	0,326	0,431	0,438	0,427	0,500	0,093
Chile	0,480	0,329	0,000	0,414	0,360	0,500	0,028
El Campestre	0,486	0,300	0,341	0,444	0,411	0,497	0,000
El Socorro	0,420	0,312	0,000	0,432	0,000	0,420	0,000
Fredonia	0,476	0,401	0,464	0,498	0,330	0,496	0,000
Getsemaní	0,484	0,220	0,496	0,367	0,360	0,498	0,055
Las Palmeras	0,438	0,420	0,418	0,318	0,367	0,497	0,000
Los Alpes	0,495	0,349	0,438	0,383	0,291	0,499	0,061
Los Caracoles	0,278	0,488	0,000	0,460	0,350	0,460	0,000
Los Cerezos	0,439	0,273	0,000	0,000	0,347	0,500	0,000
N/Bosque	0,499	0,334	0,000	0,467	0,436	0,495	0,033
Pie de la Popa	0,444	0,444	0,189	0,498	0,465	0,494	0,097
Providencia	0,463	0,439	0,356	0,480	0,335	0,499	0,000
San Fernando	0,500	0,386	0,311	0,421	0,335	0,499	0,000
Rodeo	0,480	0,414	0,000	0,383	0,298	0,500	0,000
San José	0,460	0,422	0,000	0,269	0,266	0,488	0,033
Media	0,458	0,366	0,215	0,392	0,336	0,490	0,025

Tabla 4. Equilibrio Hardy-Weinberg mediante la prueba de bondad de ajuste de ji al cuadrado

Población	Locus	χ^2	Grados de libertad	p
Cartagena	O	16,891	1	0,0002149
	S	23,692	1	7,1686E-06

O: *Orange*; S: *Spotting white*

($D_{ST}=0,030$), lo cual indica que las 16 poblaciones compartían una gran proporción de la diversidad total. El coeficiente de diferenciación genética ($G_{ST}=0,083$) indicó que 8,3 % de la diversidad genética se encontraba entre las poblaciones y 91,7 %, dentro de las poblaciones. El flujo de genes Nm resultó alto ($Nm=5,525$) (Tabla 5).

Distancia genética

La distancia genética entre las poblaciones fue baja; las poblaciones de Alto Bosque y El Campestre, las de Chile y Rodeo y las de San José y El Rodeo, fueron las más cercanas, mientras que las poblaciones de Providencia y Pie de la Popa resultaron ser las de mayor diferencia genética (Tabla 6).

El dendrograma de UPGMA elaborado a partir de los valores de distancia genética de Nei (1972) para las 16 poblaciones reveló dos grupos diferenciados, uno que reunía las poblaciones de Getsemaní y Providencia, y el otro agrupaba las restantes poblaciones (Figura 1).

A nivel nacional, el dendrograma de UPGMA elaborado a partir de los valores de distancia genética de Nei (1972) ha revelado la presencia de dos grupos: uno conformado por poblaciones del interior del país como Ibagué,

Tabla 5. Distribución de la diversidad genética de la población de *Felis catus* de Cartagena

	H_T	H_S	G_{ST}	D_{ST}	Nm
<i>Orange</i>	0,487	0,458	0,059	0,029	7.993
<i>Aguti</i>	0,377	0,366	0,029	0,011	16.868
<i>Tabby</i>	0,318	0,215	0,324	0,103	1.045
<i>Dilution</i>	0,418	0,392	0,061	0,026	7.683
<i>Long hair</i>	0,367	0,336	0,083	0,030	5.554
<i>Spotting white</i>	0,498	0,490	0,016	0,008	31.756
<i>White</i>	0,026	0,025	0,024	0,001	20.485
Media	0,356	0,326	0,083	0,030	5.525

H_T = diversidad genética total; H_S = diversidad dentro de las poblaciones; D_{ST} = diversidad entre poblaciones; G_{ST} = coeficiente de diversidad genética; Nm = número de migrantes

Bucaramanga, Bogotá, Cali y Pasto, a las que se han unido Montería y Lórica, y un segundo grupo formado por poblaciones del Caribe colombiano como Cartagena, San Antero, Coveñas y Tolu (Figura 2).

Discusión

La frecuencia elevada del gen *non-Agouti* podría estar relacionada con factores ambientales como las elevadas temperaturas, que estarían favoreciendo no solo la presencia sino el aumento de los individuos que lo portan (Ruiz-García, et al., 2005; Kaelin, et al., 2012), así como con la posible existencia de sucesos selectivos asociados a una progresiva melanización del pelaje facilitados por el hecho

Tabla 6. Matriz de distancia genética (Nei, 1972) entre subpoblaciones de Cartagena

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1																
2	0,017	-----														
3	0,002	0,011	-----													
4	0,042	0,018	0,031	-----												
5	0,012	0,036	0,012	0,044	-----											
6	0,027	0,074	0,034	0,096	0,033	-----										
7	0,010	0,023	0,011	0,037	0,019	0,037	-----									
8	0,010	0,028	0,012	0,048	0,018	0,014	0,016	-----								
9	0,046	0,025	0,038	0,024	0,048	0,131	0,034	0,071	-----							
10	0,036	0,017	0,031	0,036	0,072	0,085	0,026	0,043	0,046	-----						
11	0,019	0,006	0,013	0,033	0,039	0,074	0,037	0,032	0,039	0,036	-----					
12	0,062	0,063	0,060	0,128	0,088	0,121	0,098	0,086	0,101	0,113	0,034	-----				
13	0,070	0,147	0,083	0,157	0,043	0,040	0,065	0,064	0,157	0,172	0,157	0,206	-----			
14	0,007	0,011	0,005	0,030	0,016	0,034	0,013	0,006	0,042	0,031	0,012	0,061	0,090	-----		
15	0,021	0,002	0,016	0,018	0,038	0,079	0,021	0,028	0,021	0,016	0,011	0,074	0,145	0,011	-----	
16	0,028	0,008	0,025	0,027	0,051	0,086	0,022	0,033	0,029	0,010	0,024	0,097	0,152	0,019	0,004	-----

1: Alto Bosque, 2: Chile, 3: El Campestre, 4: El Socorro, 5: Fredonia, 6: Getsemani, 7: Las Palmeras, 8: Los Alpes, 9: Los Caracoles, 10: Los Cerezos, 11: Nuevo Bosque, 12: Pie de la Popa, 13: Providencia, 14: San Fernando, 15: Rodeo, 16 San José

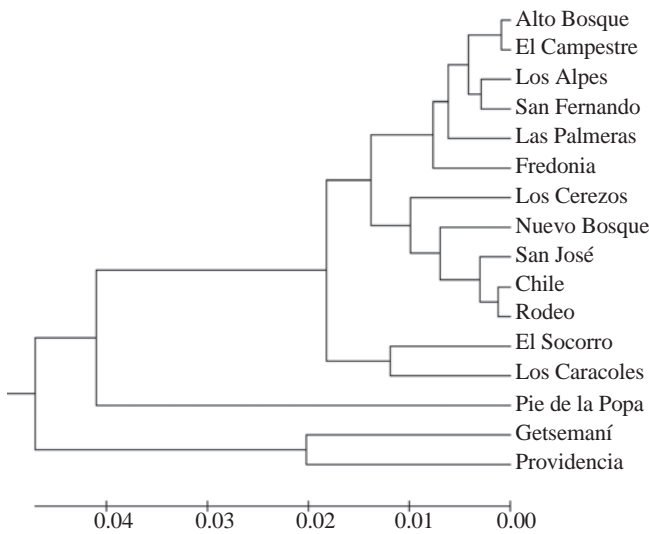


Figura 1. Dendrograma construido con el método de UPGMA con base en la distancia genética de Nei (1972) de poblaciones de *Felis catus* de Cartagena

de que las coloraciones melánicas se ven favorecidas en el medio urbano (Ruiz-García & Álvarez, 2003). Algunos estudios en ratas (Keeler, 1942, 1947), en visones (Keeler & Moore, 1961) y en zorros (Belyaev & Trut, 1975; Keeler, 1975; Keeler, et al., 1968, 1970) han revelado una correlación entre los genes de la coloración y ciertos rasgos del comportamiento, por ejemplo, los individuos más melánicos son menos temerosos, menos agresivos y más resistentes al estrés que producen las zonas urbanas.

Por otro lado, el marcador *Tabby abyssinian*, que no se había reportado antes para la región Caribe, presentó la menor frecuencia. La presencia de este alelo revela la introducción de este carácter africano, como lo reportaron Ruiz-García, et al. (2005) en México, y puede deberse a algún tipo de selección artificial, es decir, haber sido escogido por razones de índole físico o estético por los humanos. En este sentido, según Todd (1977a), algunos aspectos que inciden en su selección por parte de los humanos incluyen la selección por novedad, es decir, la atracción humana por lo extraño o raro, o la migración selectiva, es decir, que los exploradores o cierta población de humanos tuviera predilección por cierto tipo de carácter en los gatos.

El otro marcador de menor frecuencia fue el *Dominant white*, sobre el cual Ruiz-García & Álvarez (1999) han planteado que la escasez del locus *White* puede usarse como medidor de la diversidad genética y para detectar la magnitud de intervención humana en las poblaciones de gatos. Además, el hecho de que la frecuencia del alelo W sea tan baja puede atribuirse a efectos pleiotrópicos sobre la audición (Geigy, et al., 2007), lo cual podría causar serias dificultades a los gatos, e incluso, una muerte temprana.

La presencia de todos los marcadores estudiados en la población de gatos domésticos de Cartagena demuestra la gran variedad de genes presente en la zona, situación que se puede atribuir a la ubicación geográfica estratégica de dicha población, ya que desde hace mucho tiempo es paso obligado de migrantes, lo que ha facilitado un considerable flujo génico.

La diversidad genética total (H_T) encontrada en Cartagena fue moderada. La mayor parte se encontró dentro de las poblaciones (H_S), y entre las poblaciones (D_{ST}) fue poca, lo cual indica que las subpoblaciones locales comparten una gran proporción de la diversidad total. El flujo de genes Nm resultó alto, y en ese sentido debe recordarse que los valores de Nm cercanos o mayores a 5 se consideran suficientes para mantener una relativa homogeneidad del acervo de genes (Slatkin, 1987). Estos resultados indicaron que, aparentemente, no hay diferenciación entre las subpoblaciones muestreadas. La falta de diferenciación genética entre poblaciones se considera generalmente como el resultado de un suficiente flujo de genes debido a las migraciones, y ocurre en todas las poblaciones para contrarrestar los efectos de la selección o la deriva genética. Según Lowe, *et al.*, (2004), cuando Nm es mayor a 1 se espera que las poblaciones conserven conectividad genética, ya que el flujo genético sobrepasa los efectos de la deriva e impide la diferenciación local.

Un grado elevado de flujo génico (Tabla 5) permite inferir que las poblaciones se encuentran muy relacionadas genéticamente y se comportan como una metapoblación, situación a la cual se atribuye la aproximación de todas las poblaciones desde el punto de vista estructural (Ruiz-García, *et al.*, 2005).

La desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg para los alelos O (*Orange*) y S (*Spotting white*) puede responder a diversas causas, y dado que los resultados evidenciaron un exceso de heterocigotos y un déficit de homocigotos, esta podría atribuirse básicamente a la falta de endogamia por la existencia de un flujo génico diferencial para uno y otro sexo, y el cruce rápido de hembras y machos migrantes con los individuos residentes, lo que produciría un exceso de heterocigotos (Chesser, *et al.*, 1993, Ruiz-García, 2010a), porque tanto machos como hembras tendrían genotipos pertenecientes a acervos genéticos altamente diferenciados; también podría responder al hecho de que estos marcadores se encuentren ligados a algún otro gen que esté afectado por heterosis y que arrastre a los marcadores a mostrar un exceso de heterocigotos, o a el efecto Wahlund, la mutación o la deriva génica.

En el dendrograma de los UPGMA elaborado a partir de los valores de distancia genética de Nei (1972) se ve que la de Cartagena se comporta genéticamente como una sola población (Figura 1), y al compararla con otras ciudades colombianas analizadas (Figura 2), se encontró similitud entre ellas, sobre todo entre Cartagena, San Antero, Coveñas y Tolú, lo que evidencia el vertiginoso desplazamiento de los conquistadores españoles por el río Magdalena, y el establecimiento de muchas ciudades y villas en poco tiempo (Ruiz-García, *et al.*, 2005; Peña-Cruz, *et al.*, 2015). Además, este gran parecido genético entre las poblaciones puede corresponder a un evento fundador común a partir de las poblaciones españolas (Ruiz-García, *et al.*, 2005),

pues la especie no existía en América hasta la inmigración de los europeos y su entrada debió estar asociada a las rutas colonizadoras de las naciones europeas en el Nuevo Mundo (Ruiz-García & Álvarez, 1999). Sumado a esto cabe resaltar la similitud de algunas condiciones ambientales como la temperatura y la humedad relativa en estas ciudades.

Conclusión

El marcador con la mayor frecuencia fue el *non-Agouti*, lo cual podría estar relacionado con factores como las elevadas temperaturas, y el marcador que presentó la menor frecuencia fue el *Tabby abyssinian*, el cual se reporta por primera vez para la región Caribe. La presencia de todos los genes estudiados en la población de gatos de Cartagena demuestra la gran variedad de genes presentes en la zona. La diversidad genética total encontrada en Cartagena fue moderada, y la mayor parte se registró dentro de las poblaciones, lo cual revela que las poblaciones locales comparten una gran proporción de la diversidad total. No se encontró, además, el equilibrio de Hardy-Weinberg para los alelos O (*Orange*) y S (*Spotting white*). El dendrograma (Figura 1) demostró que genéticamente la población de gatos de Cartagena se comportó como una sola. Las poblaciones de Cartagena, San Antero, Coveñas y Tolú (Figura 2) están muy relacionadas genéticamente, situación que puede deberse al vertiginoso desplazamiento de los conquistadores españoles por el río Magdalena y al establecimiento de muchas ciudades y villas en poco tiempo, así como a su cercanía geográfica; además, se evidenció una posible selección natural y artificial de los marcadores *non-Agouti* y *Tabby abyssinian*.

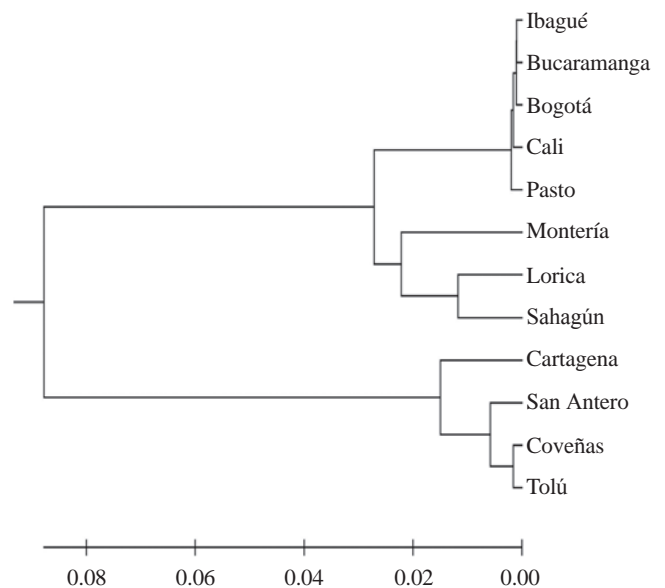


Figura 2. Dendrograma construido con el método de UPGMA con base en la distancia genética de Nei (1972) de poblaciones de *Felis catus* de Colombia

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses relacionados con el contenido del presente artículo.

Bibliografía

- Belyaev, D. K. & Trut, L. N.** (1975). Some genetic and endocrine effects of selection for domestication in silver foxes. In: W. M. Fox (editors). *The wild canids: Their systematics, behavioral ecology, and evolution*. Van Nostrand Reinhold, New York. p. 416-426.
- Chesser, R.K., Sugg, D.W., Rhodes, O.E., Novak, J.N., Smith, M.H.** (1993). Evolution of mammalian social structure. *Acta Theriol.* **38**: 163-174.
- Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats.** (1968). Standardized genetic nomenclature for the domestic cat. *J. Hered.* **59** (1): 39-40.
- Geigy, C.A., Heid, S., Steffen, F., Danielson, K., Jaggy, A., Gaillard, C.** (2007). Does a pleiotropic gene explain deafness and blue irises in white cats? *Vet J.* **173**: 548-53.
- Kaelin, C.B., Xu, X., Hong, L.Z., David, V.A., McGowan, K.A.** (2012). Specifying and sustaining pigmentation patterns in domestic and wild cats. *Science.* **337**: 1536-1541.
- Keeler, C.** (1942). The association of the black (*non-agouti*) gene with behaviour in Norway rat. *J. Hered.* **33**: 371-384.
- Keeler, C.** (1947). Modification of brain and endocrine glands, as an explanation of altered behaviour trends, in coat-character mutant strains of the Norway rat. *J. Tennessee Acad. Sci.* **12**: 202-209.
- Keeler, C. & Moore, L.** (1961). Psychosomatic synthesis of behavior trends in the taming of mink. *Bull. Geor. Acad. Sci.* **19**: 66-74.
- Keeler, C., Ridgway, S., Lipscomb, L., Fromm E.** (1968). The genetics of adrenal size and tameness in colour phase foxes. *J. Hered.* **59**: 82-94.
- Keeler, C.E., Mellinger T., Fromm E., Wade L.** (1970). Melanin, adrenaline and the legacy of fear. *J. Hered.* **61**: 81-88.
- Keeler, C.** (1975). Genetics of behaviour variations in color phases of the red fox. In: M.W.Fox (Editor). *The Wild Canids*. Van Nostrand Reinhold, New York. p. 399-417.
- Lowe, A., Harris S., Ashton P.** (2004). *Ecological Genetics: Design, analysis, and application*. Oxford, UK, Blackwell Publishing Ltd.
- Nei, M.** (1972). Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* **106**: 283-29
- Peña-Cruz, A.F., Sandoval, S., Patiño, A., Bedoya, M., Rodríguez, A., Orjuela, J., Ortega, A., López, J., Molina, E., Guzmán, A., Gil, J., Cárdenas, H.** (2015). Genetic Analysis of the Cat Population of North and South of Cali, Colombia. *Acta Biol. Col.* **20** (1): 109-116.
- Ruiz-García, M. & D. Álvarez.** (1999). Análisis filogenético de 21 poblaciones latinoamericanas de gatos mediante 10 loci morfológicos utilizando métodos de matrices de distancias genéticas y de máxima parsimonia. *Bol. Real Soc. Españ. Hist. Nat.* **95**: 143-168.
- Ruiz M. & Álvarez D.** (2003). Posible origen europeo de seis poblaciones latinoamericanas de gatos y no existencia de paralelismo con el modelo colonizador británico al utilizar genes del pelaje y microsatélites. *Act. Zool. Mex.* **89**: 261-286.
- Ruiz-García M., Álvarez D., Shostell J. M.** (2005). Population genetic analysis of cat populations from Mexico, Colombia, Bolivia, and the Dominican Republic: Identification of different gene pools in Latin America. *J. Genet.* **84**: 147-171.
- Ruiz-García, M.** 2010a. Micro-geographical genetic structure of *Inia geoffrensis* in the Napo-Curaray River basin by means of Chesser's models. In M. Ruiz-García, J. Shostell (editors). *Biology, Evolution, and Conservation of River Dolphins within South America and Asia*. Nova Science, Nueva York, EEUU. p. 131-160.
- Slatkin, M.** (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science.* **236**: 787e792.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S.** (2011). MEGA 5: Molecular evolutionary genetics using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.* **28** (10): 2731-2739.
- Todd, N.B.** (1977a). Cats and Commerce. *Scien. Amer.* **237**: 100-107.
- Yeh, F.C., Boyle, T., Ye, Z., Xiyan, J.M.** (1999). POPGENE Version1.31: Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. University of Alberta and Center for International Forestry Research.

Transporte de sedimentos en suspensión en los principales ríos del Caribe colombiano: magnitud, tendencias y variabilidad

Juan Camilo Restrepo-López*, Juan Carlos Ortiz-Royero, Luis Otero-Díaz, Silvio Raúl Ospino-Ortiz

Grupo de Física Aplicada - Océano y Atmósfera, Departamento de Física, Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia

Resumen

Se analizaron series mensuales del transporte de sedimento en suspensión de siete ríos del Caribe colombiano, con el fin de proporcionar un estimativo actualizado, detectar los cambios recientes y los patrones de variabilidad del transporte de sedimento en suspensión. En su conjunto, estos ríos transportan un promedio de $\sim 146,3 \times 10^6$ t a⁻¹ de sedimentos en suspensión hacia el litoral Caribe colombiano. El mayor aporte proviene del río Magdalena, con $142,6 \times 10^6$ t a⁻¹, que corresponden a 38 % del total de los sedimentos en suspensión estimados para el litoral Caribe. La tasa anual del transporte de sedimentos en suspensión de estos sistemas fluviales ascendió hasta 36 % entre 2000 y 2010. El análisis espectral basado en la transformada de ondícula (*wavelet*) evidenció lapsos de intensa variabilidad entre los periodos 1987-1990 y 1994-2002, en los cuales las principales componentes oscilatorias aparecieron de manera simultánea. Las bandas anual, semianual y 'cuasi-decadal' aparecieron como las principales componentes oscilatorias en la variabilidad del transporte de sedimento en suspensión, mientras que las bandas 'cuasi-bienal' e interanual constituyeron una fuente de variabilidad de segundo orden. Se considera que los mecanismos forzadores climáticos y oceanográficos asociados con las oscilaciones detectadas mediante el análisis espectral definen un marco de variabilidad de mediano a largo plazo para el transporte de sedimentos en suspensión.

Palabras clave: transporte de sedimentos en suspensión, mar Caribe, variabilidad hidrológica, análisis espectral basado en la transformada de ondícula.

Suspended sediment load in Colombian Caribbean Rivers: Magnitude, trends and variability

Abstract

The data on the monthly average of suspended sediment load from seven rivers in northern Colombia (Caribbean alluvial plain) draining into the Caribbean Sea were analysed to quantify the magnitudes, to estimate long-term trends, and to evaluate the variability patterns. These rivers deliver an average of $\sim 146.3 \times 10^6$ t yr⁻¹ of suspended sediments to the Colombian Caribbean littoral. The largest sediment supply is provided by the Magdalena River, with a mean suspended sediment load of 142.6×10^6 t yr⁻¹, which is 38% of the total fluvial discharge estimated for the Caribbean littoral. Between 2000 and 2010, the annual suspended sediment load of these rivers increased to 36%. The wavelet spectral analyses highlighted periods of intense variability between the periods of 1987-1990 and 1994-2002, where the major oscillation processes appeared simultaneously. The semi-annual, annual and quasi-decadal bands were the main factors controlling the suspended sediment load variability of these fluvial systems, whereas the quasi-biennial and interannual bands constituted second order sources of variability. The climatic/oceanographic drivers associated to the oscillations identified through the wavelet spectral analyses defined a medium/long term framework of variability for the suspended sediment load.

Key words: Suspended sediment load, Caribbean Sea, hydrologic variability, wavelet spectral analyses.

Introducción

Los sedimentos fluviales son un componente esencial de los ambientes acuáticos de gran importancia para los organismos vivos, pues desempeñan un papel fundamental en la estabilidad de los cuerpos de agua y los sistemas riberos. Por consiguiente, los cambios en las tasas de transporte de sedimento en suspensión pueden causar impactos significativos en estos sistemas, así como en los ambientes estuarinos y deltaicos. Se ha demostrado que estos cambios

incluso podrían tener efectos de mayor alcance que incluyen la transformación de los ecosistemas costeros de plataforma y la disminución de las poblaciones de peces (Yang, *et al.*, 2003; Fan & Huang, 2005; Le, *et al.*, 2007; Wang, *et al.*, 2007, 2010; Gao, *et al.*, 2011).

*Correspondencia:

Juan Camilo Restrepo, restrepocj@uninorte.edu.co

Recibido: 19 de junio de 2015

Aceptado: 19 de octubre de 2015

En Colombia la estimación del transporte de sedimentos, así como el estudio de los procesos que lo controlan, es incipiente, aunque se destaca la cuantificación del transporte de sedimentos en los principales sistemas fluviales del país (**Restrepo & Kjerfve**, 2000, 2004), el análisis de los factores naturales y antrópicos que controlan la producción y el transporte de sedimentos en la cuenca del río Magdalena (**Restrepo & Restrepo**, 2005; **Restrepo, et al.**, 2006; **Restrepo & Syvitski**, 2006), y la construcción de modelos estadísticos para estimar el transporte de sedimento en suspensión en cuencas andinas (**Restrepo & Restrepo**, 2005; **Kettner, et al.**, 2010). Estos trabajos han destacado la relevancia de los flujos de sedimentos de los ríos colombianos en los balances globales de aporte de sedimentos a los océanos (**Restrepo & Kjerfve**, 2000, 2004), la complejidad de los procesos naturales involucrados en la dinámica de los sedimentos en suspensión (**Restrepo & Restrepo**, 2005; **Restrepo, et al.**, 2006), y la importancia de los aportes fluviales en la progradación y arquitectura de los deltas colombianos, a pesar de la aparición de procesos destructivos como la subsidencia y el tectonismo (**Restrepo & López**, 2008). No obstante, la mayoría de estos análisis se hicieron con series de tiempo cortas (<20 años), recolectadas hasta mediados de la década de 1990. Por lo tanto, es poco probable que estos primeros estimativos reflejen los cambios naturales recientes, así como aquellos inducidos por la intervención antrópica. Por ejemplo, para finales de la década de 1990, aproximadamente 30 % de los bosques de la región Caribe colombiana habían sido transformados en zonas de cultivos agrícolas y de ganadería extensiva, lo que convirtió a esta zona en un foco de deforestación (**Etter, et al.**, 2006). En este sentido, **Restrepo, et al.** (2014) han señalado que entre 1998 y 2000 se presentó un cambio en los patrones hidrológicos de los ríos del Caribe colombiano caracterizado por el fortalecimiento de la señal oscilatoria cuasi-decadal, la superposición de los principales componentes oscilatorios, y el incremento pronunciado de los caudales después del año 2000, cuando los promedios anuales se incrementaron hasta 17 % con respecto a los promedios de largo plazo. Los impactos de estos cambios sobre las tasas de transporte de sedimentos de los ríos de la región Caribe colombiana no han sido explorados; tampoco se han analizado sus cambios recientes, tendencias y patrones de variabilidad.

La determinación de las tendencias y patrones de variabilidad en las series de tiempo del transporte de sedimentos en suspensión constituye una técnica fundamental para comprender la importancia relativa de los cambios climáticos y las perturbaciones antrópicas, así como sus complejas interacciones. Las series de tiempo de largo plazo son esenciales para entender la dinámica del transporte de sedimentos en suspensión a escala de cuenca y en la posterior estimación de los flujos de nutrientes y sustancias biogeoquímicas (**Liquete, et al.**, 2009; **Slattery & Phillips**, 2009). En este trabajo se analizan de nuevo las series de transporte de sedimentos en suspensión en siete

de los principales ríos del Caribe colombiano con el fin de (i) proporcionar un estimativo actualizado del transporte de sedimento en suspensión hacia el litoral Caribe colombiano; (ii) detectar cambios en las tasas de transporte de sedimento en suspensión durante los últimos 25 años, y (iii) identificar los patrones de variabilidad del transporte de sedimentos en suspensión en diferentes escalas de tiempo.

El Caribe colombiano: contexto físico general

Aspectos fisiográficos

La planicie Caribe colombiana está localizada en la región más septentrional de Suramérica. Se extiende desde la selva tropical del Darién, en la frontera colombo-panameña, hasta la península de La Guajira en el este y las estribaciones de la cordillera de los Andes en el sur (Figura 1). El Caribe colombiano está conformado por extensas planicies con alturas inferiores a 100 m, serranías y mesetas con alturas entre 200 y 1.000 m en el suroeste (serranías de Abibe, San Jerónimo y Ayapel) y en el noreste (serranía de Macuira), y una de las montañas costeras más altas del mundo, la Sierra Nevada de Santa Marta, con alturas hasta de 5.000 m (Figura 1). Las planicies están dominadas por ecosistemas de sabana utilizados principalmente para la agricultura y el pastoreo. En las planicies y en las mesetas también pueden verse bosques tropicales secos y húmedos dependiendo de las condiciones de temperatura y precipitación. Las zonas montañosas están caracterizadas por una transición progresiva de bosque basal (1.000 – 1.200 m.s.n.m.) a bosque andino (1.000 – 4.000 m.s.n.m.), páramos (3.000 – 4.800 m.s.n.m.), y zona de glaciares permanentes en la Sierra Nevada de Santa Marta (>4.700 m.s.n.m.) (**IDEAM**, 1998). En la década de 1990 aproximadamente 30 % de los bosques de la planicie del Caribe habían sido transformados en zonas de cultivos agrícolas y de ganadería extensiva. Sin embargo, se estima que durante los últimos años la tasa de deforestación en esta región ha disminuido de forma significativa (**Etter, et al.**, 2006).

La oscilación meridional de la zona de convergencia intertropical (ZCIT) controla el ciclo hidrológico anual de la planicie Caribe colombiana y determina dos estaciones húmedas. La primera estación se extiende desde mayo hasta junio, cuando la ZCIT se desplaza hacia el norte. La segunda, más intensa, se extiende desde septiembre hasta noviembre, cuando la ZCIT se desplaza hacia el sur. Sin embargo, se han identificado algunos patrones locales como resultado del efecto de las corrientes de chorro del oeste y del norte (es decir, chorros del Chocó y San Andrés), y los efectos orográficos inducidos por la cordillera de los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta (**Bernal, et al.**, 2006; **Poveda**, 2004). Las masas de aire húmedo provenientes del océano Pacífico son transportadas por advección por la corriente de chorro del Chocó, que las hace ascender rápidamente a lo largo de las vertientes de la cordillera Occidental. Este proceso favorece su convección profunda y fortalece

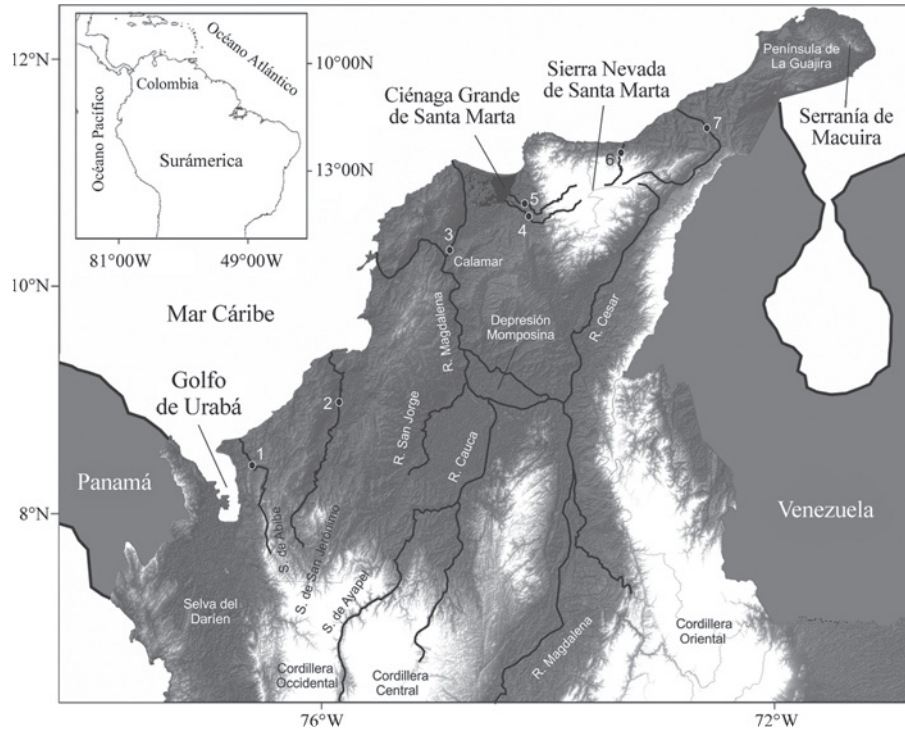


Figura 1. (A) Planicie Caribe colombiana, incluidos sus accidentes geográficos y ríos principales, y sus respectivas estaciones hidrológicas. 1. Mulatos, 2. Sinú, 3. Magdalena, 4. Fundación, 5. Aracataca, 6. Palomino y 7. Ranchería.

los sistemas convectivos de mesoescala que, a su vez, conducen a altas tasas de precipitación (Poveda & Mesa, 2004). La interacción entre los vientos alisios del noreste y los cinturones de baja presión (<900 hPa) localizados en la latitud 13°N – 14°N, favorece la formación de la corriente de chorro de San Andrés. Esta corriente de chorro causa una divergencia de humedad en el noroeste de Suramérica, la cual fortalece el ascenso de masas de aire a lo largo de las vertientes de la Sierra Nevada de Santa Marta, pero ocasiona fuertes corrientes superficiales de viento y baja humedad en la península de la Guajira (Bernal, et al., 2006). En el Caribe colombiano la temporada húmeda de mayor intensidad coincide con el periodo de mayor magnitud del chorro del Chocó, mientras que la estación seca coincide con la máxima intensidad del chorro de San Andrés. Por consiguiente, el sector occidental de la planicie del Caribe, cerca del bosque húmedo tropical del Darién, y la Sierra Nevada de Santa Marta exhiben tasas de precipitación y temperaturas medias anuales de >2.000 mm a⁻¹ y <20 °C, respectivamente. En contraste, las zonas bajas (<100 m) son más secas, con tasas de precipitación por debajo de 1.000 mm a⁻¹, y más cálidas, con temperaturas medias anuales de >27 °C (Mesa, et al., 1997). En escalas mayores de tiempo, las anomalías significativas en los patrones hidrológicos están asociadas a ambas fases del fenómeno de El Niño–Oscilación del Sur (ENOS). La fase cálida del ENOS (El Niño) genera un incremento en la temperatura media del aire, un descenso en la humedad del suelo y en

el índice de vegetación (*Normalized Difference Vegetation Index*, NDVI), y, en consecuencia, se presenta una disminución significativa en las tasas de precipitación. Por el contrario, las anomalías ocasionadas durante la fase fría del ENOS (La Niña) conducen a abundantes e intensas precipitaciones (Poveda, et al., 2001; Poveda, 2004). De acuerdo con Restrepo & Kjerfve (2004), los ríos del Caribe colombiano experimentan una fuerte variación estacional en sus caudales, por lo que generalmente se obtiene una proporción hasta de 5 a 10 veces cuando se comparan los caudales mínimos y máximos mensuales. Estos autores también indican que la variabilidad asociada al ENSO puede ser igualmente grande y, usualmente, se calcula una proporción hasta de 2 a 4 veces cuando se comparan los caudales mínimos y máximos anuales.

Los ríos que drenan la planicie Caribe colombiana se originan en nacimientos localizados en la cordillera de los Andes (Mulatos, Sinú, Magdalena) y la Sierra Nevada de Santa Marta (Aracataca, Fundación, Palomino, Ranchería) (Figura 1). Los ríos Mulatos y Sinú nacen en el Nudo de Paramillo, en donde la cordillera Occidental se bifurca en las serranías de Abibe, San Jerónimo y Ayapel. El río Mulatos, localizado sobre el cinturón del Sinú, drena una meseta en la serranía de Abibe a lo largo de ~115 km en dirección sur-norte antes de desembocar en el mar Caribe. El río Sinú tiene un área de drenaje de 14,7 x10³ km², que comprende una zona con pendientes pronunciadas en su nacimiento, un valle aluvial formado por las serranías de Abibe y San

Jerónimo, así como una extensa llanura aluvial en la que, además, existe una compleja red de ciénagas. Este río tiene una extensión de 415 km desde su nacimiento, a una altura de 3.960 m, hasta su desembocadura en el delta de Tinajones en el mar Caribe.

El río Magdalena es el mayor sistema fluvial de la planicie Caribe colombiana, con una extensión de 1.540 km y un área de drenaje de $257,4 \times 10^3$ km². Su nacimiento está localizado en la cordillera Central (sur de Colombia, 1°45'N, 76°30'O) a una altura de 3.600 m. El río se dirige hacia el norte a lo largo del Valle del Magdalena, entre las cordilleras Central y Oriental, y tras abandonar este valle se dirige al oeste y entra en una depresión tectónica activa conocida como la Depresión Momposina. En esta depresión tectónica, que actúa como un delta interior, se han estimado altas tasas de sedimentación ($2,1-3,0$ mm a⁻¹) (van der Hammen, 1986). En esta zona, el río Magdalena tiene un curso con meandros y recibe los aportes fluviales de los ríos Cesar, Cauca y San Jorge (Restrepo & Kjerfve, 2004). Una vez cruza la Depresión Momposina, el río se dirige hacia el norte hasta Calamar, en donde se forman dos canales distributarios. El Canal del Dique, uno de estos distributarios, se dirige hacia el noroeste hasta desembocar en la bahía de Cartagena, mientras que el principal distributario continúa su curso hacia Barranquilla, a lo largo del extremo occidental del cinturón de San Jacinto, en donde desemboca en el mar Caribe.

Los ríos que nacen en la Sierra Nevada de Santa Marta drenan cuencas montañosas de baja extensión (<5.000 km²), caracterizadas por pendientes pronunciadas y planicies de inundación estrechas. Excepto en el caso del río Ranchería, que drena extensas planicies a lo largo de la península de La Guajira. Los ríos Aracataca y Fundación drenan la vertiente occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta y desembocan en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Esta ciénaga tiene una conexión directa con el mar Caribe en el extremo oriental de la barra de Salamanca. Los ríos Palomino y Ranchería drenan la vertiente oriental de la Sierra Nevada de Santa Marta, en sentido suroeste – noreste, y desembocan directamente en el mar Caribe (Figura 1).

Contexto geológico

El marco geológico regional está determinado por el movimiento e interacción de las placas de Suramérica y Nazca, el arco volcánico de Panamá, y el segmento occidental de la placa oceánica del Caribe (Trenkamp, *et al.*, 2002; Cediell, *et al.*, 2003). Los regímenes de esfuerzos de estas placas se distribuyen principalmente entre los bloques Norandino y Panamá-Chocó. El bloque Norandino comprende los Andes septentrionales y el Caribe colombo-venezolano y se mueve hacia el nororiente a una velocidad de 6 mm a⁻¹, y colisiona con el bloque Panamá-Chocó a una tasa de 25 mm a⁻¹ (Trenkamp, *et al.*, 2002).

Las serranías de Abibe, San Jerónimo y Ayapel hacen parte de los cinturones del Sinú y San Jacinto, que se formaron como resultado de la compresión causada por la colisión del bloque Panamá-Chocó contra la placa Sudamericana, y al actuar sobre los sedimentos cenozoicos acumulados en el margen continental dieron origen a una franja de rocas altamente deformadas (Duque-Caro, 1987). El cinturón del Sinú, que se extiende al occidente de la falla del Sinú, está compuesto por rocas sedimentarias con edades desde el Eoceno medio hasta el Oligoceno tardío (48-23 Ma). Por su parte, el cinturón de San Jacinto, limitado por las fallas del Sinú y Romeral, está conformado por rocas sedimentarias con edades entre el Cretáceo y el Mioceno (65-3,5 Ma) (Ingeominas, 2003). El río Sinú representa el límite entre los cinturones del Sinú y San Jacinto, por lo que su valle aluvial, formado por un evento diastrófico ocurrido durante el Pleistoceno-Holoceno, presenta un marcado control tectónico (Duque-Caro, 1979). La configuración actual de la cuenca del Magdalena es el resultado de procesos evolutivos que datan del Paleozoico (450 Ma) (Mojica & Franco, 1990). Las fallas de Romeral y Santa Marta-Bucaramanga constituyen los límites cordilleranos que debido a la orogénesis del Plioceno modelan el curso y los depósitos sedimentarios de la cuenca del Magdalena (Martínez & López, 2005). Como resultado de la interacción de las placas tectónicas y de la acreción de los cinturones de Sinú y San Jacinto en el Caribe, se formó el arco de Magangué y la cuenca del Plato-San Jorge, en donde posteriormente se asentó la Depresión Momposina (Duque-Caro, 1984).

La Sierra Nevada de Santa Marta es un macizo rocoso aislado de las demás cadenas montañosas que conforman el bloque Norandino y flanqueado por las cuencas sedimentarias de Plato-San Jorge y Cesar-Ranchería (Montes, *et al.*, 2010). Los ríos Aracataca y Fundación se localizan sobre la cuenca Plato-Cesar, la cual contiene secuencias marinas no deformadas del Eoceno superior al Plioceno y se encuentra en contacto tectónico con la Sierra a lo largo de la falla Santa Marta-Bucaramanga (Montes, *et al.*, 2010). Por su parte, los ríos Palomino y Ranchería se localizan sobre la cuenca Cesar-Ranchería, una cuenca no fallada formada hacia el suroeste en continuidad con la Sierra Nevada de Santa Marta, que preserva una cuña clástica de sedimentos marino-continentales que datan del Cretáceo tardío al Neógeno (Montes, *et al.*, 2010).

Datos y métodos

Este estudio analizó los datos históricos de transporte de sedimentos en suspensión en siete cuencas del litoral Caribe colombiano con diferentes características climáticas y topográficas. Se analizaron datos mensuales en las estaciones más cercanas a la desembocadura en el mar Caribe (Tabla 1), con el fin de, (1) estimar los aportes fluviales de sedimento hacia la zona litoral, (2) determinar y cuantificar tendencias en las series históricas, y (3) determinar las periodicidades y los patrones de variabilidad interanual. Se obtuvieron

Tabla 1. Nombres de los ríos y estaciones de aforo evaluadas en este estudio, con la localización y registro histórico de los datos de transporte de sedimentos en suspensión (TSS)

Río	Estación de aforo	Localización			Registro (TSS)
		Elevación (m.s.n.m.)	Longitud	Latitud	
Ríos andinos					
1. Mulatos	Pueblo Bello	84	76°31O	8°12N	1985 - 2007
2. Sinú	Cotoca Abajo	5	75°51O	9°13N	1984 - 2010
3. Magdalena	Calamar	8	74°55O	10°15N	1972 - 2010
Ríos de la Sierra Nevada					
4. Fundación	Fundación	55	74°11O	10°31N	1982 - 2009
5. Aracataca	Puente Ferrocarril	37	74°11O	10°35N	1976 - 2009
6. Palomino	Puente Carretera	30	73°34O	11°14N	1976 - 2009
7. Ranchería	Hacienda Guamito	76	72°37O	11°10N	1980 - 2006

Nota. La numeración de los ríos corresponde a la señalada en la Figura 1; ríos andinos: nacimientos en la cordillera de los Andes; ríos de la Sierra Nevada: = nacimientos en la Sierra Nevada de Santa Marta

datos del periodo comprendido entre 1972 y 2010 (Tabla 1), los cuales fueron proporcionados por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM). La selección de los ríos y sus respectivas estaciones de monitorización se basó en las siguientes condiciones: (1) la estación de aforo debía estar localizada en la parte más baja de la cuenca de drenaje, y (2) el registro hidrológico debía ser superior a 20 años. (1) La serie de tiempo medida en la desembocadura de una cuenca se considera una señal valiosa, que integra las ganancias y pérdidas del balance sedimentario (es decir, la producción de sedimentos, su transporte y depositación); por consiguiente, estas series de tiempo constituyen un sustituto adecuado para estimar el transporte de sedimentos hacia la zona costera (Walling & Fang, 2003; Walling, 2009; Syvitski & Kettner, 2011). Por lo tanto, en este trabajo se asumió que estos valores representaban una aproximación a la cantidad de sedimentos transportados hasta las zonas deltaicas y estuarinas formadas en las desembocaduras de estos ríos. Estas zonas actúan como filtros que atrapan una gran proporción de los sedimentos fluviales (Dyer, 1995, 1997). (2) Definiendo T como la extensión total del registro hidrológico, la frecuencia de corte (λ) y el cono de influencia (*edge effects*) (θ) delimitan la significación estadística de las señales identificadas a partir de un análisis de series de tiempo (Shumway & Stoffer, 2004). La extensión de las series de transporte de sedimento en suspensión varía entre 23 y 39 años (Tabla 1).

Se aplicaron pruebas de continuidad y homogeneidad a los promedios mensuales de transporte de sedimentos en suspensión. Se analizaron las series de tiempo mediante el test de Mann-Kendall (*gradual trend test*) para identificar y cuantificar tendencias hidrológicas (Yue, et al., 2002); se estableció la correlación cruzada entre los valores mensuales del transporte de sedimentos en suspensión (TSS) y las anomalías mensuales del índice de oscilación del sur (IOS)

para cuantificar los efectos del ENSO sobre las descargas fluviales, y se hizo un análisis de la transformada continua de ondícula (*continuous wavelet transform*, CWT) para determinar y estimar las periodicidades y patrones de variabilidad (Labat, 2005; Shumway & Stoffer, 2004). Los datos de las anomalías mensuales del IOS se obtuvieron de la *National Oceanographic and Atmospheric Administration – Climate Prediction Center*, NOAA (NOAA, 2012).

El test de Mann-Kendall (*Man-Kendall Test*, MKT) es un prueba estadística no paramétrica basada en el rango que se utiliza para detectar y evaluar la significación de tendencias monotónicas en series de tiempo (Yue, et al., 2002). Las pruebas no paramétricas no asumen ninguna forma especial para la función de distribución de datos, por lo tanto, se considera que son más apropiadas para datos que no se ajustan a una distribución normal y constituyen una de las técnicas más idóneas para identificar tendencias lineales en datos ambientales, específicamente en el análisis de datos de descarga fluvial (García & Mechoso, 2005; Milliman, et al., 2008; Pasquini & Depetris, 2007; Yue, et al., 2002; Zhang, et al., 2008). Si se asume como hipótesis nula que no existe tendencia en la serie de tiempo, y se considera que los datos son independientes e idénticamente distribuidos, puede calcularse una variable estandarizada (Z) para verificar la hipótesis nula. La hipótesis nula es rechazada para un nivel de significancia α si $Z > Z_{(1-\alpha/2)}$, en donde $Z_{(1-\alpha/2)}$ es el valor estándar de una distribución normal con probabilidad de $\alpha/2$ (Yue, et al., 2002). Considerando que los datos de TSS posteriores al año 2000 no habían sido analizados previamente en los ríos del Caribe colombiano, y que el MKT puede considerarse como un indicador de cambio hidrológico, se aplicó dicha prueba a los valores del periodo 2000-2010 con el fin de evaluar la influencia de los valores recientes en la tendencia de largo plazo y detectar cambios hidrológicos recientes usando esta prueba estadística como un sustituto (Dai, et al., 2009; Restrepo, et al., 2014).

La transformada continua de ondícula (CWT) se usó para examinar las series de tiempo empleando funciones generalizadas de base local (*mother wavelets*) que se desplazan y estiran simultáneamente en el dominio de la frecuencia y el tiempo (**Torrence & Compo**, 1998). Por lo tanto, la CWT ofrece ventajas significativas con respecto a métodos más tradicionales como la transformada rápida de Fourier porque permite la localización de señales de frecuencia en una escala de tiempo. Una de las ventajas de la ondícula es que es independiente de la escala, por lo que resulta útil para analizar series de tiempo que contienen funciones no estacionarias de diferentes frecuencias. El CWT se aplicó a los datos ‘desestacionalizados’ para estimar periodicidades y patrones de variabilidad y para distinguir las oscilaciones temporales en las series de tiempo, determinando, además, la intermitencia de cada proceso de escala-tiempo. También se aplicó un análisis de frecuencia de potencias. Se calculó la potencia de un espectro continuo de ondícula (*Global Wavelet Spectrum*) en el tiempo para una banda de frecuencia específica mediante la integración de dicho espectro con base en el rango de frecuencias (**Labat**, 2005). Esta prueba permite aislar varias bandas de frecuencia y obtener información detallada acerca de la potencia de una periodicidad específica a través del dominio del tiempo. El espectro de la ondícula se promedió en el tiempo para cuantificar las escalas dominantes de los procesos hidrológicos subyacentes, lo que permitió la estimación de la distribución de la señal de varianza entre las diferentes escalas (**Torrence & Compo**, 1998). La ventaja decisiva del espectro global de ondícula radica en que puede estimar eficientemente las escalas características de los procesos de largo plazo (**Labat, et al.**, 2005). Para identificar las oscilaciones significativas se calculó un intervalo de confianza de 95 % para los contornos y el cono de influencia siguiendo la metodología propuesta por **Torrence & Compo** (1998). La aplicación del CWT a series de TSS ha permitido la detección de oscilaciones de diferente escala asociadas a diversos mecanismos forzadores hidroclimáticos (**Zhang, et al.**, 2008; **Liu, et al.**, 2013).

Resultados

Aportes de sedimentos en suspensión al litoral Caribe: magnitud y tendencias de largo plazo

La tasa media mensual de transporte de sedimentos en suspensión (TSS) de los ríos que drenan la planicie Caribe colombiana varió entre $0,1 \times 10^3 \text{ t d}^{-1}$ y $390,8 \times 10^3 \text{ t d}^{-1}$ (Tabla 2). La diferencia entre la media mensual y el valor máximo mensual fue hasta de un orden de magnitud, mientras que la diferencia entre los valores máximos y mínimos mensuales fue hasta de tres órdenes de magnitud (Tabla 2). Las tasas más altas de TSS se registraron en los ríos con las mayores áreas de drenaje ($>14,0 \times 10^3 \text{ km}^2$), mientras que los ríos con áreas de drenaje pequeñas ($<5,0 \times 10^3 \text{ km}^2$) presentaron las mayores variaciones mensuales del TSS (Tabla 2). En su conjunto, estos ríos transportaron en promedio $\sim 146,3 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ de sedimentos en suspensión hacia el litoral Caribe. La mayor contribución correspondió al río Magdalena, con $142,6 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$, que representa el $\sim 97 \%$ de la descarga total promedio de sedimentos en suspensión aportada por estos ríos.

Las series interanuales mostraron una tendencia decreciente en los ríos Mulatos, Sinú, Fundación y Aracataca, mientras que los ríos Magdalena, Palomino y Ranchería exhibieron una tendencia ascendente (Figura 2). Sin embargo, el análisis MKT indicó que sólo la tendencia exhibida por el río Sinú fue significativa, con un nivel de confianza de 95 % (Tabla 3). La magnitud del cambio del TSS por unidad de tiempo, calculada como la relación entre la pendiente de Sen y la tasa media mensual de TSS, fue mayor en los ríos Mulatos y Sinú (Figura 3). Después del año 2000, con la excepción del río Mulatos, todas las tendencias se hicieron más acentuadas o presentaron un cambio en la dirección de su pendiente (Figura 2 y Tabla 4). En este último periodo, solo el río Magdalena exhibió una tendencia significativa, con un nivel de confianza de 95 %. Aunque la mayoría de los ríos no mostraron tendencias significativas en sus registros, el TSS anual de todos estos sistemas fluviales cambió hasta en 36 % entre 2000 y 2010 (Tabla 4). Por ejemplo, el valor medio anual de TSS registrado en el Sinú antes del 2000 ($3,68 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$), fue 36 % mayor comparado

Tabla 2. Área de drenaje (A), altura del nacimiento, tasa media mensual de transporte de sedimentos en suspensión (TSS), transporte de sedimento en suspensión - máximo mensual (TSS_{max}), transporte de sedimento en suspensión - mínimo mensual (TSS_{min}), de los ríos que drenan la planicie Caribe colombiana

Río	A (10^3 km^2)	Nacimiento (m.s.n.m.)	TSS (10^3 t d^{-1})	TSS_{max} (10^3 t d^{-1})	TSS_{min} (10^3 t d^{-1})
Mulatos	0,01	1.118	0,469	6,24	0,001
Sinú	14,73	3.960	8,620	31,90	0,265
Magdalena	257,43	3.600	390,869	1564,00	46,830
Fundación	1,87	2.986	0,244	3,13	0,003
Aracataca	0,93	4.408	0,100	1,18	0,001
Palomino	0,68	4.785	0,130	1,51	0,002
Ranchería	4,23	3.700	0,287	9,74	0,001

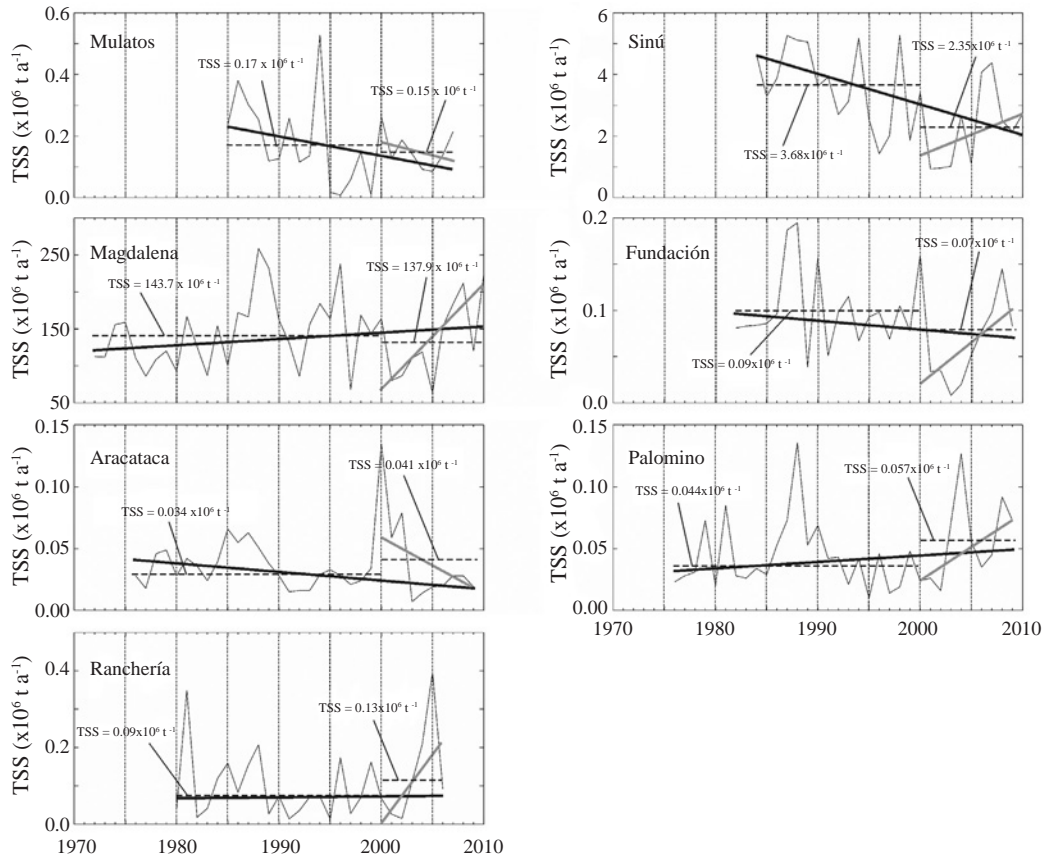


Figura 2. Transporte de sedimentos en suspensión (TSS): media anual (línea delgada), tendencia de largo plazo (línea negra gruesa), tendencia para el periodo 2000-2010 (línea gris gruesa) y promedio interanual para periodos de interés (línea negra punteada) en los ríos de la planicie Caribe colombiana

Tabla 3. Resultados de los análisis del test de Mann-Kendall y la pendiente de Sen para las series de tiempo de transporte de sedimentos en suspensión anual de los ríos de la planicie Caribe colombiana

Río	Estación de aforo	Test de Mann – Kendall					Pendiente de Sen (x10 ⁶ t a ⁻¹ a ⁻¹)
		Primer año	Último año	No. de años	Test Z	p	
Mulatos	Pueblo Bello	1985	2007	23	-1,27	n.s.	-0,006
Sinú	Cotoca Abajo	1984	2010	27	-2,38	<0,05	-0,099
Magdalena	Calamar	1972	2010	39	0,99	n.s.	0,846
Fundación	Fundación	1982	2009	28	-0,85	n.s.	-0,001
Aracataca	Puente Ferrocarril	1976	2009	34	-1,39	n.s.	0,000
Palomino	Puente Carretera	1976	2009	34	0,95	n.s.	0,001
Ranchería	Hacienda Guamito	1976	2006	27	0,25	n.s.	0,000

n.s. = estadísticamente no significativo

con el TSS medio anual experimentado durante el intervalo 2000-2010 ($2,35 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$). Por su parte, el Ranchería pasó de transportar $0,09 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ de sedimentos en suspensión en promedio antes del 2000 a registrar un TSS promedio de $0,13 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ entre 2000 y 2007. El menor cambio se registró en el Magdalena, con un descenso de ~4 % en la tasa media anual de TSS (Tabla 4).

Efectos preliminares de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO)

Los resultados de un análisis de correlación cruzada entre el TSS mensual y las anomalías mensuales del índice de oscilación del sur (IOS), calculado para cuantificar preliminarmente los efectos del ENSO en las series de tiempo de TSS, se presentan en la Figura 4. Entre 1950 y 2010, se presentaron 11 y 8 eventos de El Niño y La Niña de magnitud

moderada a fuerte, respectivamente (Figura 4). En general, los altos valores mensuales de TSS y las anomalías positivas del IOS mostraron correlaciones entre bajas y moderadas; en consecuencia, no se presentó una relación sistemática y consistente entre estos dos parámetros. Por ejemplo, las tasas de TSS anormalmente altas (>2 desviaciones estándar) que se presentaron en la mayoría de los ríos durante el periodo 1988 - 1989, coincidieron con una larga e intensa fase fría del ENSO (La Niña) que se extendió desde abril de 1988 a julio de 1989 (Figura 4). Sin embargo, algunos valores excepcionalmente altos de TSS (> 4 desviaciones estándar) se registraron en años normales o durante la fase cálida del ENSO (El Niño), por ejemplo, en los ríos Mulatos (6

desviaciones estándar) en 1995, Aracataca (6 desviaciones estándar) en 1986 y 2002, y Ranchería (8 desviaciones estándar) en 2006 (Figura 4). Las mayores correspondencias entre las anomalías IOS y el TSS se observaron en 1988, 1999-2000, 2008, y 2010. Las fuertes anomalías positivas del IOS registradas en estos periodos coincidieron con TSS anormalmente altos. En general, las mayores correlaciones entre el TSS y el IOS se encontraron para el río Magdalena (Figura 4).

Las desviaciones negativas de TSS suelen ser de poca magnitud, generalmente de menos de dos desviaciones estándar, mientras que las anomalías negativas del IOS pueden llegar hasta valores de 4. En este caso, estas desviaciones y anomalías negativas mostraron coincidencia pero no proporcionalidad y, por lo tanto, exhibieron poca correlación (Figura 4). Por ejemplo, el evento de El Niño de 1991-1992, que fue uno de los más desastrosos para Colombia, coincidió con un descenso en las tasas de TSS en la mayoría de estos ríos. Sin embargo, la magnitud de tales descensos no fue proporcional a la anomalía negativa del IOS (Figura 4).

Periodicidades: oscilaciones de corto y largo plazo

Las oscilaciones semianuales fueron intermitentes y relativamente dispersas en la mayoría de los ríos. El río Mulatos registró un componente de 6 meses, visible entre los periodos 1986-1988, 1994-1995, y 2000-2010, mientras que el río Fundación exhibió este componente entre 1985-1991 y 2007-2010. Los ríos Magdalena, Aracataca, Palomino y Ranchería mostraron fluctuaciones de este componente entre 1975-1985, 1985-1992, y 2000-2010 (Figura 5). La dinámica temporal de la oscilación anual también varió entre los diferentes ríos. Esta señal fue estacionaria para el río Sinú hasta 1999, y reapareció con intensidad a partir de 2006. En los demás ríos la componente anual fue una señal cuasi-continua de magnitud comparable, con cortos periodos

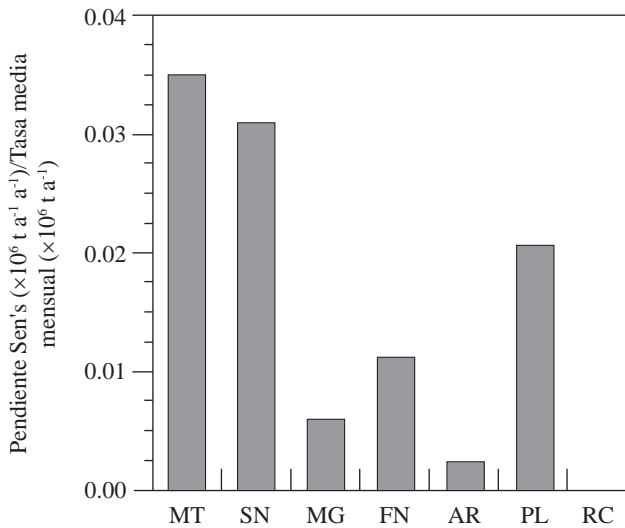


Figura 3. Magnitud del cambio en el transporte de sedimentos en suspensión (TSS) por unidad de tiempo (cociente entre la pendiente de Sen y la tasa media mensual de TSS en los ríos Mulatos (MT), Sinú (SN), Magdalena (MG), Fundación (FN), Aracataca (AR), Palomino (PM), y Ranchería (RC)

Tabla 4. Ríos de la planicie Caribe colombiana: resultados del MKT, pendiente de Sen's, y tasa media anual de transporte de sedimentos en suspensión para dos periodos seleccionados (Pre-2000 y Post-2000).

Río	Pre - 2000					Post - 2000				
	Mann – Kendall Test			Pendiente Sen's	TSS	Mann – Kendall Test			Pendiente Sen's	TSS
	Primer año	Último año	Test Z	(x10 ⁶ t a ⁻¹ a ⁻¹)	(x10 ⁶ t a ⁻¹)	Primer Año	Último Año	Test Z	(x10 ⁶ t a ⁻¹ a ⁻¹)	(x10 ⁶ t a ⁻¹)
Mulatos	1985	1999	-2.18*	-0.020	0.179	2000	2007	n.d.	-0.009	0.156
Sinú	1984	1999	-1.85**	-0.169	3.680	2000	2010	1.40	0.139	2.355
Magdalena	1972		1.64	1.552	143.702	2000	2010	2.02*	14.290	137.900
Fundación	1982	1999	0.30	0.001	0.099	2000	2009	1.25	0.009	0.071
Aracataca	1976	1999	-1.22	-0.001	0.034	2000	2009	-0.72	-0.005	0.041
Palomino	1976	1999	-0.22	0.000	0.044	2000	2009	1.61	0.006	0.057
Ranchería	1976	1999	-0.36	0.000	0.096	2000	2006	n.d.	0.036	0.131

* Significancia para un nivel de confianza del 95%

** Significancia para un nivel de confianza del 90%;

n.d. = no disponible, porque no existe el número suficiente de datos para calcular el estimador Z

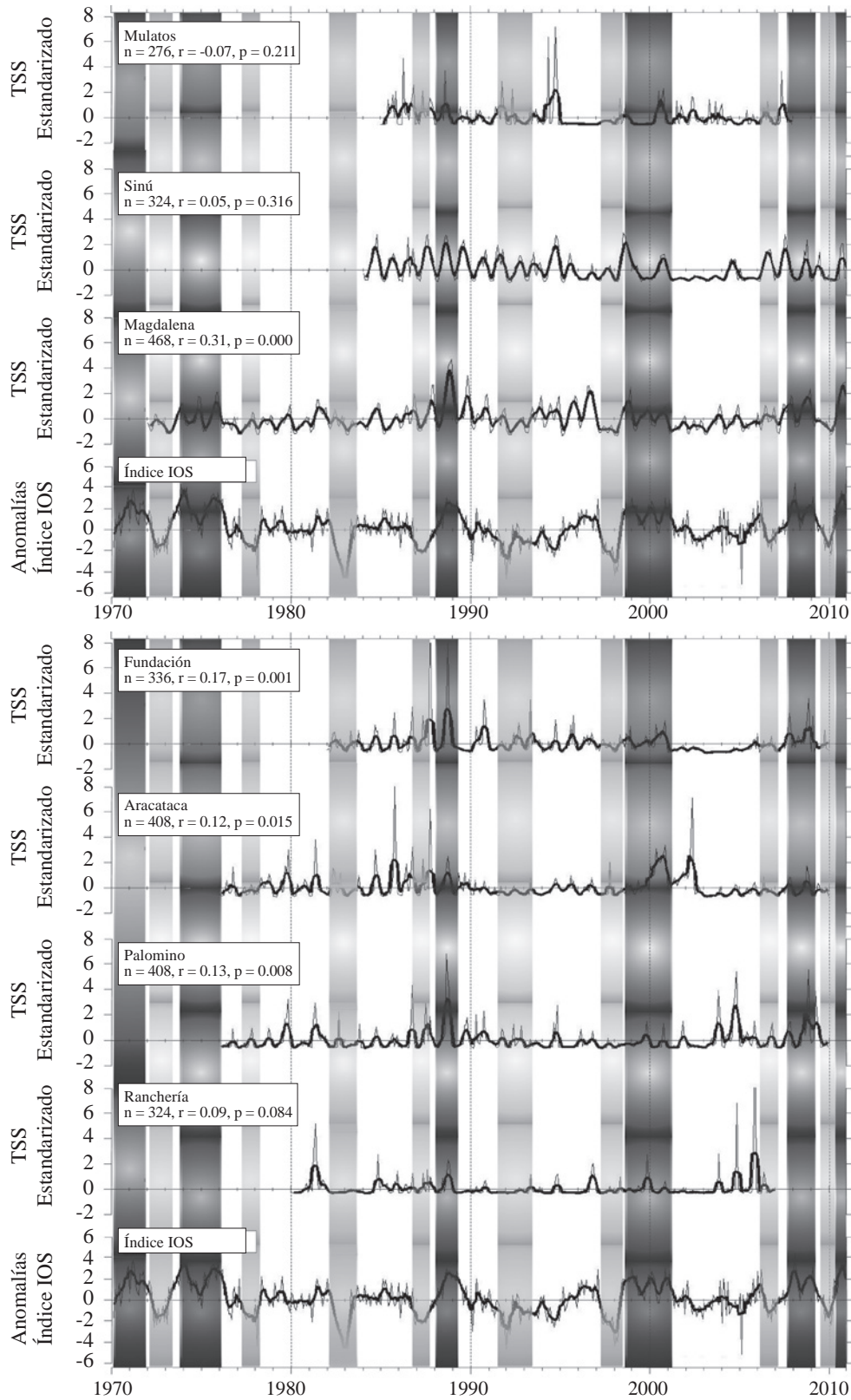


Figura 4. Valores mensuales estandarizados de transporte de sedimento en suspensión (TSS) y anomalías del índice de oscilación sur (IOS) (líneas delgadas); media móvil de cinco meses sobrepuesta sobre las series de tiempo (línea negra gruesa). Los recuadros gris y gris claro representan las fases fría y cálida del fenómeno ENSO, respectivamente. Los estadísticos de la correlación cruzada entre las tasas mensuales de TSS y las anomalías mensuales del IOS se observan en el recuadro superior izquierdo.

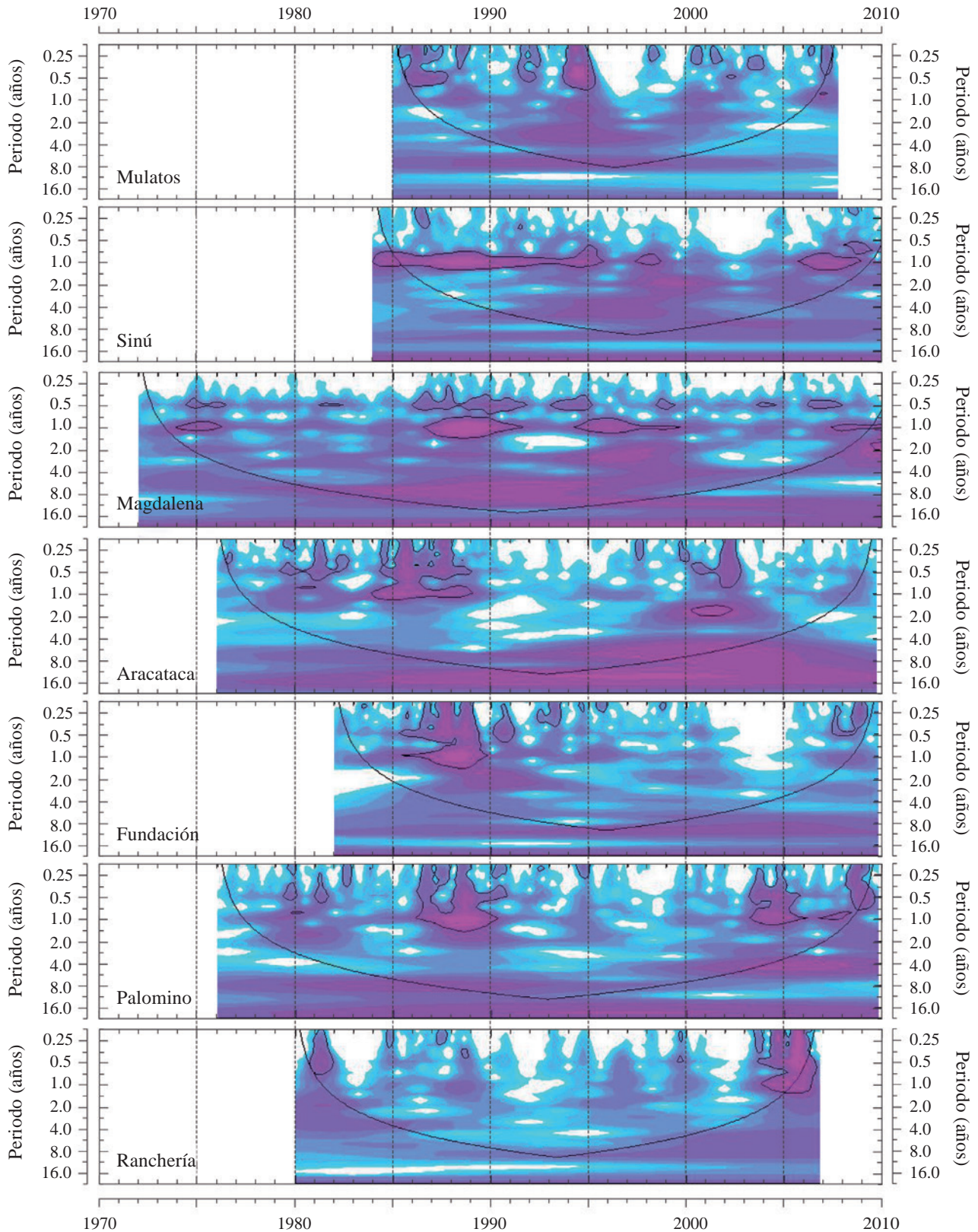


Figura 5. Transformada continua de ondícula (CWT) para el transporte de sedimentos en suspensión de los ríos de la planicie colombiana. El color púrpura oscuro corresponde a valores altos y el claro a valores bajos de los coeficientes de la transformada (potencia). El contorno negro grueso delimita las zonas con un nivel de confianza de 95 % contra un ruido rojo AR(1); el cono de influencia en donde los efectos de borde no son despreciables se señala con una línea negra delgada.

de alta potencia. Por ejemplo, los ríos Aracataca, Fundación y Palomino exhibieron un corto periodo de intensa actividad en el intervalo 1985-1989 (Figura 5). En el CWT también se destacó un componente cuasi-bienal en la variabilidad del TSS, el cual fue más intenso en el río Mulatos durante el intervalo 1995-2003, en el Sinú entre 1997 y 2003, en el Magdalena entre los periodos 1987-2000 y 2009-2010, en el Aracataca durante el periodo 1998-2005, en el Fundación entre 1989-1993, en el Palomino entre los periodos 1977-1983, 1987-1992 y 2008-2010, y en el Ranchería en los intervalos 1980-1983 y 2005-2006 (Figura 5).

Las fluctuaciones interanuales del TSS en estos sistemas fluviales se caracterizaron por un componente intermitente de 4 a 7 años. En el CWT del río Ranchería se destacó un componente de 4 a 5 años en los intervalos de 1980-1985 y 2000-2010, y un componente de 5 a 7 años entre 1995 y 2010. La componente de 4 a 5 años apareció en los ríos Mulatos, Sinú y Aracataca durante 1990-2000, 1994-1999, y 1995-2005, respectivamente, y se extendió desde 2000 a 2010 en el río Palomino. Por otra parte, la fluctuación de 5 a 7 años se presentó en el periodo de 1990-2002 en el río Sinú, de 1980-2007 en el río Aracataca, y de 1980-1995 en el río Palomino. En el CWT del TSS del río Magdalena se encontró una componente de 4 a 5 años entre 1997 y 2002, y una de 5 a 7 años entre 1983 y 2000, con una potencia máxima durante el periodo 1985-1996 (Figura 5). Una oscilación cuasi-decadal (8-12 años) se registró en los ríos Magdalena, Aracataca y Palomino en 1985. Esta componente oscilatoria se extendió hasta 2010 en los dos primeros ríos y hasta 2005 en el último, y fue particularmente intensa a inicios de la década del 2000 en el río Aracataca (Figura 5).

El CWT resaltó un periodo de intensa actividad en los periodos 1987-1990 y 1994-2002, en los cuales las principales componentes oscilatorias aparecieron de manera simultánea. Todos los ríos, excepto el Ranchería, exhibieron oscilaciones superpuestas de las señales de 0,5 a 1 año, 2 a 3 años, y 4 a 5 años durante el intervalo de 1987-1990, mientras que las oscilaciones de 1 año y 2 a 3 años coincidieron con la señal interanual en los ríos Mulatos, Sinú, Magdalena y Aracataca a lo largo del periodo 1994-2002 (Figura 5). Durante estos periodos se presentaron altos valores de TSS (Figura 4).

El análisis de potencia de frecuencia específica, que permite la recolección de información detallada sobre la potencia de una periodicidad a lo largo del tiempo, se hizo para las señales de 2 a 8 años y 8 a 12 años (Figura 6). El componente de 2 a 8 años se caracterizó por presentar oscilaciones menores y una oscilación dominante en la que se alcanzó la máxima potencia. Aunque estas oscilaciones dominantes no estuvieron en fase, mostraron una relativa proximidad en algunos ríos. Por ejemplo, en el río Magdalena el periodo de máxima oscilación se presentó en 1997, en el río Sinú en 1999, y en el río Aracataca en 2001. Los ríos Palomino y Ranchería mostraron su máxima oscilación alrededor de 2005 y 2006, respectivamente (Figura 6a). Debido al

efecto del cono de influencia en el CWT, solo se analizó la variabilidad de la componente de 8 a 12 años en los ríos con una serie de tiempo mayor a 30 años (Tabla 1). En estos ríos, esta componente mostró una única gran oscilación, que se intensificó a partir de 1976 en el río Palomino y a partir de 1985 en los ríos Magdalena y Aracataca. El punto de máxima potencia de este componente oscilatorio se alcanzó en 1987 en el río Palomino, 1995 en el río Magdalena, y 2002 en el río Aracataca (Figura 6b).

El proceso de integración de los CWT con respecto al tiempo permite obtener el espectro global de ondícula, como se muestra en la Figura 7. En los ríos Magdalena, Fundación y Ranchería la banda anual y la semianual aparecen como las principales componentes oscilatorias. En escalas interanuales la componente de 4 a 7 años fue común en todos los ríos, excepto en el río Sinú, que exhibió una marcada oscilación anual (Figura 7). Esta banda interanual aparece como la oscilación dominante en el río Mulatos, mientras que constituyó una fuente de variabilidad de segundo orden en los demás ríos. En la mayoría de los ríos también se pudo establecer la oscilación cuasi-bienal como una fuente de segundo orden en la variabilidad del TSS. En los ríos Aracataca y Palomino la fluctuación de 8 a 12 años fue la principal componente oscilatoria (Figura 7). Las componentes oscilatorias mayores a un año no fueron significativas, por lo que deben interpretarse con prudencia. Sin embargo, esta información se considera de utilidad debido a que las señales identificadas están dentro del rango definido por la frecuencia de corte y el cono de influencia; la técnica de rellenado con ceros (*zero padding*) podría reducir la verdadera potencia de las oscilaciones de baja frecuencia, y el CWT aísla las señales ocultas en el ruido (y que no son reveladas mediante otras técnicas convencionales). En consecuencia, se considera que se requieren series de tiempo más extensas para probar la significación estadística de estas oscilaciones de baja frecuencia.

Discusión

Transporte de sedimento en suspensión: magnitud y tendencias de largo plazo

Los ríos evaluados en este estudio mostraron un TSS acumulado de $146,3 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ (Tabla 2), que representa aproximadamente el 39 % de la descarga total de sedimentos ($378 \times 10^6 \text{ a}^{-1}$) estimada para la zona litoral del mar Caribe (Park, 1999). El río Magdalena contribuyó con la mayor cantidad de estos aportes, con un TSS de $142,6 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ (Tabla 2), que corresponde al 38 % del total de los aportes de sedimentos en suspensión estimados para esta zona. Previamente, Restrepo & Kjerfve (2004) habían indicado que el transporte combinado de 22 ríos del Caribe colombiano ascendía a $168 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ de sedimentos en suspensión, y que entre ellos se destacaba el río Magdalena con una tasa de TSS de $143,9 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$. Otros valores de TSS reportados para el río Magdalena varían entre $133,1 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$ y 220×10^6

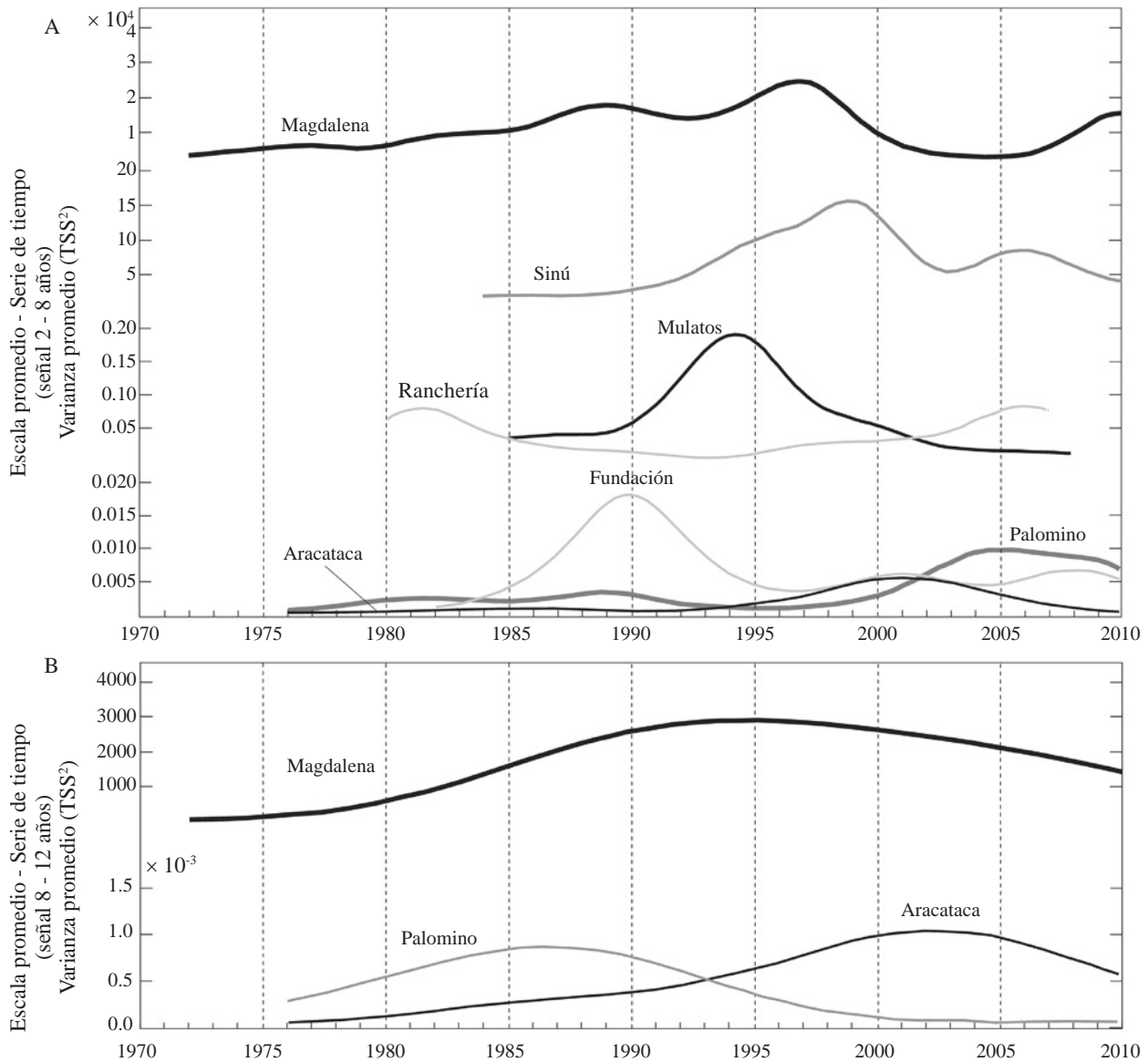


Figura 6. Transporte de sedimento en suspensión - análisis de potencia de frecuencias específicas: varianza promedio para la señal de (a) 2-8 años y (b) 8-12 años

$t a^{-1}$ (Milliman & Meade, 1983; Alvarado, 1992; Marín, 1992; Restrepo & Kjerfve, 2000). No obstante, estos valores se calcularon a partir de las mediciones puntuales realizadas por NEDECO (1973) a principios de la década de 1970 (Milliman & Meade, 1983), o mediante el análisis de series de tiempo con una longitud inferior a 20 años y con registros hasta 1995 (Marín, 1992; Restrepo & Kjerfve, 2000, 2004). El conjunto de datos presentado en este estudio, aunque incluye un menor número de ríos comparado con el estudio de Restrepo & Kjerfve (2004), comprende series de tiempo de mayor extensión (>22 años) e incluye registros recientes. Por lo tanto, debido a la extensión y cobertura temporal de las series analizadas, consideramos que los valores de TSS de este estudio representan un estimativo de largo plazo más confiable que los reportados previamente.

Los resultados del estudio confirman lo señalado previamente por Restrepo & Kjerfve (2000) en cuanto a que el TSS del río Magdalena se encuentra entre los mayores a nivel mundial (Milliman & Meade, 1983; Milliman & Syvitski, 1992; Syvitski & Kettner, 2011; Syvitski, 2011), y es de magnitud comparable al que se presenta en ríos con mayores áreas de drenaje (A), como, por ejemplo, el Orinoco (Venezuela) ($TSS = 150 \times 10^6 t a^{-1}$; $A = 0,99 \times 10^6 km^2$), el Paraná (Argentina) ($TSS = 79 \times 10^6 t a^{-1}$; $A = 2,6 \times 10^6 km^2$) y el Huanghe (China) ($TSS = 150 \times 10^6 t a^{-1}$; $A = 0,77 \times 10^6 km^2$) (Milliman & Syvitski, 1992; Wang, *et al.*, 2007, 2010). Esto significa que los flujos de sedimento del río Magdalena constituyen un elemento central en la progradación y arquitectura del delta del Magdalena (porción sub-aérea y sub-acuosa), en la morfodinámica

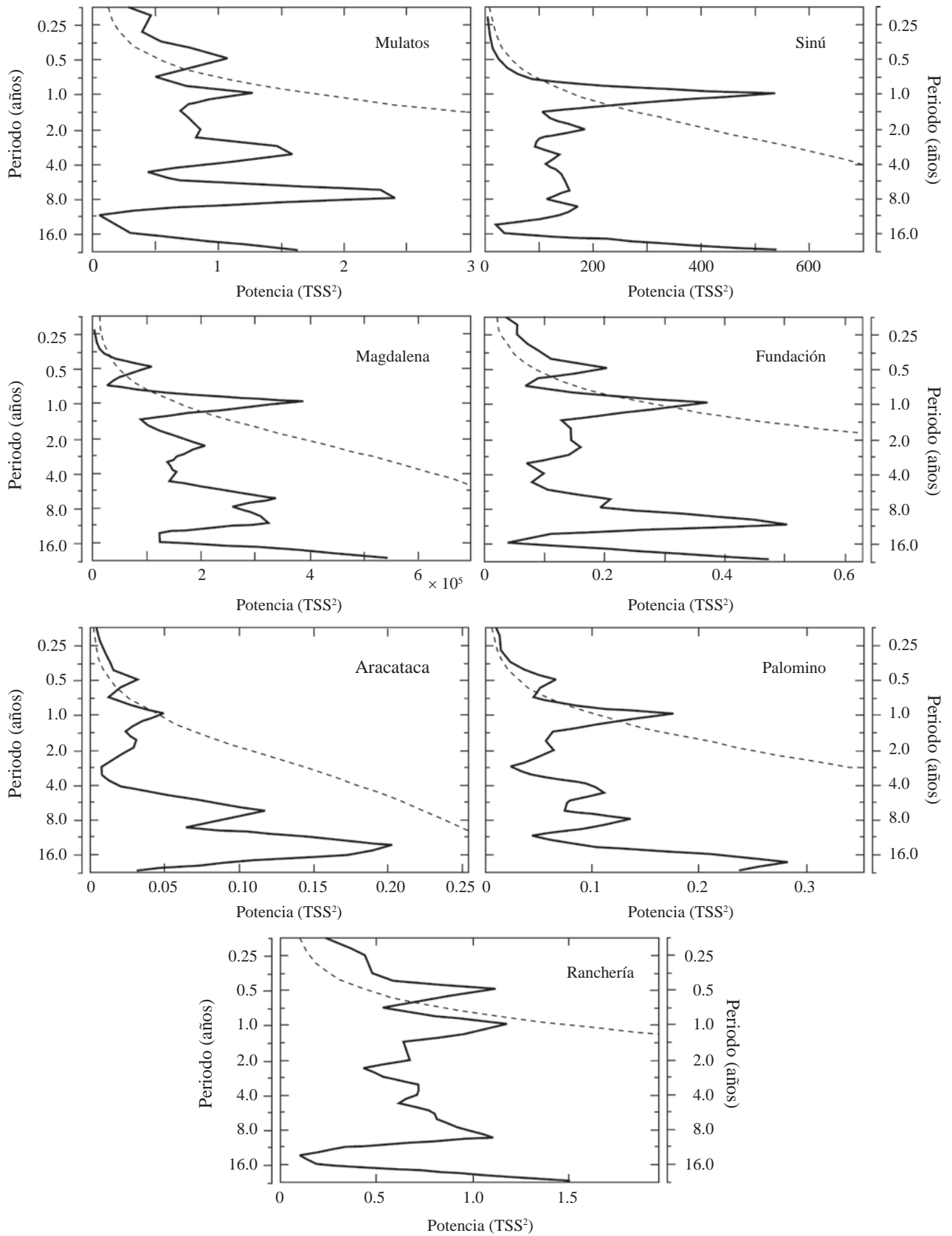


Figura 7. Transporte de sedimento en suspensión: espectro global de ondícula de los ríos evaluados. La línea punteada delimita las zonas con un nivel de confianza de 95 % contra un ruido rojo AR(1).

litoral y en la transferencia de nutrientes al mar Caribe. Aunque los demás ríos presentan tasas relativamente bajas de TSS ($<1,0 \times 10^6 \text{ t a}^{-1}$) (Tabla 2), la presencia de procesos de migración de meandros y lagunas costeras (*backwater*) y de captura de sedimentos en deltas y estuarios sugiere que una gran proporción de los sedimentos se deposita aguas arriba de su desembocadura en el mar Caribe, por lo que, a pesar de sus bajas descargas, estos aportes fluviales desempeñarían un papel significativo a escala local en la estabilidad morfológica de deltas, estuarios y playas.

La relación observada entre el área de drenaje y la magnitud y variabilidad del TSS (Tabla 2) recalca dos aspectos ampliamente estudiados y aceptados: los ríos con una mayor área de drenaje presentan mayores tasas y una menor variabilidad en el TSS debido a la gran extensión de las áreas de fuente y a un mayor número de zonas disponibles para la acumulación de sedimentos, respectivamente, en tanto que en los ríos con una menor área de drenaje se presenta el efecto contrario debido al número relativamente bajo de áreas de fuente y de zonas de depositación de sedimentos (Walling, 1983; Milliman & Syvitski, 1992; Hovius, 1998; Harrison, 2000; Dearing & Jones, 2003). Se ha demostrado que no existe continuidad en la transferencia de sedimentos desde las áreas de fuente hasta los sistemas fluviales, particularmente en cuencas con grandes áreas de drenaje en donde la acumulación de sedimentos puede presentarse en diferentes escalas espaciales y de tiempo (Meade, 1996; Walling, 1983). La ausencia de continuidad conduce a rezagos en el flujo de sedimentos entre las áreas de fuente y las áreas de depositación, localizadas principalmente en las grandes zonas de almacenamiento de depósitos aluviales y coluviales. Estos rezagos generalmente constituyen la principal fuente de desequilibrio entre la producción de sedimento y el transporte neto de sedimento en la desembocadura de un río. Una estimación de esta continuidad la proporciona el índice conocido como *Sediment Delivery Ratio* (SDR), que representa el porcentaje de la erosión total de la cuenca que es transportado hasta el mar como TSS (Walling, 1983). A su vez, se ha encontrado que el SDR y el área de drenaje tienen una relación inversamente proporcional, en la que el primero tiende a disminuir en la medida en que el área de captación se incrementa (Walling, 1983; Dearing & Jones, 2003). En consecuencia, las cuencas con áreas de drenaje pequeñas ($A < 5000 \text{ km}^2$) y altos relieves (como la mayoría de las analizadas en este estudio; Tabla 2), generalmente tienen una respuesta más rápida frente a los cambios ambientales y, por lo tanto, su variabilidad es mayor (Dearing & Jones, 2003).

El TSS fluvial es un parámetro variable (Meybeck, *et al.*, 2003; Morehead, *et al.*, 2003). El coeficiente de variación anual del TSS de los ríos analizados en este estudio es mayor a 1 (Tabla 5), lo que indica que resulta más complejo detectar tendencias en los registros de TSS dada su inherente

Tabla 5. Valores promedio (\bar{x}), desviación estándar (σ) y coeficiente de variación (Cv) del transporte de sedimentos en suspensión de los ríos que drenan la planicie Caribe colombiana

Río	Transporte de sedimento en suspensión		
	\bar{x} ($\times 10^3 \text{ t d}^{-1}$)	σ ($\times 10^3 \text{ t d}^{-1}$)	Cv (-)
Mulatos	0,469	0,807	1,721
Sinú	8,620	8,031	0,932
Magdalena	390,869	249,269	0,638
Fundación	0,244	0,326	1,328
Aracataca	0,100	0,132	1,325
Palomino	0,130	0,203	1,557
Ranchería	0,287	0,765	2,666

variabilidad natural. Además, como resultado de su baja capacidad para amortiguar los efectos naturales o antrópicos y de sus SDR relativamente altos, las pequeñas cuencas exhiben mayores perturbaciones en sus regímenes de TSS y, en consecuencia, presentan una mayor variabilidad comparadas con los ríos que poseen grandes áreas de drenaje. De ahí la complejidad que implica detectar tendencias estadísticamente significativas en las series de TSS.

Además de la alta variabilidad natural del transporte de sedimentos, un registro de TSS que no presente una tendencia significativa y que, por lo tanto, pueda asumirse como estable, también podría indicar la inexistencia de cambios en el clima o en las características fisiográficas de la cuenca, así como la capacidad de la cuenca de modular dichos cambios como resultado del almacenamiento y una nueva movilización de sedimentos, de manera que los flujos de sedimento permanezcan esencialmente estables, o la interacción de cambios que generen efectos opuestos en el TSS (Walling & Fang, 2003; Phillips, *et al.*, 2004; Wang, *et al.*, 2010). Teniendo en cuenta que por sus características fisiográficas, en la mayoría de estas cuencas se esperan altos valores de SDR, lo cual implica una menor capacidad de modulación, y que los resultados del análisis de tendencias y periodicidades del caudal hechos por Restrepo, *et al.* (2014) registraron un periodo de cambio hidrológico de escala regional entre 1998-2010, puede considerarse que la ausencia de tendencias significativas de TSS en estos ríos se debe fundamentalmente a la gran variabilidad natural y a los cambios con efectos opuestos en los procesos de transporte de sedimentos.

Por último, en el análisis se resaltó que después del 2000 la mayoría de las tendencias del TSS se hicieron más acentuadas o presentaron un cambio en la dirección de su pendiente, lo que refleja los cambios experimentados durante el periodo 2000-2010 en las tasas anuales de TSS, las cuales variaron hasta 36 % durante este periodo (Figura 2 y Tabla 4). Algo similar se reportó para el caudal de algunos ríos del Caribe colombiano (Restrepo, *et al.*, 2014). La aparición

simultánea de estos cambios a lo largo de toda la planicie Caribe colombiana sugiere que el mecanismo de generación tiene una cobertura espacial de escala regional.

Variabilidad del transporte de sedimento en suspensión

Debido a la extensión de las series de tiempo de TSS de estos ríos, prácticamente ningún estudio había analizado previamente su relación con parámetros oceanográficos y climáticos de mesoescala como el ENSO. Solamente **Restrepo & Kjerfve** (2000) habían señalado que el ENSO podía explicar hasta el 54 % ($r=0,74$) de la variabilidad interanual del TSS en el río Magdalena: altas tasas de TSS durante La Niña, mientras que durante El Niño se experimentaba el efecto contrario. Los resultados obtenidos en este estudio indicaron que los valores mensuales de TSS del río Magdalena y las anomalías del IOS presentaban una correlación entre moderada y baja ($r=0,31$) (Figura 4) y, en consecuencia el ENSO, asociado a la banda de oscilación interanual (**Zhang, et al.**, 2008) constituye una fuente de variabilidad de segundo orden en el TSS. La principal diferencia radica en que los resultados de **Restrepo & Kjerfve** (2000) se basaron en el análisis de correlación cruzada entre las series mensuales de anomalías en el IOS y el TSS filtradas o suavizadas, lo que llevó a estimar un coeficiente de correlación superior al esperado. El análisis espectral del CWT permite detectar un mayor número de señales no estacionarias en las series de tiempo y, por lo tanto, evaluar su efecto en la variabilidad del TSS. En general, el efecto del ENSO fue mayor en los ríos Mulatos (Figura 7) y Magdalena (Figura 4). Considerando que la influencia del ENSO es mayor en las regiones del Pacífico y los Andes que en la región Caribe de Colombia (**Mesa, et al.**, 1997; **Poveda, et al.**, 2001) estos resultados pueden explicarse en términos de la proximidad del río Mulatos a la cuenca del océano Pacífico (~170 km), y a que la mayor parte de la cuenca del Magdalena se encuentra localizada en la región Andina (~83 %).

Los estudios sobre la variabilidad del TSS se han concentrado en evaluar el efecto de factores individuales como el nivel del mar, la escorrentía, la tectónica, el clima, la construcción de embalses y los cambios en el uso del suelo, o una combinación de estos factores (**Milliman & Syvitski**, 1992; **Hovius**, 1998; **Inman & Jenkins**, 1999; **Harrison**, 2000; **Meybeck, et al.**, 2003; **Morehead, et al.**, 2003; **Walling & Fang**, 2003; **Zhang, et al.**, 2008). Sin embargo, el transporte y la depositación de sedimentos responden simultáneamente a todos estos procesos, y otros más. Además, estos mecanismos forzadores están interrelacionados y los grados de libertad, así como las condiciones de frontera para la respuesta de un sistema, están condicionados por factores geológicos y litológicos (**Inman & Jenkins**, 1999; **Wang, et al.**, 2007, 2010; **Slattery & Phillips**, 2009). Actualmente hay evidencia limitada en cuanto al efecto neto del cambio o variabilidad climática sobre el TSS de los ríos (**Walling & Fang**, 2003; **Walling**, 2009), particularmente en el análisis

de escala regional (**Inman & Jenkins**, 1999; **Liquete, et al.**, 2009; **Slattery & Phillips**, 2009). Esta situación refleja la dificultad inherente a la separación de los efectos producidos por los cambios climáticos de aquellos generados por la variabilidad interanual de los ríos, y la necesidad de incluir otras fuentes no estacionarias en los análisis de series de tiempo de TSS.

Por ejemplo, aunque la tasa media de TSS del Sinú disminuyó 36 % en el periodo 2000-2010, este cambio no necesariamente reflejó los efectos producidos por la operación del Embalse de Urrá I (2000) por varias razones: el TSS ya mostraba una tendencia decreciente entre 1970 y 2000, por el contrario, entre 2000 y 2010 el TSS presentó una tendencia creciente, y el marcado descenso en las tasas de TSS observadas en el Sinú a comienzos de la década del 2000 coincidió con las disminuciones experimentadas durante este mismo periodo en otros ríos, lo cual indica que estos cambios tuvieron un alcance de escala regional (Figura 2). Como se asume que los datos de TSS recolectados en la desembocadura reflejan el balance de los procesos e intervenciones que se presentan en una cuenca hidrográfica, estos resultados indican que en el Sinú otros efectos (es decir, cambios hidrológicos, cambios en el uso del suelo) prevalecen sobre la retención de sedimentos en el embalse de Urrá I. Por lo anterior, es necesario analizar los datos de estaciones localizadas en la parte alta y media de la cuenca para evaluar el efecto neto producido por la construcción de este embalse.

En la mayoría de estos ríos el análisis espectral del CWT evidenció la presencia simultánea de varias oscilaciones en periodos en los que se observaron altas tasas de TSS, como los ocurridos en 1987-1990, 1994-2002, y 2008-2010 (Figura 5). Este análisis también indicó que, aunque las oscilaciones dominantes del TSS no estuvieron en fase, en algunos de los ríos los periodos de máxima potencia tuvieron una relativa proximidad temporal (Figura 5). Además, al comparar en cada uno de los ríos los espectros globales de ondulidad del TSS y del caudal (**Restrepo, et al.**, 2014), se observan resultados similares en cuanto a la detección de las principales componentes oscilatorias (excepto en el caso del río Mulatos) (Figura 8). Estos resultados nos permiten sugerir que los mecanismos forzadores que controlan la variabilidad del caudal (los mencionados por **Restrepo, et al.**, 2014; la migración de la ZCIT; los procesos climáticos y oceanográficos de baja frecuencia como la oscilación decadal del Pacífico, o la del Atlántico tropical norte, y el ENSO), también determinan la variabilidad del TSS. Las diferencias en la fase y la magnitud de las oscilaciones dominantes (Figura 5 y 7) se explican por las características fisiográficas y litológicas de las cuencas y su respectiva capacidad para regular los cambios climáticos o antrópicos.

El SDR y la litología también pueden explicar las diferencias que se observaron al comparar la aparición y la magnitud de las oscilaciones en los espectros de TSS (Figura 5). Se

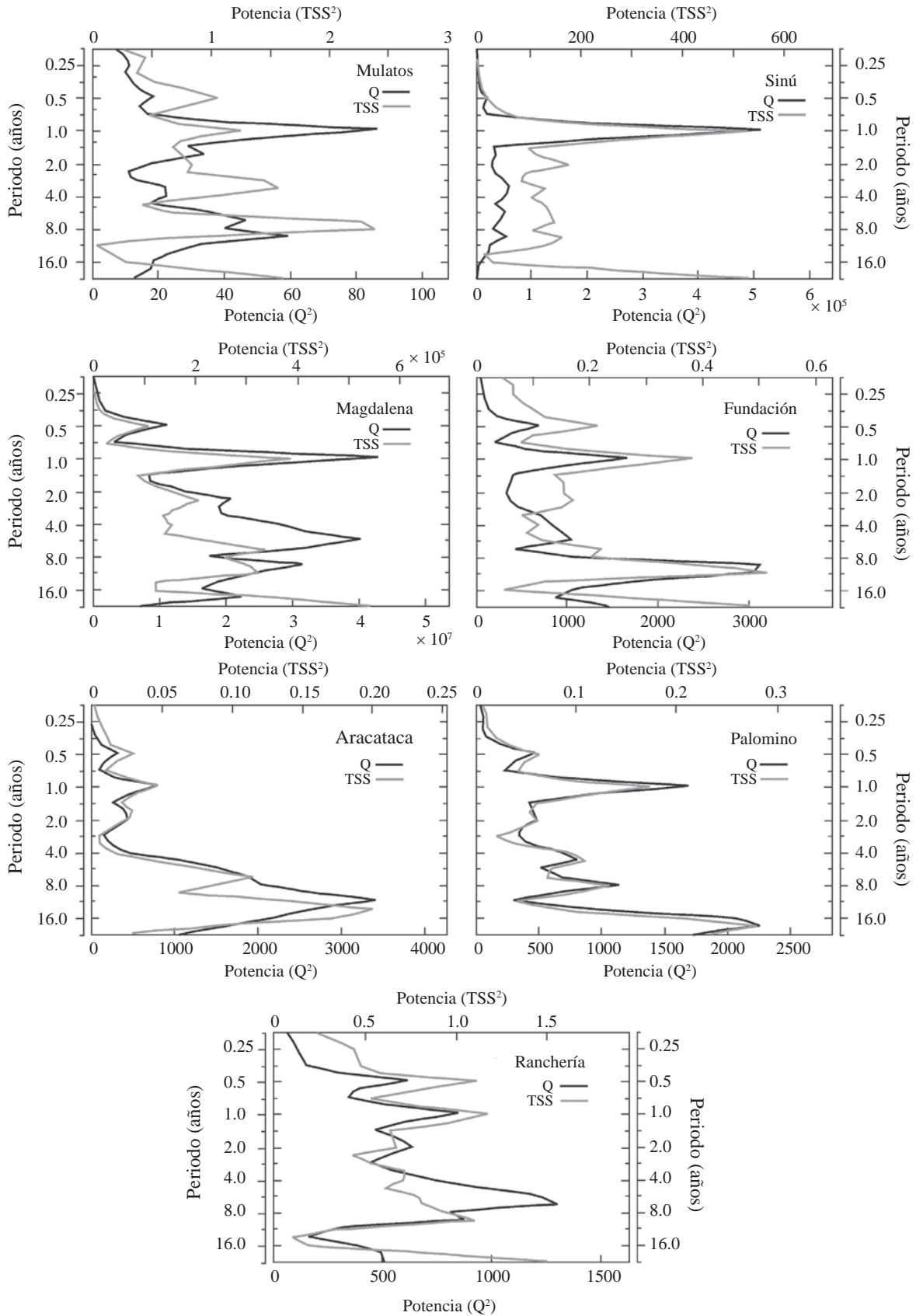


Figura 8. Comparación entre el espectro global de ondícula del transporte de sedimento en suspensión (TSS) y el del caudal, obtenido por Restrepo, *et al.* (2014)

ha estimado que la intervención humana en los procesos naturales está incrementando las tasas de erosión global, probablemente por un factor de dos (Milliman & Syvitski, 1992). Sin embargo, el impacto de estas actividades puede ser mucho menos directo en cuencas con grandes áreas de drenaje, debido a que solo una baja proporción de la cuenca se ve afectada por dichas actividades. Por lo tanto, el progresivo impacto de la intensificación en el uso del suelo solo genera cambios graduales en los flujos de sedimentos y una proporción significativa de los sedimentos transportados desde la parte alta de la cuenca podría depositarse y acumularse antes de alcanzar la desembocadura (Walling & Fang, 2003; Wilkinson, 2005). El SDR proporciona una estimación del efecto de estos procesos sobre la transferencia de sedimentos. Además, el tipo de roca también puede explicar las diferencias en la tasa de TSS al comparar cuencas en una escala regional. Usualmente, se presentan altos valores de TSS en sustratos relativamente no consolidados y fácilmente erosionables (es decir, sedimentos cenozoicos del Plioceno al Eoceno), y bajos valores en formaciones resistentes (rocas plutónicas del Jurásico y el Cretácico), lo que resalta la importancia de los factores geológicos al determinar la magnitud de los procesos erosivos (Inman & Jenkins, 1999).

En síntesis, la capacidad de almacenamiento de una cuenca, los tiempos de rezago y sus características litológicas dan lugar a que algunas cuencas de drenaje presentan una respuesta lenta o invariable frente a los cambios ambientales. En otras cuencas se produce el efecto contrario. En algunos casos, estos procesos pueden crear un desacoplamiento entre los cambios que se experimentan en la parte alta o media de una cuenca y los que se reflejan en su parte inferior (Phillips, *et al.*, 2004). Por todo lo anterior, consideramos que los mecanismos forzadores climáticos y oceanográficos asociados a las oscilaciones detectadas mediante el análisis espectral definen un marco de variabilidad de mediano a largo plazo del TSS, mientras que las características fisiográficas, litológicas y ambientales de la cuenca definen la capacidad de magnificar, atenuar o desplazar temporalmente estas señales.

Consideraciones sobre las fuentes de incertidumbre

Es relevante delimitar el alcance de los resultados de este trabajo considerando las fuentes de incertidumbre asociadas a ellos y a su interpretación. La incertidumbre se relaciona, principalmente, con los métodos de estimación del TSS y el desfase que existe en la escala espacial y temporal de los procesos hidrológicos y geológicos. El IDEAM estima el TSS mediante la utilización de curvas de calibración, utilizando datos de mediciones simultáneas de nivel, caudal y concentración de sedimentos en suspensión durante diferentes condiciones de caudal (altos, medios y bajos). A pesar de que esta estimación se hace mediante un procedimiento estándar, se ha planteado que la inexactitud de los valores de SSL puede ser hasta del 7 % (IDEAM,

2013). Además, a pesar de que las series de tiempo evaluadas eran relativamente largas, considerando la alta variabilidad natural del TSS consideramos que se requieren series más extensas para estimar promedios de largo plazo más confiables y, especialmente, para evaluar la importancia relativa de las oscilaciones a largo plazo en la variabilidad del TSS.

Debido a las diferencias que existen entre los procesos geológicos (es decir, la producción de sedimentos) e hidrológicos (o sea el transporte de sedimentos), no existe continuidad en la transferencia de sedimentos desde las áreas de fuente hasta los sistemas fluviales y, por lo tanto, hasta las desembocaduras. La magnitud de este desfase puede estimarse mediante el SDR (Walling, 1983). En la interpretación de los resultados se consideró que las cuencas con áreas de drenaje es menor a 5.000 km² presentan altos valores de SDR, mientras que las cuencas con áreas de drenaje mayores a 14.000 km² presentan bajos valores de SDR. Aun cuando esta decisión tuvo un sustento teórico válido (Walling, 1983; Dearing & Jones, 2003), no se contaba con datos que permitieran conocer el valor específico de la SDR de los ríos evaluados en este estudio.

Conclusiones

Con un TSS acumulado de 146,3 x10⁶ t a⁻¹, los ríos evaluados en este estudio contribuyeron en el periodo de estudio aproximadamente con el 39 % de la descarga total de sedimentos estimada para la zona litoral del mar Caribe. El río Magdalena contribuyó con la mayor cantidad de estos sedimentos, con un TSS de 142,6 x10⁶ t a⁻¹, que correspondió al 38 % del total de los aportes de sedimentos en suspensión estimados para esta región. Se ha considerado que la ausencia de tendencias significativas de TSS en la mayoría de estos ríos se debe fundamentalmente a su alta de variabilidad natural y a los cambios con efectos opuestos en los procesos de transporte de sedimentos. El análisis resaltó que después del año 2000 la mayoría de las tendencias del TSS cambiaron y reflejaron los cambios experimentados por estos sistemas durante el periodo 2000-2010 en sus tasas anuales de TSS, las cuales registraron variaciones hasta de 36 %.

Al comparar los espectros globales de ondícula del caudal y del TSS se observaron resultados similares en cuanto a la detección de las principales componentes oscilatorias. También se encontró que, aunque las oscilaciones dominantes del TSS no estuvieron en fase, en algunos de los ríos sus periodos de máxima potencia mostraron una relativa proximidad temporal. Estos resultados nos permitieron sugerir que los mecanismos forzadores climáticos u oceanográficos asociados a las oscilaciones detectadas mediante el análisis espectral definen un marco de variabilidad de mediano a largo plazo del TSS, mientras que las características fisiográficas y litológicas de las cuencas definen la capacidad de magnificar, atenuar o desplazar temporalmente estas señales. En la mayoría de estos ríos

el análisis espectral de ondícula evidenció la presencia simultánea de varias oscilaciones en periodos en los que se observaron altas tasas de TSS, como fueron los de 1987-1990, 1994-2002 y 2008-2010.

Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por la Universidad del Norte (Dirección de Investigación, Desarrollo e Innovación, DIDI). Se agradece especialmente el apoyo del programa de becarios de la Universidad del Norte y la beca del CEMarin (Centro de Excelencia para las Ciencias del Mar, financiado por el Servicio Alemán de Intercambio Académico, DAAD), otorgada a uno de los autores (J.C. Restrepo). Así mismo, los autores agradecen los valiosos aportes hechos por los evaluadores, los cuales permitieron mejorar la calidad del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores manifiestan que no tienen conflicto de intereses.

Bibliografía

- Alvarado, M.** 1992. Río Magdalena (sector Calamar-Bocas de Ceniza): caracterización hidrosedimentológica y cuña salina basada en mediciones realizadas durante 20 campañas. Reporte Técnico, Ministerio de Obras Públicas y Transporte, Barranquilla, Colombia.
- Bernal, G., Poveda, G., Roldan, P., Andrade, C.** 2006. Patrones de variabilidad de las temperaturas superficiales del mar en la costa Caribe colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.* **30** (115): 195-208.
- Cediel, F., Shaw, R., Caceres, M.** 2003. Tectonic assembly of the Northern Andean Block. En: Bartolini, C., Buffler, R., Blickwede, J. (Eds.) *The circum-gulf of Mexico and Caribbean Hydrocarbon habitats, basin formation and plate tectonics.* AAPG Memoir, 79 p.
- Dai, A., Qian, T., Trenberth, K., Milliman, J.** 2009. Changes in continental freshwater discharge from 1948 to 2004. *Journal of Climate.* **22**: 2773-2792.
- Dearing, J., Jones, R.** 2003. Coupling temporal and spatial dimensions of global sediment flux through lake and marine sediment records. *Global and Planetary Change.* **39**: 147-168.
- Duque-Caro, H.** 1979. Major structural elements and evolution of northwestern Colombia. *American Association of Petroleum Geologist Memoir.* **29**: 329-351.
- Duque-Caro, H.** 1984. Estilo estructural, diapirismo y episodios de acrecimiento del terreno Sinú-San Jacinto en el noroccidente de Colombia. *Boletín Geológico del Ingeominas.* **27** (2): 29 p.
- Dyer, K.** 1995. Sediment Transport Processes in Estuaries. En: Perillo G.M.E. *Geomorphology and Sedimentology of Estuaries.* Developments in Sedimentology. Elsevier Science. **53**: 423-449.
- Dyer, K.** 1997. *Estuaries: A Physical Introduction.* Jhon Wiley, Second Edition. Chichester, England 195 p.
- Etter, A., McAlpine C., Wilson, K., Phinn, S., Possingham, H.** 2006. Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture Ecosystems & Environment.* **114**: 369-386.
- Fan, H., Huang, H.** 2005. Changes in Huanghe (Yellow) River estuary since artificial re-routing in 1996. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology.* **23** (9): 299-305.
- García, N., Mechoso, C.** 2005. Variability in the discharge of South American rivers and in climate. *Journal of Hydrological Sciences.* **50** (3): 459-478.
- Gao, S., Wang, Y., Gao, J.** 2011. Sediment retention at the Changjiang sub-aqueous delta over a 57 year period, in response to catchment changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* **95**: 29-38.
- Harrison, C.G.** 2000. What factors control mechanical erosion rates. *Int. Journal of Earth Sciences.* **88**: 1-11.
- Hovius, N.** 1998. Controls on sediment supply by large rivers. *SEPM Special Publication.* **59**: 3-16.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – Colombia.** 1998. *El medio ambiente en Colombia.* IDEAM, Bogotá, 495 p.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – Colombia.** 2013. *Lineamientos conceptuales y metodológicos para la evaluación regional del agua.* IDEAM, Bogotá, 275 p.
- Ingeominas.** 2003. *Geología de los cinturones Sinú-San Jacinto.* Planchas 50 Puerto Escondido, 51 Loricá, 59 Mulatos, 60 Canalete, 61 Montería, 69 Necoclí, 70 San Pedro de Urabá, 71 Planeta Rica, 79 Turbo, 80 Tierralta. Escala 1:100.000.
- Inman, D., Jenkins, S.** 1999. Climate change and the episodicity of sediment flux of small California rivers. *The Journal of Geology.* **107**: 251-270.
- Kettner, A., Restrepo, J.D., Syvitski, J.P.M.** 2010. A spatial simulation experiment to replicate fluvial sediment fluxes within the Magdalena River basin, Colombia. *The Journal of Geology.* **118**: 363-379.
- Labat, D.** 2005. Recent advances in wavelet analyses: Part 1 – A review of concepts. *Journal of Hydrology.* **314**: 275-288.
- Labat, D., Ronchall, J., Guyot, J.L.** 2005. Recent advances in wavelet analyses: Part: 2 – Amazon, Paraná, Orinoco and Congo discharges time scale variability. *Journal of Hydrology.* **314**: 289-311.
- Le, T., Garnier, J., Gilles, B., Sylvain, T., Minh, Ch.** 2007. The changing flow regime and sediment load of the Red River, Viet Nam. *Journal of Hydrology.* **334**: 199-214.
- Liquete, C., Canals, M., Ludwig, W., Arnau, P.** 2009. Sediment discharge of the rivers of Catalonia, NE Spain, and the influence of human impacts. *Journal of Hydrology.* **366**: 76-88.
- Liu, Q.; Shi, Z.; Fang, N.; Zhu, H.; Ai, L.** 2013. Modeling the daily suspended sediment concentration in a hyperconcentrated river on the Loess Plateau, China, using the Wavelet-ANN approach. *Geomorphology.* **186**: 181-190.

- Kettner, A.J., Restrepo, J.D., Syvitski, J.P.M.** 2010. A spatial simulation experiment to replicate fluvial sediment fluxes within the Magdalena River basin, Colombia. *Journal of Geology*. **118**: 363-379.
- Marín, R.** 1992. Estadísticas sobre el recurso agua en Colombia. Ministerio de Agricultura – Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras. 2 Edición. Bogotá.
- Martínez, J.I., López, E.** 2005. El sistema fluvial del Magdalena durante el Plioceno-cuaternario: contexto tectónico y escenario paleoclimático. En: Restrepo, J.D. (Ed.): Los sedimentos del río Magdalena: reflejo de la crisis ambiental. Fondo Editorial Universidad Eafit, Medellín, Colombia. p. 101-112.
- Meade, R.** 1996. River-sediment inputs to major deltas. In: Milliman, J.D., and Haq, B.U. (Eds.). Sea level rise and coastal subsidence. Dordrecht, Kluwer, p. 63-85.
- Mesa O., Poveda G., Carvajal L.** 1997. Introducción al clima de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 390 p.
- Meybeck, M., Laroche, L., Durr, H., Syvitski, J.** 2003. Global variability of daily total suspended solids and their fluxes in rivers. *Global and Planetary Change*. **39**: 65-93.
- Milliman, J. D., Meade, R. H.** 1983. World-wide delivery of river sediment to the oceans. *Journal of Geology*. **91**: 1 - 21.
- Milliman, J. D., Syvitski, P.M.** 1992. Geomorphic/Tectonic control of sediment discharge to the ocean: The importance of small mountainous rivers. *Journal of Geology*. **100**: 525-544.
- Milliman, J.D., Farnworth, K., Jones, P., Xu, K., Smith, L.** 2008. Climatic and anthropogenic factors affecting river discharge to the global ocean, 1951-2000. *Global and Planetary Change*. **62**: 187-194.
- Mojica, J., Franco, R.** 1990. Estructura y evolución tectónica del Valle Superior y Medio del Magdalena, Colombia. *Geología Colombiana*. **17**: 41-64.
- Montes, C., Guzmán, G., Bayona, G., Cardona, A., Valencia, V., Jaramillo, C.** 2010. Clockwise rotation of the Santa Marta massif and simultaneous Paleogene to Neogene deformation of the Plato-San Jorge and Cesar-Rancheria basins. *Journal of South American Earth Sciences*. **29**: 832-848.
- Morehead, M.D., Syvitski, J., Hutton, E., Peckam, S.** 2003. Modeling the temporal variability in the flux of sediment from ungauged river basins. *Global and Planetary Change*. **39**: 95-110.
- Netherlands Engineering Consultants (NEDECO).** 1973. Río Magdalena and Canal del Dique survey project. Technical Report. The Hague, The Netherlands. 397 p.
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA).** 2012. National Weather Service – Climate Prediction Center. United States. Base de datos en línea (http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml) (Diciembre, 2012).
- Pasquini, A., Depetris, P.** 2007. Discharge trends and flow dynamics of South American rivers draining the southern Atlantic seaboard: An overview. *Journal of Hydrology*. **333**: 385-399.
- Park, D.** 1999. Waves, tides and shallow-water processes. Second edition. The Open University, Butterworth-Heinemann. London, United Kingdom. 227 p.
- Phillips, J.D., Slattery, M.C., Musselman, Z.A.** 2004. Dam-to-delta sediment inputs and storage in the lower Trinity River, Texas. *Geomorphology*. **62**: 17-34.
- Poveda, G.** 2004. La hidroclimatología de Colombia: una síntesis desde la escala inter-decadal hasta la escala diaria. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **28** (107): 201-222.
- Poveda, G., Jaramillo A., Gil M., Quiceno N., Mantilla R.** 2001. Seasonality in ENSO-related precipitation, river discharges, soil moisture, and vegetation index in Colombia. *Water Resources Research*. **37** (8): 2169-2178.
- Poveda, G., Mesa O.** 2004. On the existence of Lloro (the rainiest locality on Earth): Enhanced ocean-atmosphere-land interaction by a low-level jet. *Geophysical Research Letters*. **27** (11), 1675-1678.
- Restrepo, J.C., Restrepo, J.D.** 2005. Efectos naturales y antrópicos en la producción de sedimentos de la cuenca del río Magdalena. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **29** (111): 239-254.
- Restrepo, J.C., Ortíz, J.C., Pierini, J., Schrottke, K., Maza, M., Otero, L.** 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.
- Restrepo J.D., Kjerfve B.** 2000. Magdalena river: Interannual variability (1975-1995) and revised water discharge and sediment load estimates. *Journal of Hydrology*. **235**: 137-149.
- Restrepo, J.D., Kjerfve, B.** 2004. The Pacific and Caribbean Rivers of Colombia: Water Discharge, Sediment Transport and Dissolved Loads. En: Lacerda, L.; Santelli, R.; Duursma, E.; Abrao, J., (Eds.). *Environmental Geochemistry in Tropical and Subtropical Environments*. Springer Verlag, Berlín, p. 169-187.
- Restrepo, J.D., Kjerfve, B., Hermelín, M., Restrepo, J.C.** 2006. Factors controlling sediment yield in a major South American drainage basin: the Magdalena River, Colombia. *Journal of Hydrology*. **316**: 213-232.
- Restrepo, J.D., López, S.** 2008. Morphodynamics of the Pacific and Caribbean deltas of Colombia – South America. *Journal of South American Earth Sciences*. **25**: 1-21.
- 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.
- Shumway R., Stoffer D.** 2004. *Time Series Analysis and its Applications*. Springer-Verlag, Amsterdam, The Netherlands. 549 p.

- Slattery, M., Phillips, J.** 2009. Controls on sediment delivery in coastal plain rivers. *Journal of Environmental Management*. **92**: 284-289.
- Syvitski, J.P.M.** 2011. Global sediment fluxes to the Earth's coastal ocean. *Applied Geochemistry*. **26**: S373-S374.
- Syvitski, J.P.M., Kettner, A., J.** 2011. Sediment flux and the Anthropocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society A Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. **369** (1938): 957-975.
- Torrence C., Compo G.** 1998. A practical guide to wavelet analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society*. **79** (1): 61-78.
- Trenkamp, R., Kellog, J., Freymueller, J., Mora, H.** 2002. Wide plate margin deformation, southern Central America and northwestern South America, CASA GPS observations. *Journal of South American Earth Sciences*. **15** (2): 157-171.
- Van der Hammen, T.** 1986. Fluctuaciones holocénicas del nivel de inundaciones en la cuenca del bajo Magdalena-Cauca-San Jorge (Colombia). *Geología Norandina*. **10**: 11-17.
- Walling, D.** 1983. The sediment delivery problem. *Journal of Hydrology*. **65**: 209-225.
- Walling, D.** 2009. The impact of global change on erosion and sediment transport by rivers: Current progress and future challenges. *The United Nations World Water Development Report 3: Water in a Changing World*. Scientific Paper. UNESCO, Paris, France. 26 p.
- Walling, D., Fang, D.** 2003. Recent trends in the suspended sediment loads of the world's rivers. *Global and Planetary Change*. **39**: 111-126.
- Wang, H., Bi, N., Saito, Y., Wang, Y., Sun, X., Zhang, J.** 2010. Recent changes in sediment delivery by the Huanghe (Yellow River) to the sea: Causes and environmental implications in its estuary. *Journal of Hydrology*. **391**: 302-313.
- Wang, H., Yang, Z., Saito, Y., Liu, P., Sun, X., Wang, Y.** 2007. Stepwise decreases of the Huanghe (Yellow River) sediment load (1950-2005): Impacts of climate change and human activities. *Global and Planetary Change*. **57**: 331-354.
- Wilkinson, B.H.** 2005. Human as geologic agents: A deep-time perspective. *Geology*. **33**: 161-164.
- Yang, S., Belkin, I., Belkina, A., Zhao, Q., Zhu, J., Ding, P.** 2003. Delta response to decline in sediment supply from the Yangtze River: Evidence of the recent four decades and expectations for the next half-century. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **57**: 689-699.
- 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.
- Zhang, J., Wei, F., Liu, S.** 2008. Possible effect of ENSO on annual sediment discharge of debris flow in the Jiangjia Ravine based on Morlet wavelet transforms. *International Journal of Sediment Research*. **23** (3): 267-274.

Agradecimientos - Acknowledgements

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Volumen 39, números 150, 151, 152 y 153.

El comité editorial de la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales expresa sincero agradecimiento a los revisores que han participado durante el año 2015, en la valoración crítica de los artículos presentados a la revista, por su valiosa contribución, esfuerzo y tiempo dedicado.

Adolfo Mario Sanjuan
Alfonso Castro
Alejandro Zuluaga
Alejandro Reyes
Alejandro Rico
Argiro Ramirez Aristizábak
Armando Espinosa
Armando Sarmiento Santos
Arturo Acero
Benjamín Calvo
Benjamín Oostra
Carlos Narváez Cuenca
Carlos Rivera Rondón
Carlos Vargas Jimenez
Carlos Vélez
Carlos Villareal Jaimes
Carmen Pozo De La Tijera
Claudia Hornung-Leoni
Diego Giraldo-Cañas
Diógenes Campos Romero
Donald Taphorn
Edgar Páez Mozo
Elvira Alvarado Chacón
Elkin Salcedo

Fanor Mondragón
Fernando Ramírez
Félix Soriano
Francisco Provenzano
Gabriel Navas
Gabriel Peña Rodríguez
Gabriel Roldán
Gladys Reinoso
Guillermo Reina-Rodríguez
Harrie Sipman
Hugo Monsalve
Ignacio Andrés-Doménech
Ignacio Briceño Balcázar
Jairo Camacho
Jaime Luna Carrascal
Jean Armengaud
Jesús Orlando Rangel
John Clark
Jorge Restrepo
José Ignacio Martínez
Moisés Luis Martínez
José Quintero Henao
José Zapata Montoya

Juan Barraza Burgos
Juan Sanabria Arenas
Lidia Ferraro
Liliana Giraldo Gutiérrez
Lina Gallo Sánchez
Lluís Galbany
Manuel Chaur
Maribeb Castro-González
Mario Montes
Marlon Pelaez-Rodriguez
Miguel Gonzalo Andrade
Omar Triana
Pedro Jiménez
Reinaldo Vargas
Rubén Vargas
Santiago Nicholls
Santiago Gaviria Melo
Silvia Restrepo
Sven Zea Sjorberg
Thomas Deffler
Thomas Dittrich
Yimmi Montoya

Índice de autores

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Volumen 39, números 150, 151, 152, 153 y suplemento.

- Adriana Bermúdez, 491
Alejandra Suárez, 50
Alexander Caneva-Rincón, 268
Álvaro Morales, Supl. 67
Alvaro O. Pedroza-Rojas, 268
Ana Esperanza Burgos, 328
Ana Milena Lagos, 491
Andrés Fabián Gualdrón-Reyes, Supl. 77
Angel M. Meléndez, Supl. 77
Antonio Vélez, Supl. 38
Bibiana Moncada, 50
Carlos A. Ríos, 416
Carlos Alberto Duque, Supl. 67
Carlos Alberto Vargas-Jiménez, 268
Carolina Díaz-Cárdenas, 358
Claudia Costa Bonecker, 374
Daniel Ballén, 171
Diana María Otálora, 18
Diego Felipe Jaramillo, 152
Diego Hincapié, Supl. 29
Diego Luis González, 152
Diego Yepes-Rapelo, 475
Edna Márquez, 491
Eduino Carbonó-Delahoz, 475
Edwin O. López-Delgado, 42
Elizabeth Álvarez, 339
Enrique Forero, Supl. 98
Enrique Pardo-Pérez, 520
F. Gary Stiles, 481
Fánor Casierra-Posada, Supl. 84
Felipe García-Vallejo, 239
Francisco Medina-Estrada, Supl. 93
Fredy Alexander Ochoa-Perez, 450
Gabriel Téllez, 152
Giorgio Matteucci, Supl. 11
Giovanni Cardona, 321
Giovany Orozco, 18
Gladys Reinoso-Flórez, 42, 455
Gustavo Adolfo Vallejo, 111
Hernando Ariza-Calderón, 444
J. Orlando Rangel-Ch., 176
Jaime Alberto Palacio-Baena, 374
Jaime E. Peña-Olmos, Supl. 84
Jairo Castaño-Zapata, 339
Jenny Lorena Olaya, 111
Jesús M. Vásquez-Ramos, 42
Jhon Jairo Olaya-Flórez, 18
John Fredy Barrera-Ramírez, Supl. 48, 55
John Jairo Ramírez-Restrepo, 77, 228, 374
Jonh Jairo Méndez-Arteaga, 514
Jorge A. Ahumada, 503
Jorge Cossio, 138
Jorge Garcia-Sucerquia, Supl. 20, 29, 93
Jorge Herrera-Ramírez, Supl. 29
Jorge Ivan Daza, 328
Jorge Luis Nisperuza-Toledo, 450
Jorge Paramo, Samuel Núñez, 408
José Daniel Pabón-Caicedo, 201
José Gregorio Portilla, 294, 321
José Humberto Caballero-Acosta, 100
Jose I. Mojica, 36
José Luis Fernández-Alonso, 136
José Oswaldo Cortés-Herrera, 481
José R. Quintero, 6
José Rincón, 171
Juan Armando Sánchez, 348
Juan Camilo Morales, 171
Juan Camilo Restrepo-López, 527
Juan Carlos Ortiz-Royero, 527
Juan D. Restrepo A., 250
Juan Diego Vélez, Supl. 38
Juan Manuel González-Toro, Supl. 61
Julio César Carranza, 111
Karen E. Córdoba-Aragón, 67
Lederson Gañán, 339
Leonardo A. Ospina-López, 455
Lina Andrea Alzate, 239
Lisa K. Bonneau, 36
Luis Otero-Díaz, 527
M. Gonzalo Andrade-C., 455
Marcela J. Quiñones, 503
María Haidy Castaño, 26
María Isabel Carreño-Lizcano, Supl. 77
Maribeb Castro-González,
Marisol Amaya-Márquez, 218
Marta L. Beltrán, 503
Martha C. Domínguez, 239
Martha Eugenia Niño-Gómez, Supl. 77
Michelle Pinto-Méndez, 475
Miguel Mora-Ramos, Supl. 67
Mónica Cristina Arcila L., 228
Narly Andrea Echeverry-Montoya, 444
Néstor Hernando Campos, 91, 491
Néstor Monroy, 171
Nohemí Genes, 91
Oscar Humberto Marín-Gómez, 218
Óscar José Mesa-Sánchez, 304
Oscar M. Castellanos, 416
Pablo R. Stevenson, 503
Paula Judith Rojas-Higuera, 201
Pedro F. B. Brandão, 328
Pedro Guevara, 171
Pedro Ricardo Dueñas-Ramírez, 91
Rafael Molina, 26
Raúl Castañeda, Supl. 29
Robert Lücking, 50
Robert Paul Salazar, 152
Roberto Daniel Torroba, Supl. 48
Roberto Enrique Martínez-Martínez, 450
Roberto Torroba, Supl. 55
Román Castañeda-Sepúlveda, Supl. 6
Rubell Juneidy Vanegas-Zamora, 514
Sandra Baena, 358
Sandra Catalina Sepúlveda A., 228
Santiago Madriñán, 389
Santiago Noriega-Londoño, 100
Sebastián Bedoya, Supl. 29
Silvia Lucía Villabona-González, 374
Silvia Marcela Cáceres, 348
Silvio Raúl Ospino-Ortiz, 527
Sneider Alexander Gutiérrez, 111
Sonia Moreno, 26
Sonia Rincón, 171
Uriel A. Buitrago-Suarez, 36
Vicente Rodríguez-González, Supl. 77
Victor Manuel Peñaranda-Vélez, 304
Victoria Torres-Valdés, 399
Walter Murillo-Arango, 514
Yazmín Suárez, 111
Yiris Montes-Díaz, 520
Yorlenis Cardales-Barrios, 520
Zuleyma Mosquera-Murillo, 67

Índice de artículos

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Volumen 39, números 150, 151, 152, 153 y suplemento.

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 136
	El dominio del segundo fuego The mastery of the second fire Supl. 6
	Microestructura y propiedades ópticas de películas de bismuto y óxido de bismuto depositadas con magnetron desbalanceado Microstructure and optical properties of bismuth and oxide bismuth films using unbalanced magnetron 18
Ciencias físicas	Chaos in the Diamond-Shaped Billiard with Rounded Crown Caos en el billar de forma de diamante y corona redondeada 152
	El movimiento rectilíneo en el problema de los dos cuerpos Rectilinear motion in the two-body problem 294
	Complejidad de la estructura espacio-temporal de la precipitación Complexity of the space-time structure of rainfall 304
	Líneas prohibidas de alta ionización en una muestra de cuásares Forbidden high ionization lines in a sample of quasars 321
	Fabricación y caracterización de carbón activado y de nanoplaquetas de carbón a partir de <i>Guadua angustifolia</i> Kunth para aplicaciones en electrónica Fabrication and characterization of activated carbon and carbon nanoplatelets from <i>Guadua angustifolia</i> Kunth for their application in electronics 444
	Materia oscura a partir del sector escalar en un modelo $U(1)_X$ Dark matter from scalar sector in a model 450
	Holography: origin, basic principle and applications of a revolutionary communication method in art and science Holografía: origen, principio básico y aplicaciones de un método de comunicación revolucionario en arte y ciencia Supl. 11
	Microscopía holográfica digital sin lentes con resolución micrométrica y fuentes multispectrales Digital lensless holographic microscopy with micrometric resolution and multispectral sources Supl. 20

Ciencias físicas	Estudio del efecto de la relación de intensidades relativas entre la onda de referencia y la onda objeto en holografía digital	
	Study of the relative ratio of the intensities between the reference and the object waves in digital holography	Supl. 29
	Ojo y visión: un posible origen del entrecruzamiento en el quiasma óptico	
	Eye and vision: A possible origin of the crosslinking in the optic chiasm	Supl. 38
	Encriptación óptica de información con recuperación libre de ruido	
	Optical encryption with noise-free recovery	Supl. 48
Matemáticas	Protección de datos usando un sistema experimental de encriptación de correlador de transformada conjunta	
	Data protection using a joint transform correlator experimental system	Supl. 55
	The spatial coherence wavelets and second-order correlation	
Onditas de coherencia espacial y correlación de segundo orden	Supl. 61	
Ciencias químicas	Propiedades ópticas de impurezas donadoras en anillos cuánticos sometidos a los efectos combinados de campo eléctrico y radiación láser intensa no resonante	
	Optical properties of donor impurities in quantum rings under the combined effects of electric field and nonresonant intense laser radiation	Supl. 67
	Photoanodes modified with reduced graphene oxide to enhance photoelectrocatalytic performance of B-TiO₂ under visible light	
	Fotoánodos modificados con óxido de grafeno reducido para mejorar el rendimiento fotoelectrocatalítico de B-TiO ₂ bajo luz visible	Supl. 77
Matemáticas	A water wave mixed type problem: existence of periodic travelling waves for a 2D Boussinesq system	
	Un problema de ondas de agua de tipo mixto: la existencia de ondas viajeras periódicas para un sistema Boussinesq 2D	6
Ciencias químicas	Existencia y multiplicidad de soluciones para problemas elípticos semilineales y cuasilineales	
	Existence and multiplicity of solutions to semilinear and quasilinear elliptic problems	138
Ciencias químicas	Catalizadores de manganeso sintetizados por autocombustión y coprecipitación y su empleo en la oxidación del 2-propanol	
	Self-combustion and Co-precipitation manganese catalysts and their use in the oxidation of 2-propanol	26
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	171

Ciencias químicas	<p>Preparación y caracterización de compuestos de inclusión entre Rh(III), Ni(II), 2-acetil piridina tiosemicarbazonas y β-ciclodextrina Preparation and characterization of inclusion compounds between rh(iii), ni(ii), 2-acetyl pyridine thiosemicarbazonas and β-cyclodextrin 328</p>
Ciencias naturales	<p>Habitat perturbation and survival strategies of the Andean catfish <i>Astroblepus mariae</i> (Fowler, 1919) Perturbación de hábitat y estrategias de supervivencia del bagre <i>Astroblepus mariae</i> (Fowler, 1919) 36</p> <p>Listado taxonómico y distribución de los tricópteros inmaduros del departamento del Tolima Taxonomic list and distribution of immature caddisflies in the Department of Tolima 42</p> <p>Nueve especies nuevas del género <i>Sticta</i> (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) del morfotipo <i>fuliginosa</i> sensu lato de Colombia Nine new species of the genus <i>Sticta</i> (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) of the <i>fuliginosa</i> sensu lato morphodeme from Colombia 50</p> <p>Caracterización de la entomofauna acuática en cuatro quebradas de la cuenca del río San Juan, Chocó, Colombia Characterization of aquatic entomologic fauna in four streams of San Juan river (Chocó - Colombia) 67</p> <p>Comportamiento diario y estacional de las estructuras óptica y térmica en un embalse tropical colombiano Daily and seasonal behavior of optical and thermal structures in a Colombian tropical reservoir (La Fe reservoir) 77</p> <p>Malformación en cangrejos de la superfamilia Xanthoidea (Crustacea: Brachyura) en la bahía de Cispatá (Córdoba, Colombia) Malformation in crabs of the superfamily Xanthoidea (Crustacea: Brachyura) in the Cispatá Bay (Córdoba, Colombia) 91</p> <p>La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional Biodiversity of Colombia: significance and regional distribution 176</p> <p>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 201</p> <p>Diversidad, densidad poblacional y distribución espacial de <i>Columnea</i> (Gesneriaceae) en la Reserva Natural Río Ñambí, Nariño, Colombia Diversity, population density and spatial distribution of <i>Columnea</i> (Gesneriaceae) in the Río Ñambí natural reserve, Nariño, Colombia 218</p> <p>Cuantificación de los componentes que afectan el coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente en el embalse Riogrande II (Colombia) Quantification of components affecting the vertical attenuation coefficient for downward irradiance in Riogrande II reservoir (Colombia) 228</p>

Identificación genética de aislamientos de <i>Colletotrichum</i> spp. causantes de antracnosis en frutos de aguacate, banano, mango y tomate de árbol	
Genetic identification of <i>Colletotrichum</i> isolates causing anthracnose in fruits of avocado, banana, mango and tamarillo	339
Growth strategies of an abundant reef-building coral in the Southern Caribbean (<i>Undaria tenuifolia</i>)	
Estrategias de crecimiento de un abundante coral formador de arrecifes en el Caribe sur (<i>Undaria tenuifolia</i>)	348
Manantiales salinos: inventarios de la diversidad metabólica y filogenética de microorganismos de ambientes salinos	
Saline springs: Inventories of metabolic and phylogenetic diversity of microorganisms from saline environments	358
Respuesta de la biomasa zooplanctónica a los gradientes de estado trófico y precipitación de un embalse tropical	
Response of the zooplankton biomass to the gradient of trophic status, and rainfall of a tropical reservoir	374
Una nueva especie de <i>Puya</i> (Bromeliaceae) de los páramos cercanos a Bogotá, Colombia	
A new species of <i>Puya</i> (Bromeliaceae) from the páramos near Bogotá, Colombia	389
Gases invernadero en aguas con bajo oxígeno en el reservorio eutrófico de Prado (Colombia)	
Greenhouse gases in low-oxygen waters in the eutrophic reservoir of Prado (Colombia)	399
Estructura de tallas, talla media de madurez sexual y razón sexual de camarones de aguas profundas de importancia comercial en el Caribe colombiano	
Size structure, size at sexual maturity and sex ratio of deep-sea shrimps of commercial importance in the Colombian Caribbean Sea	408
Diversidad de mariposas y su relación con el paisaje en la cuenca del río Lagunillas, Tolima, Colombia	
Butterflies diversity and their relationship to the landscape in the Lagunillas River basin in north Tolima, Colombia	455
Orquídeas del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia	
Orchids of the Gaira river, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia	475
Diagnosis and observations of a hybrid hummingbird (<i>Metallura tyrianthina</i> x <i>Agelaiocercus kingi</i>) in the Eastern Andes of Colombia	
Diagnosis y observaciones de un colibrí híbrido (<i>Metallura tyrianthina</i> x <i>Agelaiocercus kingi</i>) en la cordillera Oriental de Colombia	481
Estructura de la población del cangrejo rey <i>Damithrax spinosissimus</i> en el Caribe colombiano	
Population structure of the king crab <i>Damithrax spinosissimus</i> in the Colombian Caribbean region	491
Differences in home range, activity patterns and diet of red howler monkeys in a continuous forest and a forest fragment in Colombia	

Ciencias naturales	Diferencias en el rango de hogar, el patrón de actividades y la dieta de monos aulladores rojos en bosque continuo y en un fragmento de bosque en Colombia 503	503
	Potencial amilolítico de microorganismos asociados al arroz cultivados a partir de almidón extraído de subproductos del grano	
	Amyolytic potential of microorganisms associated to rice crops cultured on starch from rice byproducts 514	514
	Análisis de la variabilidad genética de las poblaciones de gatos domésticos (<i>Felis catus</i>) mediante genes del pelaje en Cartagena, Colombia	
Analysis of genetic variations in populations of domestic cats (<i>Felis catus</i>) by coat genes in Cartagena, Colombia 520	520	
Modificaciones fotomorfogénicas inducidas por la calidad de la luz en plantas cultivadas		
Photomorphogenic changes induced by the quality of light in crops Supl. 84	Supl. 84	
Ciencias de la tierra	Morfotectónica de la falla Abriaquí y sismicidad histórica asociada con el sismo de 1903 en Frontino, Antioquia	
	Morphotectonics of the Abriaquí fault, historical seismicity and their relation with the 1903 earthquake in Frontino, Antioquia 100	100
	El impacto de la deforestación en la erosión de la cuenca del río Magdalena (1980-2010)	
	The impact of deforestation on the erosion in the Magdalena River drainage basin (1980-2010) 250	250
	Coda waves' tomography for surficial exploration	
Tomografía de ondas coda para exploración superficial 268	268	
A case of regional metamorphism of Buchan type (andalusite-cordierite) in the Northern Santander Massif, Eastern Cordillera (Colombia)		
Un caso de metamorfismo regional tipo Buchan (andalucita-cordierita) en la región Norte del Macizo de Santander, Cordillera Oriental (Colombia) 416	416	
Transporte de sedimentos en suspensión en los principales ríos del Caribe colombiano: magnitud, tendencias y variabilidad		
Suspended sediment load in Colombian Caribbean Rivers: Magnitude, trends and variability 527	527	
Ciencias biomédicas	<i>Trypanosoma rangeli</i>: un protozoo infectivo y no patógeno para el humano que contribuye al entendimiento de la transmisión vectorial y la infección por <i>Trypanosoma cruzi</i>, agente causal de la enfermedad de Chagas	
	<i>Trypanosoma rangeli</i> : an infective but non-pathogenic protozoon for humans which contributes to the understanding of the vector-borne transmission and the pathogenesis of <i>Trypanosoma cruzi</i> , causative agent of Chagas' disease 111	111
Caracterización genómica de la integración simultánea del virus de la inmunodeficiencia humana 1 y el virus linfotrópico humano tipo 1		
Genomic characterization of human immunodeficiency virus 1 and human T-lymphotropic virus 1 simultaneous integration 239	239	

Crónicas

La luz a Antioquia llegó desde Austria y perdura	
Light came to Antioquia from Austria and last	Supl. 93
Colombia en el Año Internacional de la Luz 2015: Conferencia Internacional	Supl. 98
Conferencia Colombia en el Año Internacional de la Luz 2015	Supl. 102
Reseña Ana Mejía	111

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, psicología, 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.racefyn.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.racefyn.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 “Internacional Code of Botanical Nomenclature”

Envío y presentación del manuscrito

Los artículos deben enviarse a través de <http://www.racefyn.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).

Parafraseo 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).

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 transference 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.