

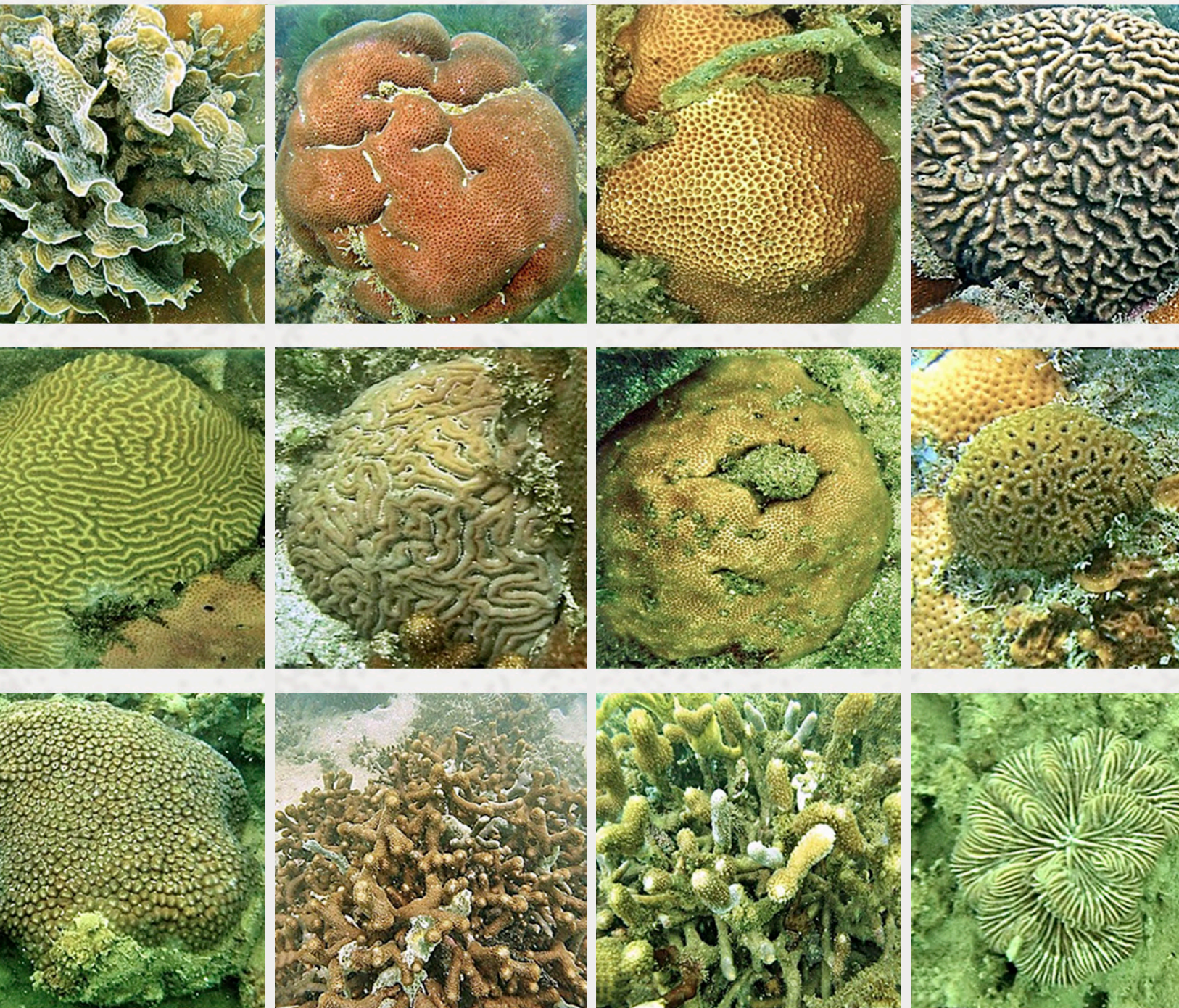


ISSN 0370-3908
eISSN 2382-4980

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

ACADEMIA COLOMBIANA
DE CIENCIAS EXACTAS,
FÍSICAS Y NATURALES

Vol. 45 • Número 176 • Págs. 627-960 • Julio - Septiembre de 2021 • Bogotá - Colombia





ACADEMIA COLOMBIANA
DE CIENCIAS EXACTAS,
FÍSICAS Y NATURALES


ISSN 0370-3908
eISSN 2382-4980

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

Vol. 45 • Número 176 • Págs. 627-960 • Julio - Septiembre de 2021 • Bogotá - Colombia

Comité editorial

Editora






 Elizabeth Castañeda, Ph. D.
editor@accefyfyn.org.co
Instituto Nacional de Salud,
Bogotá, Colombia

Asistente editorial Carolina Acosta



Grupo de apoyo Marta Renza, correctora de estilo
Johanna Morales, diagramadora
Bibiana Dimate, Publindex

Editores asociados







Ciencias Biomédicas

-  Luis Fernando García, M.D., M. Sc.
Profesor emérito, Universidad de Antioquia,
Medellín, Colombia
-  Gustavo Adolfo Vallejo, Ph. D.
Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia
-  Juanita Ángel, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
-  Manuel Franco, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
-  Alberto Gómez, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
-  John Mario González, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
-  Gloria Patricia Cardona Gómez, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
-  Ángela Restrepo Moreno, Ph. D.
Corporación para Investigaciones Biológicas,
Medellín, Colombia
-  Helena Groot de Restrepo, M.Sc.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Ciencias del Comportamiento

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

Ciencias Físicas

-  Pedro Fernández de Córdoba, Ph. D.
Universidad Politécnica de Valencia, España
-  Diógenes Campos Romero, Dr. rer. nat.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
-  Román Eduardo Castañeda, Dr. rer. nat.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
-  María Elena Gómez, Ph. D.
Universidad del Valle, Cali
-  Gabriel Téllez, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
-  Jairo Roa-Rojas, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

- 15 Ángela Stella Camacho Beltrán, Dr. rer. nat.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- 15 Edgar González, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
- 15 Guillermo González, Ph. D.
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia
- 15 Carlos Duque, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Ciencias Naturales

- 15 José Luis Fernández Alonso, Ph. D.
Real Jardín Botánico, Consejo Superior de
Investigaciones Científicas, Madrid, España
- 15 Jaime Cantera, Doctorat d'Etat
Universidad del Valle, Cali, Colombia
- 15 Gabriel Roldán, Dr. rer. nat.
Universidad Católica de Oriente, Rionegro,
Antioquia, Colombia
- 15 Sandra Baena Garzón, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
- 15 Néstor Hernando Campos Campos, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Sede Caribe, Colombia
- 15 Martha Patricia Ramírez Pinilla, Ph. D.
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia
- 15 Jairo Castaño-Zapata, Ph. D.
Universidad de Caldas, Manizales, Colombia
- 15 Juan Manuel Díaz Merlano, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Gerardo A. Aymard C, Ph. D.
Universidad Nacional de los Llanos Ezequiel Zamora,
Venezuela
- 15 Néstor Julio García, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
- 15 Arturo Acero, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Santa Marta, Colombia
- 15 Elizabeth Hodson de Jaramillo, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
- 15 John Donato, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Martha R. Campos, M. Sc.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Clara Inés Orozco, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Carolina Romero, M. Sc.
Herbarium, Missouri Botanical Garden, Estados Unidos
- 15 Eduardo Flórez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Ciencias Químicas

- 15 Sonia Moreno Guaqueta, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Myriam Sánchez de Gómez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Fernando Martínez, Docteur en Chimie
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia
- 15 Luis Fernando Echeverry, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- 15 Carmenza Duque Beltrán, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Ligia Sierra García, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- 15 Luz Marina Jaramillo Gómez, Ph. D.
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Ciencias de la tierra

- 15 Carlos Alberto Vargas, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Carlos Alberto Jaramillo Muñoz, Ph. D.
Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá
- 15 José Daniel Pabón, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Alexander Correa, Ph. D.
Instituto de Geología, Universidad Nacional
Autónoma de México, Mexico
- 15 Ligia Estela Urrego, Ph. D.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
- 15 Camilo Montes, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- 15 Germán Bayona, Ph. D.
Corporación Geológica Ares, Bogotá, Colombia
- 15 Hernando Dueñas Jiménez, Ph. D.
BIOSS SAS, Antioquia, Colombia

Matemáticas

- Jorge Ivan Cossio Betancur, Ph. D.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
- 15 Luis Español González, Ph. D.
Universidad de la Rioja, España
- 15 Luis Carlos Arboleda, Doctor
Universidad del Valle, Cali, Colombia
- 15 Clara Elena Sánchez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- Fernando Zalamea Traba, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Carlos Enrique Mejía, Ph. D.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
- 15 Francisco Marcellán, Ph. D.
Escuela Politécnica Superior, Madrid, España

Comité científico internacional

- Carlos Jiménez, Ph. D.
Universidad de La Coruña, España
- Wolfgang Gieren, Ph. D.
Universidad de Concepción, Chile
- Alfonso Castro, Ph. D.
Harvey Mudd College,
Claremont, CA, EEUU
- Rodolfo Castillo, Ph. D.
Fort Lauderdale, Florida, EEUU
- José Rubens Pirani Ph. D.
Universidade de São Paulo, Brazil
- Federico Ardila, Ph. D.
San Francisco State University, San
Francisco, CA, EEUU
- Juan Alfredo Tirao, Ph. D.
Academia Nacional de Ciencias Córdoba,
Argentina
- Pedro Romero, Ph. D.
Instituto Ludwig de la Universidad de
Lausana en Suiza
- Ulrich Paessler, Ph. D.
Academia de Ciencias de Berlín-
Brandenburgo, RFA
- Maria Sagrario Millán, Ph. D.
Universidad Tecnológica de Tarrasa,
España
- Zbigniew Jaroszewicz
Centro de Fotónica Aplicada, Instituto
Tele y Radiotécnico, Instituto Nacional
de Telecomunicaciones, Polonia
- José Luis Moran López, Dr. rer. nat.
Academia Mexicana de Ciencias,
México
- Jean-Pierre Galaup
Universidad de París Saclay, Francia
- Helena Nader, Ph. D.
Academia Brasileira de Ciencias, Brasil
- Roberto JJ Williams, Ph. D.
Academia Nacional de Ciencias Exactas,
Físicas y Naturales, Argentina
- Walter Fernández Rojas, Ph. D.
Presidente Academia Nacional de
Ciencias, Costa Rica
- Alex Held, Ph. D.
Commonwealth Scientific and Industrial
Research Organisation (CSIRO), Australia
- Rafael Radi, M.D.
Academia de Ciencias de Uruguay

Reseñada en los siguientes índices nacionales e internacionales:

Actualidad Iberoamericana
Agris
Dialnet
EBSCO
Historia Mathematica

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

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

Publindex, Colciencias (convocatoria 768 de 2018), categoría B

Periodicidad: trimestral
Fecha de inicio: 1936

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.

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





ACADEMIA COLOMBIANA
DE CIENCIAS EXACTAS,
FÍSICAS Y NATURALES

ISSN 0370-3908
eISSN 2382-4980

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

Vol. 45 • Número 176 • Págs. 627-960 • Julio - Septiembre de 2021 • Bogotá - Colombia

Contenido - Contents

Editorial	Influencia de los cambios ambientales en el riesgo y el aumento de nuevas pandemias Influence of environmental changes on the risk and frequency of new pandemics <i>Juan Armando Sánchez, Ph.D.</i> 634
Ciencias Biomédicas Biomedical Sciences	Artículo original El género neotropical <i>Trichoprosopon</i> Theobald 1901 (Diptera: Culicidae) en Colombia: registros de distribución e importancia médica The neotropical genus <i>Trichoprosopon</i> Theobald 1901 (Diptera: Culicidae) in Colombia: records of distribution and medical importance <i>Sandra Uribe-Soto, Juan David Suaza-Vasco</i> 638
Ciencias del Comportamiento Behavioral Sciences	Artículo original Psicología en el siglo XXI Psychology in the 21st century <i>Fernando Cárdenas P.</i> 651
Ciencias Físicas Physical Sciences	Original article Ultra-cold bosonic atoms in optical lattices: An Overview Átomos bosónicos ultrafríos en redes ópticas: una descripción general <i>Ana Maria Rey</i> 666
	Original article Physical conditions of the coronal line region in Seyfert 2 galaxies Condiciones físicas de la región de líneas coronales en las galaxias Seyfert 2 <i>J. Alejandro Daza, J. Gregorio Portilla</i> 697
Ciencias Naturales Natural Sciences	Artículo original Caracterización estructural de las formaciones coralinas en la región de San Antero, Córdoba, Caribe colombiano Structural characterization of the coral formations in the San Antero region, Córdoba, Colombian Caribbean <i>Royerin Ruidíaz-Ruidíaz, Jorge A. Quirós-Rodríguez, Nestor H. Campos-Campos</i> 709

Artículo original

Optimización del ensayo de inhibición de la nicotinamida/nicotinato mononucleótido adeniltransferasa de *Leishmania braziliensis*

Optimization of the nicotinamide/nicotinate mononucleotide adenylyltransferase inhibition assay from *Leishmania braziliensis*

Carmen Giovana Granados-Ramírez, Luis Ernesto Contreras-Rodríguez,

María Helena Ramírez-Hernández 721

Artículo original

Densidad poblacional del toro de monte (*Pyroderus scutatus*) en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya, Colombia

Population density of the red-ruffed fruitcrow (*Pyroderus scutatus*) in the Otún Quimbaya Wildlife Sanctuary, Colombia

María Girleza Ramírez-González, Sandy Pestaña, Juan Manuel Hoyos-Abad,

Néstor Roncancio-Duque 731

Artículo original

Nuevos registros de Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) en Colombia

New records of Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) from Colombia

Julián Clavijo-Bustos, Tito Bacca, Nelson A. Canal 738

Original article

Composition of the zooplankton community associated with mesophotic corals in “Corales de Profundidad” National Natural Park, Colombian Caribbean

Composición de la comunidad zooplanctónica asociada a arrecifes de corales mesofóticos en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, Caribe colombiano

Laura Contreras-Vega, Alejandro Henao-Castro, Gabriel R. Navas-S 747

Artículo original

Riqueza, composición florística y estructura de la vegetación silvestre en la zona rural de las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha, Bogotá, Colombia

Richness, floristic composition, and structure of wild vegetation in rural areas of the Yomasa and Fucha stream watersheds (Bogotá, Colombia)

Diego Mauricio Cabrera-Amaya 761

Artículo original

Evaluación del riesgo ambiental por petróleo crudo en las especies acuáticas *Lemna minor*, *Daphnia magna* y *Danio rerio*

Environmental risk assessment of crude oil in *Lemna minor*, *Daphnia magna*, and *Danio rerio*

Alisson Valeska Caja-Molina, José Iannacone 777

Artículo original

Dípteros acuáticos de dos humedales de la costa central de Perú y obtención de adultos a partir de pupas en el laboratorio

Aquatic Diptera from two wetlands of the central coast of Perú and obtention of adults from pupae in the laboratory

Rodolfo Mauricio Castillo-Velásquez, Ernesto W. Alvarado-García, Adriana R. Laurent-Rios,

Ana A. Huamantínco-Araujo 795

Artículo original

Diversidad y estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo, Casanare, Colombia

Diversity and structure of fish assemblages in the wetland, *caños* and *esteros* of the Ariporo River floodplain, Casanare, Colombia

Juan Sebastián Ospina-Os, Daniela Bedoya-Giraldo, Francisco Antonio Villa-Navarro 806

**Ciencias
Naturales**
Natural Sciences

Original article

Phytoplankton functional groups as environmental indicators at a high neotropical mountain reservoir in Colombia

Grupos funcionales del fitoplancton como indicadores de las condiciones ambientales de un embalse de alta montaña neotropical en Colombia

Cristian Hakspiel-Segura, Betsy Paola Barrios-Galván, Gabriel Pinilla-Agudelo 817

Artículo original

Ciclos del dióxido de carbono en la formación y utilización de combustibles fósiles y su efecto en el cambio climático

Carbon dioxide cycles in the formation and use of fossil fuels and their effect on climate change

Fanor Mondragón 833

Original article

Brewer's spent grain as substrate for enzyme and reducing sugar production using *Penicillium* sp. HC1

Cascarilla de cebada como sustrato para la producción de enzimas y azúcares reductores usando *Penicillium* sp. HC1

Marcela Bernal-Ruiz, Alejandro Correa-Lozano, Laura Gomez-Sánchez, Balkys Quevedo-Hidalgo, Lilia Carolina Rojas-Pérez, Catalina García-Castillo, Ivonne Gutiérrez-Rojas, Paulo César Narváez-Rincón 850

Artículo original

Emisiones de metano asociadas a la minería subterránea del carbón en el altiplano cundiboyacense (Colombia)

Methane emissions from underground coal mining in the Altiplano Cundiboyacense (Colombia)

Jorge Eliecer Mariño-Martínez, Rubén Darío Chanci-Bedoya, Ángela María Orjuela-García 864

Artículo original

La oscilación antártica: su influencia en la variabilidad interanual de la precipitación en Costa Rica

The Antarctic oscillation: its influence on interannual variability of rainfall in Costa Rica

Rodrigo Castillo 875

Original article

On A Logarithmic Mittag-Leffler Function, its Properties and Applications

Sobre una función logarítmica de Mittag-Leffler, sus propiedades y aplicaciones

M. A. Pathan, Hemant Kumar 901

Artículo original

Colocación con funciones de base radial para la solución de modelos matemáticos en fenómenos de transporte

Collocation with radial basis functions for the solution of mathematical models in transport phenomena

Whady Felipe Flórez-Escobar 916

Comentario bibliográfico

Bibliographic commentary 938

Cartas al editor

Letters to the editor 940

Enfoque y alcance

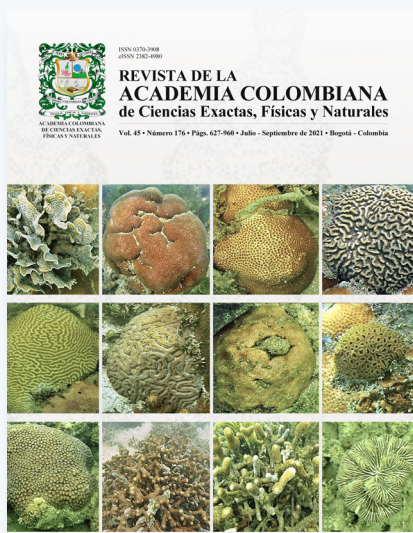
Focus and Scope 948

**Ciencias
Químicas**
Chemical Sciences

**Ciencias
de la Tierra**
Earth Sciences

Matemáticas
Mathematics

Nuestra portada



Corales escleractinios de la región de San Antero

Los arrecifes coralinos están considerados dentro de los ecosistemas mas amenazados en el mundo debido al impacto antropogénico y a los factores ambientales como consecuencia de la variabilidad y los cambios en el clima. Colombia es un país que presenta importantes arrecifes coralinos en los dos océanos que bañan las costas. La plataforma continental y la región insular del caribe colombiano presentan formaciones coralinas que van desde agrupaciones dispersas de colonias y parches, hasta complejos y diversos arrecifes que pueden formar islas. En este número se presenta un estudio sobre las formaciones coralinas del área de San Antero, Córdoba, uno de los arrecifes coralinos mas sureños y más desconocidos del Caribe colombiano que, aunque tiene una relativa baja diversidad de especies, con respecto a otros arrecifes del Caribe, presenta un buen estado de conservación.

Doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1296>

Jaime Ricardo Cantera Kintz

Académico de número ACCEFYN

Editor asociado

Editorial

Influencia de los cambios ambientales en el riesgo y el aumento de nuevas pandemias

El aumento de la temperatura amenazar  nuestra existencia sobre este planeta. Nuestros informes indican que los impactos del calentamiento son mucho m s graves de lo que pens bamos antes. Hoesung Lee (Intergovernmental Panel on Climate Change-IPCC)

La civilizaci n actual es el fruto de la estabilidad ambiental del planeta desde la  ltima glaciaci n. La imperante consistencia clim tica permiti  en algunas culturas la transici n de ser recolectores y cazadores a agricultores y, as , una especie con menos de 6 millones de individuos se convirti  r pidamente en una ultrasocial (Gowdy & Krall, 2014) que hoy supera los 7 mil millones de habitantes en la actualidad. El nuevo equilibrio permiti  la domesticaci n de plantas y animales en todos los continentes y la formaci n de asentamientos permanentes, adem s, cesaron los cambios en el nivel del mar y el hombre pudo establecerse tambi n en las costas (Benjamin, *et al.*, 2017). El hombre empez  a vivir bajo la premisa de un ambiente y un clima predecibles, tanto as  que se hizo vulnerable a los cambios y algunas de las grandes civilizaciones de la antigüedad, por ejemplo, la maya, sucumbieron ante las espor dicas anomal as t rmicas que llevaron a largos per odos de sequ a (Kennett, *et al.*, 2012). Esa estabilidad ambiental que tanto nos ha permitido a los humanos est  llegando a su fin.

La huella que el crecimiento de *Homo sapiens* ha dejado en el planeta, hasta convertirse en una especie ultrasocial, excede sus l mites (Rockstr m, *et al.*, 2009). Pese a ello, la gran preocupaci n actual es el incremento en la cantidad de di xido de carbono (CO₂) atmosf rico, un gas con efecto invernadero y consecuencias en el clima de la tierra. La masificaci n de los combustibles de origen f sil a partir de la revoluci n industrial marc  el inicio de una cadena de efectos en el ambiente. El problema radica en que, en menos de dos siglos, hemos liberado a la atm sfera el CO₂ que se acumul  por medio de la fotos ntesis a lo largo de varias  pocas geol gicas (Mondrag n, 2021), aunque en este sentido debo aclarar que no solamente los combustibles son los responsables de tales emisiones, tambi n lo es la industrializaci n de la agricultura y de la ganader a para responder a las demandas de una poblaci n creciente (R os, *et al.*, 2017).

Hoy se tolera como un mal necesario la destrucci n de la biodiversidad para convertir tierras en zonas agr colas que aseguren el crecimiento econ mico, y se acepta que esto puede compensarse con la tecnolog a indicada o alguna innovaci n econ mica (Lafuite, *et al.*, 2017; Lafuite & Loreau, 2017). Infortunadamente, los servicios ecosist micos que nos brinda la biodiversidad, como la depuraci n del agua y el aire, el reciclaje de nutrientes, la polinizaci n, y el control de enfermedades y plagas, entre otros, se ver n profundamente afectados antes de que la humanidad llegue a los 11 mil millones de habitantes proyectados para el 2100 (Henderson & Loreau, 2018). Se asume que el desarrollo agropecuario es el motor del crecimiento demogr fico, pero en los modelos poblacionales humanos la biodiversidad y los servicios ecosist micos son igualmente necesarios para la supervivencia (Henderson & Loreau, 2019; Lafuite & Loreau, 2017). En todo caso, la degradaci n ambiental se retroalimenta con el cambio clim tico.

Las anomal as clim ticas que producen olas de calor, sequ as o inundaciones se manifiestan ahora todos los a os en diferentes lugares del mundo (IPCC, 2021). Desde el 2005 las tormentas tropicales han aumentado en frecuencia e intensidad (Eakin, *et al.*, 2010), y

el 2020 fue el año récord por el número de huracanes en el Atlántico. Además, las técnicas insostenibles en la minería, la ganadería y la agricultura, además del inapropiado manejo de las aguas, incluida la canalización de los ríos y el relleno de los humedales, así como las aguas residuales deficientemente tratadas, están aislando a las especies silvestres en ecosistemas empobrecidos y fragmentados, cada vez más cercanos a las viviendas humanas (Rohr, *et al.*, 2019). En Colombia, por ejemplo, después de la firma del tratado de paz con las guerrillas en el 2016, el fuego aumentó en un 52 % en las zonas de reserva (Armenteras, *et al.*, 2019), que se cuentan entre los pocos lugares donde se espera que se conserven los ecosistemas naturales. Al cambiar la gobernabilidad en los territorios del país (Salazar, 2019), se disparó la deforestación (Graesser, *et al.*, 2015). En uno de los tres países más biodiversos del planeta, los ecosistemas más importantes se están convirtiendo en sabanas para la ganadería extensiva (Franco, *et al.*, 2019). Las condiciones que fomentan el contacto entre el hombre y los animales silvestres están en aumento, y lo que es más preocupante, tal como ocurre con el cambio climático, no parece posible prevenir esta situación.

Cuanto más crece nuestra población, mayor será la presión de la selección natural. ¿Cómo? Estamos aún en la pandemia del virus SARS-CoV-2, el llamado COVID-19, la cual fue el producto de una zoonosis debida a la transmisión de un agente infeccioso de un animal a los humanos. Debido a la deforestación, la fragmentación de los ecosistemas naturales y el cambio climático, varias enfermedades infecciosas y parásitos exclusivos de ecosistemas naturales entran en contacto con el hombre directamente o a través de sus animales domésticos (Borremans, *et al.*, 2019). Los cambios en las técnicas agropecuarias y la caza en cercanías a los entornos silvestres han sido los responsables de, por lo menos, 300 enfermedades nuevas desde 1940 (Keesing, *et al.*, 2010). El riesgo de un desborde zoonótico es mayor en bosques alterados y fragmentados. Los arbovirus, o virus con un vector artrópodo, suman al menos 30 infecciones patógenas, entre ellas el chikunguña, el dengue, la fiebre amarilla y el Zika. El vector principal es el mosquito de origen africano *Aedes aegypti* (Souza-Neto, *et al.*, 2019), pero lo preocupante es el aumento de los animales intermediarios de los virus, que, en el caso del Zika, incluyen cabras, ovejas, caballos, vacas, patos, ratas, murciélagos, orangutanes y búfalos (Vorou, 2016).

El cambio climático y la alteración de los ciclos naturales son factores que aumentan el riesgo de epidemias en los humanos. El sistema inmunológico de los animales silvestres hospederos de virus se ve comprometido al enfrentar hambrunas, estrés térmico o sequías. Un *Henipavirus* conocido como Hendra (HeV), por ejemplo, es el responsable de una grave enfermedad que se descubrió a finales del siglo XX en Australia, cuya mortalidad fue del 70 % en humanos. Pese a que han sido pocos los brotes de este virus, coincidieron con la escasez de alimento de los zorros voladores (murciélagos), hospederos del virus, en sus ecosistemas de origen. Al escasear el néctar de flores de *Eucalyptus*, principal fuente de alimento de estos murciélagos, se vieron en la necesidad de entrar a zonas rurales en donde se produjo el desborde zoonótico hacia el hombre a través de los caballos. Epidemias como la de Hendra se han podido anticipar mediante el modelamiento del clima, cuyas anomalías alteran los ciclos de floración de los eucaliptos (Martin, *et al.*, 2018), de manera que el estrés ambiental y fisiológico al que se vieron sometidos, alteró el sistema inmunológico de los zorros voladores y fomentó la replicación viral en números elevados, aumentándose aún más el riesgo de desborde zoonótico (McMichael, *et al.*, 2017). Los cambios en el sistema inmunológico de los murciélagos pteropodidos se han correlacionado con alteraciones ambientales y el desborde zoonótico de los virus Hendra y Nipah (NiV), capaces de inducir peligrosas pandemias (Kessler, *et al.*, 2018; McMichael, *et al.*, 2017). La expansión de la especie humana nos expone a más enfermedades infecciosas.

Podemos concluir que la alteración de los diferentes componentes del ambiente aumenta el riesgo de desborde zoonótico y de nuevas epidemias. En la **figura 1** se detalla el círculo vicioso entre el crecimiento humano insostenible y la alteración de la estabilidad ambiental. Esta situación nos acerca al contacto con los animales y los vectores que son portadores de enfermedades infecciosas potenciales para los humanos. Las alteraciones ambientales, y el estrés asociado, reducen la capacidad inmunológica de todo el sistema y, por ende,

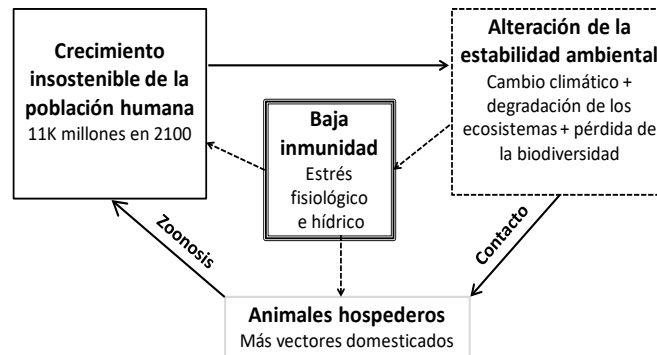


Figura 1. Aumento del riesgo de desborde zoonótico de enfermedades infecciosas emergentes debido a la retroalimentación entre el crecimiento poblacional insostenible y la alteración de la estabilidad ambiental

aumentan las probabilidades del desborde zoonótico. Al desaparecer las barreras entre estos animales y el hombre en ambientes alterados que fomentan el estrés animal, aumentará el riesgo de contagio y de nuevas pandemias (Kessler, *et al.*, 2018; Plowright, *et al.*, 2017).

Son ya muchas las evidencias de los efectos negativos –algunos quizás irreversibles– del cambio climático y la degradación de la biodiversidad en nuestro bienestar y economía; debemos actuar de forma decisiva inmediatamente. Es imperativo reducir las emisiones de gases de efecto invernadero mediante una transformación energética y detener la degradación de los ecosistemas naturales. Todavía estamos viviendo las consecuencias de una pandemia, una circunstancia que puede volverse más frecuente si no actuamos ya y cuyos efectos serán más graves si hacen sinergia con una eventual crisis climática global.

Juan Armando Sánchez, Ph.D.

Profesor titular, Departamento de Ciencias Biológicas,
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
@biommar

Referencias

- Armenteras, D., Schneider, L., Dávalos, L. M. (2019). Fires in protected areas reveal unforeseen costs of Colombian peace. *Nature Ecology & Evolution*. **3** (1): 20-23. Doi: 10.1038/s41559-018-0727-8
- Benjamin, J., Rovere, A., Fontana, A., Furlani, S., Vacchi, M., Inglis, R. H., Gehrels, R. (2017). Late Quaternary sea-level changes and early human societies in the central and eastern Mediterranean Basin: An interdisciplinary review. *Quaternary International*. **449**: 29-57. Doi: 10.1016/j.quaint.2017.06.025
- Borremans, B., Faust, C., Manlove, K. R., Sokolow, S. H., Lloyd-Smith, J. O. (2019). Cross-species pathogen spillover across ecosystem boundaries: Mechanisms and theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **374** (1782): 20180344. Doi: 10.1098/rstb.2018.0344
- Eakin, C. M., Morgan, J. A., Heron, S. F., Smith, T. B., Liu, G., Alvarez-Filip, L., Bouchon, C. (2010). Caribbean corals in crisis: Record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *PloS one*. **5** (11): e13969.
- Franco, A. L. C., Sobral, B. W., Silva, A. L. C., Wall, D. H. (2019). Amazonian deforestation and soil biodiversity. *Conservation Biology*. **33** (3): 590-600. Doi: 10.1111/cobi.13234
- Gowdy, J. & Krall, L. (2014). Agriculture as a major evolutionary transition to human ultrasociality. *Journal of Bioeconomics*. **16** (2): 179-202. Doi: 10.1007/s10818-013-9156-6
- Graesser, J., Aide, T. M., Grau, H. R., Ramankutty, N. (2015). Cropland/pastureland dynamics and the slowdown of deforestation in Latin America. *Environmental Research Letters*. **10** (3): 034017. Doi: 10.1088/1748-9326/10/3/034017
- Henderson, K. & Loreau, M. (2018). How ecological feedbacks between human population and land cover influence sustainability. *PLOS Computational Biology*. **14** (8): e1006389. Doi: 10.1371/journal.pcbi.1006389

- Henderson, K. & Loreau, M.** (2019). An ecological theory of changing human population dynamics. *People and Nature*. **1** (1): 31-43. Doi: 10.1002/pan3.8
- IPCC.** (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.). Cambridge University Press. En prensa
- Keesing, F., Belden, L. K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C. D., Holt, R. D., Ostfeld, R. S.** (2010). Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*. **468** (7324): 647-652. Doi: 10.1038/nature09575
- Kennett, D. J., Breitenbach, S. F. M., Aquino, V. V., Asmerom, Y., Awe, J., Baldini, J. U. L., Haug, G. H.** (2012). Development and Disintegration of Maya Political Systems in Response to Climate Change. *Science*. **338** (6108): 788-791. Doi: 10.1126/science.1226299
- Kessler, M. K., Becker, D. J., Peel, A. J., Justice, N. V., Lunn, T., Crowley, D. E., Plowright, R. K.** (2018). Changing resource landscapes and spillover of henipaviruses. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **1429** (1): 78-99. Doi: 10.1111/nyas.13910
- Lafuite, A.-S., de Mazancourt, C., Loreau, M.** (2017). Delayed behavioural shifts undermine the sustainability of social-ecological systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **284** (1868): 20171192. Doi: 10.1098/rspb.2017.1192
- Lafuite, A.-S. & Loreau, M.** (2017). Time-delayed biodiversity feedbacks and the sustainability of social-ecological systems. *Ecological Modelling*. **351**: 96-108. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2017.02.022
- Martín, G., Yáñez-Arenas, C., Plowright, R. K., Chen, C., Roberts, B., Skerratt, L. F.** (2018). Hendra Virus Spillover is a Bimodal System Driven by Climatic Factors. *EcoHealth*. **15** (3): 526-542. Doi: 10.1007/s10393-017-1309-y
- McMichael, L., Edson, D., Smith, C., Mayer, D., Smith, I., Kopp, S., Field, H.** (2017). Physiological stress and Hendra virus in flying-foxes (*Pteropus* spp.), Australia. *PLoS ONE*. **12** (8). Doi: 10.1371/journal.pone.0182171
- Mondragón, F.** (2021) Ciclos del dióxido de carbono en la formación y utilización de combustibles fósiles y su efecto en el cambio climático. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* Doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1364>
- Plowright, R. K., Parrish, C. R., McCallum, H., Hudson, P. J., Ko, A. I., Graham, A. L., Lloyd-Smith, J. O.** (2017). Pathways to zoonotic spillover. *Nature Reviews Microbiology*. **15** (8): 502-510. Doi: 10.1038/nrmicro.2017.45
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F. S., Lambin, E. F., Foley, J. A.** (2009). A safe operating space for humanity. *Nature*. **461** (7263): 472-475. Doi: 10.1038/461472a
- Rohr, J. R., Barrett, C. B., Civitello, D. J., Craft, M. E., Delius, B., DeLeo, G. A., Tilman, D.** (2019). Emerging human infectious diseases and the links to global food production. *Nature Sustainability*. **2** (6): 445-456. Doi: 10.1038/s41893-019-0293-3
- Röös, E., Bajželj, B., Smith, P., Patel, M., Little, D., Garnett, T.** (2017). Greedy or needy? Land use and climate impacts of food in 2050 under different livestock futures. *Global Environmental Change*. **47**: 1-12. Doi: 10.1016/j.gloenvcha.2017.09.001
- Salazar, F. Z.** (2019). *FARC and Deforestation in Colombia: A Case for Rebel Governance?* Georgetown University. 31 pp.
- Souza-Neto, J. A., Powell, J. R., Bonizzoni, M.** (2019). *Aedes aegypti* vector competence studies: A review. *Infection, Genetics and Evolution*. **67**: 191-209. doi: 10.1016/j.meegid.2018.11.009
- Vorou, R.** (2016). Zika virus, vectors, reservoirs, amplifying hosts, and their potential to spread worldwide: What we know and what we should investigate urgently. *International Journal of Infectious Diseases*. **48**: 85-90. doi: 10.1016/j.ijid.2016.05.014

Artículo original

El género neotropical *Trichoprosopon* Theobald 1901 (Diptera: Culicidae) en Colombia: registros de distribución e importancia médica

The neotropical genus *Trichoprosopon* Theobald 1901 (Diptera: Culicidae) in Colombia: records of distribution and medical importance

✉ Sandra Uribe-Soto*, ✉ Juan David Suaza-Vasco

Grupo de Investigación en Sistemática Molecular, Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia

Artículo de posesión para admisión de Sandra Uribe-Soto, como miembro correspondiente a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Resumen

Los mosquitos tienen un papel importante en la transmisión de parásitos y patógenos con efectos en la salud humana y animal, y algunos son también indicadores de la salud de los ecosistemas. Aunque se ha estudiado bastante la presencia y la distribución de estos insectos para entender la dinámica de las enfermedades que transmiten y diseñar estrategias para su monitoreo y el estudio de sus especies, se conoce relativamente poco sobre su ecología en muchas regiones tropicales. El género *Trichoprosopon* Theobald, de la tribu Sabethini, incluye unas 13 especies de mosquitos con distribución en el Neotrópico en hábitats principalmente rurales y selváticos. Algunas especies se han encontrado infectadas con arbovirus como el Bussuquara, el de la encefalitis de San Luis, el Ilhéus, el Pixuna y el Wyeomyia, en tanto que otras se consideran indicadores biológicos por su asociación con ecosistemas particulares en microambientes naturales de parques urbanos o áreas conservadas con presencia de plantas epífitas como las bromelias. En la presente revisión se actualiza la información sobre el género *Trichoprosopon* en Colombia, especialmente en lo relativo a su importancia médica y los registros históricos de las especies con presencia en el país, adicionando algunos nuevos a partir de muestreos en las costas Caribe y del Pacífico, en las montañas altoandinas y los valles interandinos (periodo 2009-2018). Se presenta la lista de especies con su distribución y notas ecológicas, registrándose siete especies válidas en diez departamentos que ocupan hábitats con criaderos en plantas fitotelmata: [*Tr. andinum* Leví-Castillo, *Tr. compressum* Lutz, *Tr. digitatum* (Rondani), *Tr. evansae* Antunes, *Tr. lampropus* Howard, Dyar & Knab, *Tr. lanei* (Antunes) y *Tr. pallidiventer* (Lutz)]; así mismo, se registran dos nuevas especies que harían parte de los complejos descritos en ecosistemas cafeteros andinos.

Palabras clave: Arbovirus; Fitotelmata; Mosquitos; Sabethini; *Tr. digitatum*; *Tr. pallidiventer*

Abstract

Mosquitoes play an important role in the transmission of parasites and pathogens affecting human and animal health, which also serve as indicators of the health of ecosystems. Although there is a number of studies on mosquito presence and distribution, and their importance in diseases dynamics or in the design of strategies to monitor and study their species, there are few with updated information on their distribution and ecology in Neotropical countries. The genus *Trichoprosopon* Theobald includes 13 species of mosquitoes with distribution in the Neotropics, mainly in rural and sylvatic habitats. Some species have been found infected with arboviruses as the Bussuquara, the Saint Louis encephalitis virus, the Ilhéus, the Pixuna, and the Wyeomyia, and others are considered biological indicators due to their association with ecosystems such as microhabitats with epiphytes plants and other phytotelmate. Here we present an updated review of the genus in Colombia especially focused on the medical importance and historical records of the species complemented with new records from entomological surveys in the Caribbean and Pacific coasts, and the high Andean and inter-Andean

Citación: Uribe-Soto S, Suaza-Vasco JD. El género neotropical *Trichoprosopon* Theobald 1901 (Diptera: Culicidae) en Colombia: registros de distribución e importancia médica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):638-650, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1376>

Editor: Gustavo Vallejo

***Correspondencia:**
Sandra I. Uribe Soto;
suribe@unal.edu.co

Recibido: 19 de enero de 2021

Aceptado: 12 de julio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

valleys. We include the list of seven *Trichoprosopon* species with their distribution and ecological notes in ten Colombian departments with natural breeding sites in phytotelmata plants: [*Tr. andinum* Leví-Castillo, *Tr. compressum* Lutz, *Tr. digitatum* (Rondani), *Tr. evansae* Antunes, *Tr. lampropus* Howard, Dyar & Knab, *Tr. lanei* (Antunes), and *Tr. pallidiventer* (Lutz)]. We also include two new species found in Andean coffee ecosystems in southwestern Antioquia.

Keywords: Arbovirus; Phytotelmate; Mosquitos; Sabethini; *Tr. digitatum*; *Tr. Pallidiventer*.

Introducción

Los insectos hematófagos, especialmente las especies de algunas familias del orden Diptera (Psychodidae, Culicidae, Ceratopogonidae y Simuliidae), se conocen como transmisores de importantes enfermedades tropicales que afectan la salud humana y animal (Harbach, 2007; Ulloa-García, 2019). Algunas de las enfermedades transmitidas por estos insectos se consideran arbovirosis emergentes y reemergentes, cuyas dinámicas pueden verse bastante afectadas por actividades humanas como la expansión de la frontera agrícola y las grandes obras de infraestructura (Espinal, et al., 2019; Failloux, 2018). En este contexto, y considerando los importantes brotes de transmisión de arbovirus en el mundo, muchos de ellos recientes (Gubler, 2002; Figueredo & Figueredo, 2014), es importante profundizar en el conocimiento de la diversidad y distribución de las especies potencialmente vectoras, información de base para establecer posibles áreas con riesgo de transmisión y, en consecuencia, con necesidad de vigilancia o control, e, inclusive, para estudiar y monitorear la salud humana y ambiental en áreas protegidas y en aquellas con perturbaciones antropogénicas (Navarro, et al., 2017).

Entre los insectos hematófagos vectores, la familia Culicidae es una de las más importantes y abundantes a nivel mundial, con 324 especies descritas en Colombia (Roza-López & Mengual, 2015) pertenecientes a las dos subfamilias que la conforman: Anophelinae y Culicinae (da Silva, et al., 2020). En ambas subfamilias se encuentran vectores de arbovirus que se transmiten en ciclos complejos que involucran el virus, el mosquito vector y el huésped vertebrado, muchos de cuyos aspectos aún están por estudiarse (Navarro, et al., 2017; Arévalo-Cepeda, et al., 2017).

Dadas las numerosas infecciones arbovirales que afectan a animales y humanos, es de importancia crucial ahondar en nuestro entendimiento de las interacciones biológicas y ambientales que modulan su trasmisión (Gubler, 2010). A nivel ecológico, esta depende de las especies específicas del vector y su distribución geográfica (Kramer & Kilpatrick, 2010), pues son relevantes los efectos del medio ambiente en la biología del vector y en sus relaciones con el virus (Linthicum, et al., 2010). La distribución geográfica puede verse afectada por movimientos humanos y de carga que alteran los patrones, introducen virus en nuevas regiones o generan ciclos urbanos de transmisión (Medeiros-Sousa, et al., 2017; Romeo-Aznar, et al., 2018). La temperatura también influye en la cinética de la replicación y en la diseminación del virus en el vector, siendo un factor determinante de la competencia vectorial (Ruiz, et al., 2010).

Desafortunadamente, es grande el desconocimiento de la ecología de los mosquitos, en particular de géneros de potencial importancia en la transmisión de arbovirus como los de la tribu Sabethini: *Wyeomyia*, *Johnbelkinia*, *Sabethes*, *Limatus* y *Trichoprosopon*. Esto es particularmente cierto en áreas tropicales donde no está claro el papel de géneros como el *Trichoprosopon* en la trasmisión, a pesar de haberlo encontrado infectado naturalmente con virus de importancia como el de la encefalitis de San Luis, el Ilhéus, el Anhembi, el Pixuna y el *Wyeomyia*, entre otros (Zavortink, et al., 1983; Harbach, 2013). Aunque presentan ciclos principalmente enzoóticos, algunos de estos virus pueden afectar esporádicamente a humanos, lo que se ha sido evidenciado en varios países de Suramérica (Venegas, et al., 2012; Milhim, et al., 2020). Este aspecto cobra importancia dadas las características actuales de alteración creciente de los ecosistemas y la irrupción del hombre en ambientes antes poco explorados, además de la abundancia y adaptación de estos mosquitos a ambientes urbanos (Parra-Henao & Suárez, 2012; Arredondo-García, et al., 2016).

El género de mosquitos *Trichoprosopon* Theobald, 1901 pertenece a la tribu Sabethini de la subfamilia Culicinae (Harbach, 2007) y está compuesto por 13 especies reconocidas sin división en subgéneros, las cuales se distribuyen desde México hasta Argentina (Harbach, 2013). Su presencia se ha registrado en Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guyana, Guyana Francesa, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago, y Venezuela (Walter Reed Biosystematics Unit - WRBU, 2019). Algunas de sus especies se han encontrado tanto en áreas boscosas como domésticas y suburbanas (Badii, et al., 2006; Marcondes, et al., 2003; Yanoviak, et al., 2006), además de áreas de agricultura con cultivos de coco y cacao, y guaduales cultivados en áreas urbanas (Barajas, et al., 2013; Suaza-Vasco, et al., 2015).

Las hembras adultas de *Trichoprosopon* ovipositan frecuentemente en agua acumulada en tallos de bambú perforados y frutos caídos (cacao, coco). Otros hábitats menos frecuentes son las brácteas florales de *Heliconia* spp. y los agujeros en los árboles (Heinemann & Belkin, 1978; Zavortink, 1981; Zavortink, et al., 1983; Navarro, et al., 1995; Reyes-Lugo, 2002). Se han reportado, asimismo, picando a humanos y otros mamíferos durante el día en áreas sombreadas y boscosas y, en algunas ocasiones, durante la noche (Antunes, 1937; Komp, 1936; Roberts, et al., 1981; Zavortink, et al., 1983; Guimarães, et al., 2000). Se sabe que algunas de sus especies pueden albergar y transmitir arbovirus (Aitken, et al., 1968; King, et al., 2011; Schlesinger, 1980). En Colombia la especie *Tr. digitatum* se ha vinculado como un vector potencial de los virus Wyeomyia (Aitken, et al., 1968), Bussuquara (Galindo, et al., 1966), de encefalitis de San Luis (Galindo, et al., 1966) e Ilhéus (de Rodaniche & Galindo, 1961), así como en áreas montañosas de Brasil en donde se encontró *Tr. pallidiventer* infectada con el virus Anhembi (De Souza-Lopes, et al., 1975; Natal, et al., 1998).

Las 13 especies del género *Trichoprosopon* reconocidas y validadas son: *Tr. andinum* Levi-Castillo 1953, *Tr. brevipes* (da Costa Lima, 1931), *Tr. castroi* Lane & Cerqueira 1942, *Tr. compressum* Lutz 1905, *Tr. digitatum* (Rondani, 1848), *Tr. evansae* Antunes 1942, *Tr. lampropus* (Howard, et al., 1913), *Tr. lanei* (Antunes, 1937), *Tr. obscurum* Lane & Cerqueira 1942, *Tr. pallidiventer* (Lutz 1905), *Tr. simile* Lane & Cerqueira 1942, *Tr. soaresi* Lane & Cerqueira 1942 y *Tr. vonplesseni* (Dyar & Knab, 1906) (Harbach, 2013). Diez de estas forman parte de alguno de los cuatro complejos nombrados como *Tr. pallidiventer*, *Tr. digitatum*, *Tr. compressum* y *Tr. lampropus*. (Zavortink, 1981).

Trichoprosopon es un grupo taxonómico difícil, y la identificación errónea de sus especies ha sido común (Zavortink, 1979; Porter, com. pers.). Indudablemente, esta dificultad para identificar con precisión las especies ha dificultado la recopilación y el reporte de información biológica sobre ellas. Así mismo, a pesar de la importancia médica de algunas de sus especies en áreas silvestres, periurbanas e, incluso, urbanas, pocos estudios actuales se enfocan en ampliar el conocimiento sobre los rangos de distribución. En el caso específico de Colombia, los registros existentes son, en su gran mayoría, de hace más de 30 años. En este contexto y debido a los cambios constantes en el uso de tierras y en las coberturas vegetales del paisaje y lo que esto implica en epidemiología y ecología, es pertinente una actualización de los registros de distribución y de las especies presentes de este importante grupo de mosquitos. En el marco del presente trabajo se generó una lista actualizada de las especies de *Trichoprosopon* en Colombia, incluidos los registros históricos y algunos nuevos. La lista de especies incluye información taxonómica validada, datos de distribución actualizados y notas ecológicas referentes a los sitios de cría u otras observaciones de sus estados inmaduros y adultos.

Materiales y métodos

Obtención de registros de distribución del género Trichoprosopon

La información se obtuvo de diversas fuentes: i) registros históricos encontrados al revisar los sitios web especializados en literatura sobre la familia Culicidae: Catálogo Sistemático

de Culicidae (**WRBU**, 2019), Inventario Taxonómico de Mosquitos (*Mosquito Taxonomic Inventory-MTI*) (**Harbach**, 2013) y la información disponible en el motor de búsqueda PubMed especializado en literatura biomédica, y ii) nuevos registros del género a partir de la identificación taxonómica de material entomológico de trabajos de campo y revisiones recientes de colecciones realizadas en territorio colombiano.

Para el ítem ii), se hicieron muestreos rápidos de diversidad para mosquitos siguiendo las metodologías propuestas por **Belkin, et al.** (1969) y **Gaffigan & Pecor** (1997). La recolección del material biológico se hizo en periodos de 3 a 7 días recorriendo transectos de ~200 m a 800 m localizados en diferentes tipos de coberturas vegetales: bosque andino y altoandino (en Antioquia en el 2009, en Caldas en el 2012, en Quindío en el 2009, y en Risaralda en el 2013); bosque seco tropical (en Magdalena en el 2013, en la costa de Chocó en el 2013, y en Magdalena en el 2013); manglares (en Chocó en el 2013); cultivos de café (en Antioquia en el 2009 y 2013, en Caldas en el 2013, en Magdalena en el 2013 y en Valle del Cauca en el 2010); cultivos de cacao (en Antioquia en el 2013), y en guaduales o bambú (en Antioquia en el 2011 y 2012, en Caldas en el 2012, en Magdalena en el 2013, en Quindío en el 2009, en Risaralda en el 2012 y en el Valle del Cauca en el 2009). Otros muestreos se hicieron en zonas residenciales urbanas con presencia de plantas epífitas o guadua en los municipios de Sabaneta, Envigado e Itagüí (Antioquia, 2017 y 2018). Para el caso del muestreo de los adultos, se usó jama entomológica y aspirador bucal. En algunas ocasiones se recurrió a trampas Shannon en horas crepusculares. Para la recolección de los estados inmaduros se utilizó una pipeta de 200 ml, la cual permitía retirar larvas y pupas de los recipientes naturales y artificiales de cría de los mosquitos para posteriormente transportarlas en bolsas plásticas tipo Whirl-Pak® hasta el insectario de la Universidad Nacional de Colombia. Se obtuvieron y conservaron las pieles de los estados inmaduros (exuvias de larva de instar IV y exuvia de pupa), material valioso para la identificación taxonómica de las especies más complejas. Los mosquitos adultos se montaron en alfiler entomológico para su identificación taxonómica.

Con los datos obtenidos se elaboró una lista actualizada de las especies de *Trichoprosopon* reportadas en Colombia con base en la lista de nombres válidos para Culicidae (actualizada el 18 de febrero del 2019) disponible en el sitio web del MTI (**Harbach**, 2013). La abreviatura de los nombres científicos se basó en la lista de abreviaturas para géneros y subgéneros de la familia Culicidae publicada por **Reinert** (2009). Las coordenadas geográficas de los nuevos registros para Colombia se obtuvieron utilizando el sistema de referencia *World Geodetic System* 1984 (WGS84).

Identificación taxonómica

La identificación taxonómica se hizo con base en caracteres morfológicos y cuando fue necesario se soportó con datos moleculares (no se presentan aquí). Se utilizaron las claves taxonómicas para mosquitos neotropicales publicadas por **Clark & Darsie Jr.** (1983), **Forattini** (2002), **González & Carrejo** (2009), **Lane & Cerqueira** (1942), **Lane** (1953) y **Zavortink** (1979), además de las revisiones, descripciones y anotaciones taxonómicas de **Belkin** (1952), **Belkin, et al.** (1971), **Da Costa Lima** (1931), **Levi-Castillo** (1953) y **Zavortink** (1979, 1981, 1983). Después de la revisión de caracteres para la identificación taxonómica, se hizo un estudio detallado de la morfología de especímenes adultos e inmaduros (larvas de instar IV, exuvias de larva y pupa) en aquellos que no se pudieron identificar a partir de las claves taxonómicas y descripciones de especies disponibles. La terminología de los caracteres morfológicos sigue a **Harbach & Knight** (1980).

Resultados

Lista de especies del género *Trichoprosopon*

En la lista las especies se ubicaron en su respectivo complejo cuando fue el caso. El siguiente es el orden de aparición de la información sobre cada una de las especies de la lista: i) nombre científico válido (excepto para las especies nuevas o complejos de especies sin un nombre científico actualmente válido); ii) localidad tipo (Lt): municipio, departamento,

país; iii) distribución en Colombia (D_COL): municipio, departamento (coordenadas geográficas, cg; elevación en metros, e), incluyendo registros históricos y nuevos registros, es decir, aquellos que se publican por primera vez como resultado de la recolección de mosquitos en campo durante la presente investigación; iv) notas ecológicas (N_ec): lugar de cría de estados inmaduros, cobertura vegetal o uso del suelo, y comportamiento; v) distribución geográfica (Dg): países en la región neotropical; vi) relación con enfermedades (RE): nombre del arbovirus (género), abreviatura del virus y referencia, país del reporte. En la lista se marcan con asterisco (*) los nuevos registros en Colombia con el respectivo municipio y sus coordenadas geográficas.

Género *Trichoprosopon Theobald, 1901*

Complejo *Trichoprosopon pallidiventer*

***Tr. andinum* Leví-Castillo.** (Lt) Macuchi, Cotopaxi, Ecuador. (D_COL) [Jericó (Antioquia) (cg) 05°35'06"N/ 75°47'39"W (e) 2044m] (**Rosero, et al., 2017**), [Cali (Valle del Cauca) (e) 1300m] (**Heineman & Belkin, 1978**). (N_ec) Tallos de bambú. (Dg) Colombia, Ecuador.

***Tr. pallidiventer* (Lutz).** (Lt) Sao Paulo, Brasil. (D_COL) [Puerto Tejada (Cauca) (e) 1.000 m] (**Heineman & Belkin, 1978**); [Restrepo (Meta) (e) 548m] (**Komp, 1936; Antunes, 1937**), [Villavicencio (Meta) (e) 330m] (**Heineman & Belkin, 1978**); [Alcalá (Valle del Cauca) (cg) 4°42'10.6"N / 75°48'1.13"W (e) 1187m] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**), [Buenaventura (Valle del Cauca) (e) 30-40m] (**Heineman & Belkin, 1978**). (N_ec) Tallos cortados de bambú, contenedores decorativos de bambú, parches de guadua (guaduales), jardines con plantas de guadua o bambú en áreas peridomésticas, larvas depredadoras facultativas de otras larvas de Culicidae; hembras adultas picando a humanos durante el día. (Dg) Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Guyana Francesa, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Venezuela. (RE) Virus Anhembi [*Orthobunyavirus*] (AMBV), (**De Sousa, et al., 1975**), Brasil.

***Tr. pallidiventer* s.l.** (D_COL) [Ciudad Bolívar (Antioquia) (cg) 4°42'10,6"N/ 75°48'1,13"W (e) 1.187 m], [*¿Fredonia? (Antioquia) 5°56'9,4"N/75°39'51,9"W (e) 619 m], [Hispania (Antioquia) *5°45'24,96"N/75°54'53,35"W (e) 1.042 m], [Jardín, Jericó, Támesis (Antioquia)] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**), [*Venecia (Antioquia) 5°58'15,37"N/ 75°46'19,02"W (e) 1388m]; [Anserma (Caldas) (cg) 5°10'50"N/ 75°40'57"W (e) 798 m, *5°13'41,98"N/75°46'39,16"W (e) 1558m] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**), [Chinchiná (Caldas) *4°59'23,51"N/ 75°35'57,21"W (e) 1.301 m, *4°59'28,95"N/75°35'23,76"W (e) 1.485 m, *4°59'25,15"N/75°35'57,83"W (e) 1.284 m], [Manizales (Caldas) *4°59'24,03"N/75°35'57,55"W (e) 1316m]; [Córdoba (Quindío) *4°23'37,16"N/75°41'12,37"W (e) 1519 m], [Filandia, Salento (Quindío)] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**); [Pueblo Rico (Risaralda)] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**); [*Alcalá (Valle del Cauca) (cg) 4°42'2,77"N/ 75°48'1,13"W, (e) 1.185 m; 4°42'10,6"N/75°48'1,13"W, (e) 1.187 m; 4°42'11,79"N/ 75°48'1,87"W, (e) 1.190 m; 4°42'12"N/ 75°48'2,19"W, (e) 1.180 m]. (N_ec) Entrenudos de guadua, tallos de bambú en el suelo, tocones de guadua, ovitrampas de guadua. Adultos volando en plantaciones de café cercanas a áreas boscosas y en el interior de bosque; volando en potreros cerca a guaduales (zonas cafeteras de los andes). (Dg) Colombia.

Complejo *Trichoprosopon digitatum*

***Trichoprosopon digitatum* (Rondani).** (Lt) Río de Janeiro, Brasil. (D_COL) [Apartadó (Antioquia) (cg) 7°53'7"N/ 76°35'45"W (e) 93m] (**Parra-Henao & Suárez, 2012**), [*Carepa (Antioquia) (cg) 7°46'25,7"N/76°40'13,6"W (e) 57m], [*Envigado (Antioquia) (cg) 6°9'55,33"N/75°35'7,61"W (e) 1.675 m], [Hispania (Antioquia) (cg) 05°45'16"N/ 75°55'09"W (e) 1.045 m, 05°45'23"N/ 75°54'56"W, (e) 1.040 m] (**Barajas, et al., 2013**), [*La Pintada (Antioquia) (cg) 5°43'26"N/ 76°37'12,07"W (e) 749 m, 5°42'54,55"N/75°37'16,29"W (e) 781 m], [*Maceo (Antioquia) (cg) 6°32'55,1"N/74°38'19,1"W (e) 453 m, 6°32'24,0"N/74°47'02,4"W (e) 950m],

[*Puerto Berrío (Antioquia) (cg) 6°33'2,86"N/74°34'8,48"W (e) 506m, 6°32'24"N/74°47'2,4"W (e) 950m]; [Anserma (Caldas) (cg) *5°10'50,8"N/75°40'58,8"W (e) 789 m, 5°10'43"N/75°40'42"W (e) 805 m, 5°10'37"N/75°40'39"W (e) 814 m, 5°10'13"N/75°10'13"W (e) 875 m, 5°10'23"N/75°40'07"W (e) 807 m, 5°10'20"N/75°40'39"W (e) 833 m, 5°13'43,0"N/75°46'39,0"W (e) 1583m] (**Barajas, et al., 2013**) (**Suaza-Vasco, et al., 2015**), [Chinchiná (Caldas) *4°59'23,51"N/75°35'57,21"W (e) 1.301 m, 4°59'29,0"N/75°35'23,8"W (e) 1.485 m, 4°59'24,0"N/75°35'57,6"W (e) 1.285 m] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**); [Solano (Caquetá) (cg) 0°4'16"N/72°26'48"W, (e) 250 m] (**Molina, et al., 2000**); [*Nuquí (Chocó) 5°37'42,9"N/77°24'25,9"W (e) 17 m]; [Soacha (Cundinamarca) (e) 1.600 m] (**Heinemann & Belkin, 1978**); [*Santa Marta (Magdalena) (cg) 11°16'27,7"N/73°51'43,7"W (e) 26 m]; [Restrepo (Meta) (e) 548 m] (**Komp, 1936**; **Antunes, 1937**), [Villavicencio (Meta) (e) 600 m] (**Antunes, 1937**); [San Vicente de Chucurí (Norte de Santander) (e) 400 m] (**Heinemann & Belkin, 1978**); [Alcalá (cg) *4°42'1,74"N/75°47'37,77"W (e) 1.200 m (Valle del Cauca)] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**), [Buenaventura (Valle del Cauca) (cg) 3°40'N/77°5'W (e) ~30 m] (**Barreto & Lee, 1969**). (N_ec) Tocones de guadua, agujero de árbol caído (*Ochroma* sp.), hoja de palma caída, cascaras vacías de cacao, axilas de platanillo (*Heliconia* sp.), cocos caídos. Cultivos de cacao y caucho; cultivos de guadua en áreas rurales; guadales en áreas urbanizadas; cultivos de coco; manglar con palmas y cocos caídos. Grupos de mosquitos adultos en hojas de palmeras, hojas y cortezas de árboles; adultos capturados con aspiradores bucales, trampa CDC, trampa Shannon y cebo humano; hembras picando a humanos durante el día. (Dg) Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guyana Francesa, Guatemala, Guyana, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago, Venezuela. (RE) Virus Aruac [Rhabdoviridae sin clasificar] (ARUV) (**WRBU, 2019**); virus Bussuquara [*Flavivirus*] (BSQV) (**Zavortink, et al., 1983**); virus Cocal [*Vesiculovirus*] (COCV) (**WRBU, 2021**); virus Dengue [*Flavivirus*] (DENV), (**WRBU, 2019**); virus Ilhéus [*Flavivirus*] (ILHV), (**Zavortink, et al., 1983**); virus Pixuna [*Alphavirus*] (PIXV), Brasil (**Shope, et al., 1964**); virus Trinita [*Orthobunyavirus*] (TNTV) (**Zavortink, et al., 1983**); virus Wyeomyia [*Bunyavirus*] (WYOV), Brasil (**Causey, et al., 1961**), Trinidad (**Aitken, et al., 1968**).

Trichoprosopon n. sp. aff. digitatum (D_COL) [Buenaventura (Valle del Cauca) (cg) 3°40'N/77°5'W (e) 30-40 m] (**Heinemann & Belkin, 1978**). (N_ec) Axilas de hojas de *Calathea* sp. y *Heliconia* sp. Criaderos en bosque húmedo. (Dg) Colombia.

Complejo *Trichoprosopon lampropus*

Trichoprosopon evansae Antunes. (Lt) Restrepo, Meta, Colombia. (D_COL) [Buenaventura (Valle del Cauca) (cg) 3°40'N/77°5'W (e) ~30 m] (**Barreto & Lee, 1969**). (N_ec) Adultos capturados durante el día, atraídos a humano. (Dg) Colombia, Venezuela.

Trichoprosopon evansae s.l. (D_COL) [Jardín (Antioquia) (gc) *5°35'06"N, 75°47'39"W (e) 2.044 m, 5°36'50"N/75°48'58"W (e) 2253-2413m] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**). (N_ec) Estados inmaduros en bráctees de bromelia y *Xanthosoma* sp. Adultos capturados con trampa Shannon y jama entomológica. (Dg) Colombia.

Trichoprosopon lampropus (**Howard, et al., 1913**). (Lt) Panamá (D_COL) [*Anapoima, (Cundinamarca) (e) ~700 m] [*La Mesa, (Cundinamarca) (e) ~700 m] (**Olano, et al., 2015**). (N_ec) Adultos capturados en periodos secos y lluviosos al interior de escuelas con aspirador eléctrico. (Dg) Brasil, *Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá.

Complejo *Trichoprosopon compressum*

Trichoprosopon compressum Lutz. (Lt) Sao Paulo, Brasil. (D_COL) [Apartadó (Antioquia) (cg) 7°53'7"N/76°35'45"W (e) 93m] (**Parra-Henao & Suárez, 2012**); [Anserma (Caldas) (cg) 5°10'13"N/75°40'45"W (e) 980 m, *5°10'34,7"N/75°40'52,1"W (e) 848 m] (**Suaza-Vasco, et al., 2015**); [Restrepo (Meta)] (**Antunes, 1937**; **Lane & Cerqueira, 1942**). (N_ec) Tallos y tocones de guadua. Coberturas de guadua cerca a potreros y cultivos de cítricos. Hembras adultas atraídas a cebo animal y picando a humanos. (Dg) Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Guyana, Panamá, Paraguay, Venezuela.

Otras especies de *Trichoprosopon*

(Sin relación conocida con los complejos de especies. Según **Zavortink** (1981) en su publicación de complejos de especies del género *Trichoprosopon*: "...a few of the species, as for example *Tr. lanei*, occupy isolated positions within the genus and do not appear to be particularly closely related to any other species.")

Trichoprosopon lanei (Antunes). (Lt) Restrepo, Meta, Colombia. (D_COL) [Restrepo (Meta) (e) ~600 m] (Antunes, 1937). (N_ec) Pupas en tocones de guadua, interior de selva en piedemonte (llanos orientales colombianos). Hembras atraídas a picar humanos durante el día. (Dg) Colombia, Ecuador.

Registro de distribución de dos nuevas especies de *Trichoprosopon*

Las dos nuevas especies del género *Trichoprosopon*, referidas en el presente documento como *Trichoprosopon* sp. n.e. A y *Trichoprosopon* sp. n.e. B, se encontraron en valles altoandinos de Colombia (elevaciones entre 1.300 y 2.515 y 2.000 m, respectivamente). Todos los estados inmaduros de los ejemplares de la especie *Trichoprosopon* sp. n.e. A se encontraron en tallos de guadua. Los sitios de cría fueron generalmente guaduales ubicados en pastizales (potreros), borde de bosque con guadua cerca de plantaciones de café y, en algunos casos, áreas urbanizadas con parches de guadua. La especie *Trichoprosopon* sp. n.e. A se encontró en 10 municipios pertenecientes a los departamentos de Antioquia (6 municipios), Caldas (2), Quindío (1) y Risaralda (1).

La especie *Trichoprosopon* sp. n.e. B se encontró también en un criadero natural, tipo fitotelmata. Se recolectaron larvas y pupas en axilas de la planta *Xanthosoma* sp. (Araceae) en una zona verde arborizada localizada a 400 m de la cabecera municipal de Jericó (Antioquia). Los estados inmaduros se criaron en el laboratorio de fisiología de insectos – Insectario de la Universidad Nacional de Colombia (sede Medellín) donde se obtuvo un macho, dos hembras adultas y una larva que se preservó en bioetanol ETOH 80 % (instar IV).

Los registros de los sitios de muestreo donde se encontraron ambas especies, así como algunas anotaciones ecológicas del sitio de cría, se presentan a continuación:

***Trichoprosopon* sp. n.e. A** (Lt) Jardín, Antioquia, Colombia. (D_COL) [*Ciudad Bolívar (Antioquia) (cg) 5°47'51,8"N/76°3'45,1"W (e) 1827m], [*Fredonia (Antioquia) (cg) 5°56'57,4"N/75°39'43,4"W (e) 1640m], [*Itagüi (Antioquia) (cg) 6°10'00,6"N/75°37'43,7"W (e) 1627m], [Jardín (Antioquia) (cg) 5°36'49,0"N/75°48'57,0"W (e) 2.253 m, *5°34'58,04"N/75°47'37,43"W (e) 2.024 m, *5°35'3,04"N/75°46'6,13"W (e) 2.419 m, *5°35'5,66"N/75°47'37,64"W (e) 2.032 m, *5°35'15"N/75°49'51,6"W (e) 1.702 m, *5°37'03,6"N/75°50'33,3"W (e) 1961m] (Suaza-Vasco, et al., 2015), [*Jericó (Antioquia) (cg) 5°47'10,34"N/75°47'22"W (e) 1.970 m, 5°47'37,49"N/75°47'5,71"W (e) 2.018 m, 5°47'36,61"N/75°47'5,61"W (e) 2.044 m], [*Sabaneta (Antioquia) 06°09'02"N/75°36'43"W (e) 1.596 m]; [*Chinchiná (Caldas) (cg) 4°59'23,5"N/ 75°35'57,2"W (e) 1.301 m, 4°59'24,0"N/75°35'57,6"W (e) 1.320 m], [*Manizales (Caldas) (cg) 5°05'34,7"N/75°32'23,7"W (e) 1.910 m]; [*Salento (Quindío) (cg) 4°37'50,15"N/75°28'8,07"W (e) 2.515 m]; [Pueblo Rico (Risaralda) (cg) 5°13'55,11"N/ 76°1'46,82"W (e) 1.472 m]. (N_ec) Tocones y entrenudos de guadua. Guaduales cercanos a bosques, potreros y cultivos de café en zonas rurales. Guaduales en zonas urbanas (ej. placas deportivas, urbanizaciones, instituciones educativas). (Dg) Colombia.

***Trichoprosopon* sp. n.e. B** (Lt) Jericó, Antioquia, Colombia. (D_COL) [*5°47'18,3"N/75°47'26,14"W (e) 2002m]. (N_ec) Estados inmaduros en brácteas de *Xanthosoma* sp. (N_ec) Plantas de *Xanthosoma* en canal o dique de casa rural, cerca de potrero y área boscosa. (Dg) Colombia.

Las descripciones completas de ambas especies se están haciendo con el apoyo de especialistas en el género y serán publicadas oficialmente en revistas especializadas en taxonomía de Culicidae.

Discusión

El descubrimiento de dos nuevas especies de *Trichoprosopon* en Colombia corrobora las observaciones hechas por **Zavortink** (1981), quien menciona que podría haber, por lo menos, 21 especies dentro del rango de distribución del género y que existen muchas otras sin describir. Según la lista de especies válidas de **Harbach** (2013) y el catálogo sistemático de Culicidae (**WRBU**, 2019), actualmente solo hay 13 especies formalmente reconocidas para *Trichoprosopon* y dos *nomina dubia* (especies no reconocidas por falta de evidencia que valide su estatus como tales). Estas últimas aparecen nombradas como *Tr. cotopaxense* con localidad tipo en Ecuador y *Tr. hyperleucum* con localidad tipo en Perú.

Dentro de los complejos de especies hay casos de distribución alopátrica, presentándose esta situación en Colombia (Zavortink, com. pers.). Otras pueden encontrarse en simpatria, por ejemplo, *Tr. digitatum* puede ocupar los mismos lugares de especies como *Tr. compressum* (**Heinemann & Belkin**, 1978).

En el caso de Colombia, se tiene conocimiento de por lo menos dos especies más para el género, una similar a *Tr. andinum* y la otra que pertenece al grupo del complejo *Tr. pallidiventer*, ambas aparentemente presentes en la costa Pacífica colombiana (Zavortink y Porter, com. pers.).

En una reciente publicación de la lista de especies de mosquitos de Colombia, **Rozo-López y Mengual** (2015) registraron seis especies para el género *Trichoprosopon*. Durante ese mismo año, en un estudio de vigilancia entomológica realizado en escuelas del departamento de Cundinamarca, se registró por primera vez en Colombia la especie *Tr. lampropus* (**Olano, et al.**, 2015). En la presente lista se incluyó ese reporte más los de especies que están en proceso de descripción, denominadas *Trichoprosopon* sp. n.e. A y *Trichoprosopon* sp. n.e. B. Ambas han sido consideradas como nuevas especies a partir de observaciones morfológicas como la distribución y el número de setas presentes en larva y pupa, los patrones de coloración de las escamas en adultos y las proporciones de tamaño de apéndices corporales, así como de la genitalia del macho. También se resalta la presencia de nuevos registros de dos grupos de mosquitos nombrados como *Tr. pallidiventer* s.l. (**Figura 1**) y *Tr. evansae* s.l. El primero exhibe diferencias morfológicas en la genitalia

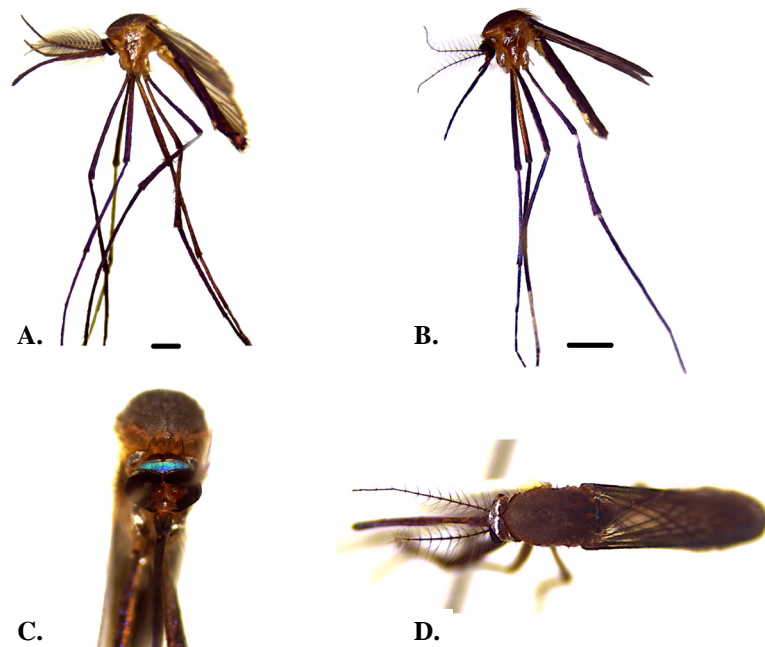


Figura 1. Ejemplares adultos de dos especies de importancia médica: **A)** *Tr. pallidiventer* s.l. **B, C y D)** *Tr. digitatum* s.l. (vista lateral, vista frontal, vista dorsal). La barra de escala para A y B equivale a 1mm.

del macho con respecto a la forma *Tr. pallidiventer* s.s. y, en ambos casos, en los patrones de coloración del adulto comparados con las descripciones en las claves taxonómicas disponibles. No se incluyó el registro de *Tr. espini* del trabajo de **Molina, et al.** (2000) en el parque de Chiribiquete, Colombia, ya que no es una especie válida para el género, pues pertenece al género *Isostomyia*, el cual estaba considerado anteriormente como un subgénero de *Runchomyia* (**Zavortink, 1979**). El estatus del género y algunos estudios morfológicos de los estados inmaduros pueden verse en **Harbach & Peyton** (1993).

A pesar de la importancia médica de *Trichoprosopon* hay pocos trabajos con registros actualizados de la distribución y ecología de estos mosquitos en territorio colombiano. A partir de la revisión de la literatura se constató que muchas áreas nunca habían sido exploradas para verificar la presencia de estas especies, o sus registros eran de hace más de 30 años. Áreas geográficas como los valles interandinos del Cauca y Magdalena, las zonas costeras y de manglar del municipio de Nuquí (Chocó) y los ecosistemas cafeteros de la Sierra Nevada de Santa Marta, de Antioquia y del Valle del Cauca, son nuevos aportes para el rango de distribución de *Trichoprosopon* en Colombia. Todas estas localidades tienen en común actividades de turismo, ecoturismo y agricultura, además de presentar criaderos del tipo de plantas fitotelmata (por ejemplo, cáscaras de cacao, cáscaras de coco, brácteas de bromelia, y brácteas de heliconia) para el desarrollo de los estados inmaduros de este grupo de mosquitos.

Se resalta la presencia de *Tr. digitatum* (**Figura 1**), especie reconocida como la de mayor importancia médica del género, altamente antropofílica y con actividad de picadura diurna. A pesar de que la tribu Sabethini ha sido relacionada con mosquitos selváticos y rurales, esta especie puede encontrarse habitando ambientes domésticos y peridomésticos (**Zavortink, et al., 1983**). Otras especies como *Tr. compressum* y *Tr. pallidiventer* se han reportado colonizando neumáticos abandonados a la intemperie, lo que se ha considerado como un indicativo de plasticidad genética que, eventualmente, podría haber conducido a su domesticación (**Lopes, 1997**). En el caso de Colombia, *Tr. digitatum* ha sido previamente observada en áreas periurbanas del departamento del Valle del Cauca (González, com. pers.). En el presente estudio se encontró en ambientes urbanos de los municipios de Sabaneta y Envigado. En el primer caso, en la zona verde de la Casa de la Cultura La Barquereña, con presencia de guaduales (**Figura 2**), heliconias y vegetación riparia, donde la especie se asoció a los cortes de tallos de guadua (tocones de *Guadua angustifolia*). En el segundo caso se encontró un adulto a menos de 20 metros de un guadual localizado en el jardín de una casa en un vecindario de la zona urbana del municipio de Envigado. Lo anterior confirma que este vector potencial de arbovirus está presente tanto en áreas rurales como en zonas urbanas de diferentes municipios de Colombia, asociada principalmente a



Figura 2. Criaderos de estados inmaduros de *Trichoprosopon* tipo fitotelmata: **A)** Guadual con criaderos naturales (tallos de guadua o tocones) en el eje cafetero (Antioquia). **B)** Residuos de cosecha de cultivo de coco en el municipio de Nuquí (Chocó)

guadales. En zonas costeras, donde generalmente hay presencia de palma de coco (*Cocos nucifera*), el principal criadero correspondió a residuos de cosecha de coco y cocos caídos, tal como se observó en Nuquí (Chocó) y Santa Marta (Magdalena) (**Figura 2**).

Se ha sugerido que la predilección de las fitotelmatas por parte de los mosquitos está relacionada con características bióticas y abióticas, incluidas la forma y dimensiones del espacio, además de las condiciones fisicoquímicas del agua almacenada (**Reyes-Lugo, 2002**). En este sentido, se evidencia la falta de muestreos en áreas semiurbanas y urbanas alteradas con cambios “recientes” (últimas tres décadas) en el uso del suelo y en el tipo de cobertura vegetal.

En Colombia el uso de la guadua en los ecosistemas cafeteros y su cultivo comercial, así como las actividades de ecoturismo, facilitan sin duda el contacto humano-vector generando un riesgo potencial relacionado con las especies que la habitan, como es el caso de *Tr. digitatum* y *Tr. pallidiventer*. No obstante, en el país no se han hecho estudios recientes de detección de arbovirus en el género y en las especies previamente reportadas como vectores potenciales, los cuales son pertinentes si se considera el hallazgo de infecciones en humanos por virus encontrados anteriormente en estos mosquitos, considerados de la mayor importancia para la salud animal y humana (**Milhim, et al., 2020**).

Esta lista de especies contribuye al conocimiento sobre la presencia y distribución del género *Trichoprosopon* en el país e incluyó una revisión de los caracteres taxonómicos morfológicos para la identificación y separación de las especies, así como aspectos poco conocidos en torno a los criaderos y notas ecológicas de las especies. Se espera que sea una base para la continuación de trabajos sobre este género y sobre la tribu, y de géneros como *Johnbelkinia* y *Shannoniana*, los cuales pueden estar en simpatria con él.

Agradecimientos

A los grupos de investigación, instituciones y organizaciones con las cuales se han realizado estudios para conocer la fauna de mosquitos en diferentes partes de Colombia: *Center for Diseases Control and Prevention* (CDC) y el Grupo de Sistemática Molecular (Universidad Nacional de Colombia), con el apoyo de los grupos PECET y GEM (Universidad de Antioquia). A Charles Porter, quien motivó y acompañó el estudio de mosquitos en fitotelmata en el país, así como a Ranulfo Gonzáles y Marta Wolff, por sus importantes aportes en la revisión de trabajos sobre la tribu Sabethini. A Alejandra Clavijo por su contribución en la edición de las figuras del documento.

Contribución de los autores

SUS: revisión de literatura de distribución del género *Trichoprosopon*, escritura y revisión del documento, revisión de virus asociados a las especies de *Trichoprosopon*; JDS: diseño y ejecución del muestreo de mosquitos en campo, revisión de claves taxonómicas de Culicidae, registro fotográfico, identificación taxonómica, y escritura del documento.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

Referencias

- Aitken, T.H., Spence, L., Jonkers, A.H., Anderson, C.R.** (1968). Wyeomyia virus isolations in Trinidad, West Indies. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **17**: 886-888.
- Antunes, P.C.A.** (1937). Informe sobre una investigación entomológica realizada en Colombia. *Revista Facultad de Medicina de Bogotá.* **6**: 365-387.
- Arévalo-Cepeda, Y.P., Bogotá-Sierra, M.A., Cortés-Pirazán, L.J., Sierra-Vargas, A.C., Moscoso, J.M., Méndez, W.A.** (2017). Virus mayaro: un arbovirus que amenaza a Colombia. *Revista de Medicina e Investigación UAE.* **5** (2): 98-108.
- Arredondo-García, J.L., Méndez-Herrera, A., Medina-Cortina, H.** (2016). Arbovirus en Latinoamérica. *Acta pediatri. Mex.* **37** (2): 111-131.

- Badii, M., Garza, V., Landeros, J., Quiroz, H.** (2006). Diversidad y relevancia de los mosquitos. *Cultura Científica y Tecnológica*. **3** (13): 4-16.
- Barajas, J., Suaza, J.D., Torres, C., Rua-Urbe, G., Uribe, S., Porter, C.H.** (2013). Mosquitos (Diptera: Culicidae) asociados a guadua en los municipios de Anserma, Hispania y Jardín, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*. **39** (1): 132-140.
- Barreto, P. & Lee, V.** (1969). Artrópodos hematófagos del río Raposo, Valle, Colombia. *Caldasia*. **10** (49): 407-440.
- Belkin, J.N.** (1952). The entomology of the chaetotaxy of immature mosquitoes and a revised nomenclature for the chaetotaxy of the pupa. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. **54** (3): 115-130.
- Belkin, J.N., Schick, R.X., Galindo, P., Aitken, T.H.G.** (1969). Mosquito studies (Diptera: Culicidae). I. A project for a systematic study of the mosquitoes of Middle America. *Contribution of the American Entomological Institute*. **1** (2):1-17.
- Belkin, J.N., Schick, R.X., Heinemann, S.J.** (1971). Mosquitoes originally described from Brazil. *Contributions of the American Entomological Institute*. **7** (5): 6-9.
- Causey, O.R., Causey, C.E., Maroja, O.M., Macedo, D.G.** (1961). The isolation of arthropod-borne viruses, including members of two hitherto undescribed serological groups, in the Amazon region of Brazil. *Am J Trop Med Hyg.* **10**: 227-249. Doi: 10.4269/ajtmh.1961.10.227
- Clark, G. & Darsie, Jr.** (1983). The Mosquitoes of Guatemala. *Mosquito Systematics*. **15** (3): 151-284.
- Da Costa Lima, A.** (1931). Nota sobre Sabethineos do grupo Joblotia (Diptera: Culicidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. **25** (1): 65-71.
- da Silva, A.F., Machado, L.C., de Paula, M.B.** (2020). Culicidae evolutionary history focusing on the Culicinae subfamily based on mitochondrial phylogenomics. *Sci Rep*. **10**: 18823. Doi: 10.1038/s41598-020-74883-3
- de Rodaniche, E. & Galindo, P.** (1961). Isolation of the virus of Ilheus encephalitis from mosquitoes captured in Panama. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **10**: 393-394.
- De Souza-Lopes, O., de Abreu Sacchetta, L., Fonseca, I. E., Lacerda, J.P.** (1975). Bertioga (Guama group) and Anhembi (Bunyamwera group), two new arboviruses isolated in São Paulo, Brazil. *Am J Trop Med Hyg.* **24** (1): 131-134. Doi: 10.4269/ajtmh.1975.24.131.
- Espinal, M.A., Andrus, J.K., Jauregui, B., Hull Waterman, S., Morens, D.M., Santos, J.I., Horstick, O., Francis, L.A., Olson, D.** (2019). Emerging and Reemerging Aedes-Transmitted Arbovirus Infections in the Region of the Americas: Implications for Health Policy. *Am J Public Health*. 2019: e1-e6. <https://doi.org/10.2105/AJPH.2018.304849>
- Failloux, A.B.** (2018). Les moustiques vecteurs d'arbovirus: une histoire sans fin [Mosquitoes as vectors of arboviruses: an endless story]. *Biologie Aujourd'hui*. **212** (3-4): 89-99.
- Figueiredo, M.L. & Figueiredo, L.T.M.** (2014). Emerging alphaviruses in the Americas: Chikungunya and Mayaro. *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* **47** (6): 677-683.
- Forattini, O.** (2002). *Culicidologia Médica Vol. 2: Identificação, Biologia, Epidemiologia*. São Paulo, Brasil: Editora da Universidade de São Paulo. 864 p.
- Gaffigan, T. & Pecor, J.** (1997). Collecting, rearing, mounting and shipping mosquitoes. *Walter Reed Biosystematic Unit, Division of Entomology, Walter Reed Army Institute of Research*. 8 p.
- Galindo, P., Srihongse, S., Rodaniche, E., Grayson, M.** (1966). An ecological survey for arboviruses in Almirante, Panama, 1959-1962. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. **15** (3): 385-400.
- González, R. & Carrejo, N.** (2009). Introduction to the taxonomic study of *Anopheles* from Colombia. Cali, Colombia: Universidad del Valle. 260 p.
- Gubler, D.J.** (2002). The global emergence/resurgence of arboviral diseases as public health problems. *Archives of Medical Research*. **33** (4): 330-432.
- Guimarães, A.E., Gentile, C., Lopes, C.M., Mello, R.** (2000). Ecology of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in areas of Serra do Mar State Park, State of São Paulo, Brazil. III - daily biting rhythms and lunar cycle influence. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. **95** (6): 753-760.
- Harbach, R.E.** (2007). The Culicidae (Diptera): a review of taxonomy, classification and phylogeny. *Zootaxa*. **1668**: 591-688.
- Harbach, R.E.** (2013). Mosquito Taxonomic Inventory. Fecha de consulta: 21 de marzo de 2019. Disponible en: <http://mosquito-taxonomic-inventory.info/>
- Harbach, R.E., Knight, K.L.** (1980). *Taxonomists' glossary of mosquito anatomy*. New Jersey, E.E. U.U: Plexus Publishing, Inc. 413 p.

- Harbach, R.E. & Peyton, E.L.** (1993). Morphology and evolution of the larval maxilla and its importance in the classification of the Sabethini (Diptera: Culicidae). *Mosquito Systematics*. **25**: 1-16.
- Heinemann, S.J. & Belkin, J.N.** (1978). Collections Records of the Project "Mosquitoes of Middle America" 12. Colombia (COA, COB, COL, COM). *Mosquitoes Systematics*. **10** (4): 493-539.
- Kramer, L.D. & Kilpatrick, A.M.** (2010). Unraveling a complex transmission cycle: implications for control. 191-202 p. P.W. Atkinson (ed.) *Vector biology, ecology and control*. Springer Science+Bussines Media B.V.
- King, A.M.Q., Adams, M.J., Carstens, E.B., Lefkowitz, E.J.** (2011). *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. San Diego, E.E.U.U: Elsevier.
- Komp, W.H.W.** (1936). An annotated list of the mosquitoes found in the vicinity of an endemic focus of yellow fever in the republic of Colombia. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. **38** (4): 57-70.
- Lane, J.** (1953). *Neotropical Culicidae. Volume II*. Sao Paulo, Brasil: University of Sao Paulo. 1111 p.
- Lane, J. & Cerqueira, N.L.** (1942). Os Sabetíneos da América (Diptera: Culicidae). Sao Paulo, Brasil: Arquivos de Zoologia de Sao Paulo. 473-849 p.
- Leví-Castillo, R.** (1953). Dos especies nuevas de mosquitos de la sierra ecuatoriana (Diptera: Culicidae). *Revista Ecuatoriana de Entomología y Parasitología*. **1** (4): 63-70.
- Linthicum, J.K., Anyamba, A., Chretien, J., Small, J., Tucker, C.J., Britch, S.C.** (2010). The role of global climate patterns in the spatial and temporal distribution of vector-borne disease. 3-13 p. P.W. Atkinson (ed.) *Vector biology, ecology and control*. Springer Science+Bussines Media B.V.
- Lopes J.** (1997). Ecologia de mosquitos (Diptera: Culicidae) em criadouros naturais e artificiais de área urbana do Norte do Estado do Paraná, Brasil. V. Colecta de larvas em recipientes artificiais instalados em mataciliar. *Rev Saúde Pública*. **31**: 370-7.
- Marcondes, C.B., Fernandes, A., Paterno, U., Müller, G.A., Pinho, L.C., Struffaldi, D.V.** (2003). New records of mosquitoes from the southern Brazilian states of Santa Catarina and Rio Grande do Sul, with 18 species new for the States (Diptera: Culicidae). *Zootaxa*. **347**: 1-6.
- Medeiros-Sousa, A.R., Fernandes, A., Ceretti-Junior, W.** (2017). Mosquitoes in urban green spaces: using an island biogeographic approach to identify drivers of species richness and composition. *Scientific Reports*. **7**: 17826. Doi: 10.1038/s41598-017-18208-x
- Milhim, B., Estofolete, C.F., Rocha, L., Liso, E., Brienze, V., Vasilakis, N., Terzian, A., & Nogueira, M.L.** (2020). Fatal Outcome of Ilheus Virus in the Cerebrospinal Fluid of a Patient Diagnosed with Encephalitis. *Viruses*. **12** (9): 957. Doi: 10.3390/v12090957
- Molina, J., Hildebrand, P., Olano, V., Muñoz de Hoyos, P., Barreto, M., Guhl, F.** (2000). Fauna de insectos hematófagos del sur del Parque Natural Nacional Chiribiquete, Caquetá, Colombia. *Biomédica*. **20** (4): 314-326.
- Natal, D., Urbinatti, P.R., Marucci, D.** (1998). Arbovirus vector ecology in the brazilian coastal range system. En Travassos da Rosa, A. P. A., Vasconcelos, P. F.C. Travassos da Rosa, J.F.S. (Eds.). *An overview of arbovirology in Brazil and neighbouring countries. Part 3: Control of vectors and ecology of arboviruses* (pp. 233-247). Belém, Brasil: Instituto Evandro Chagas.
- Navarro, J.C. & Machado-Allison, C.E.** (1995). Aspectos Ecológicos de *Sabethes chloropterus* Humboldt (Diptera: Culicidae) en un bosque húmedo del Edo. Miranda, Venezuela. *Boletín Entomológico de Venezuela*. **10** (1): 91-104.
- Navarro, J.C., Carrera, J.P., Liria, J., Auguste, A.J., Weaver, S.C.** (2017). Alphaviruses in Latin America and the Introduction of Chikungunya Virus. En: Ludert J., Pujol F., Arbiza J. (Eds.), *Human Virology in Latin America* (pp. 169-192). Cham, Switzerland: Springer.
- Olano, V.A., Matiz, M. I., Lenhart, A., Cabezas, L., Vargas, S.L., Jaramillo, J.F., Sarmiento, D., Stenström, T.A., Overgaard, H.J.** (2015). Schools as Potential Risk Sites for Vector-Borne Disease Transmission: Mosquito Vectors in Rural Schools in Two Municipalities in Colombia. *J American Mosquito Control Association*. **31** (3): 212-22.
- Parra-Henao, G. & Suárez, L.** (2012) Mosquitoes (Diptera: Culicidae) as potential arbovirus vectors at the Urabá region, north-occident of Colombia. *Biomédica*. **32**: 252-262.
- Reinert, J.F.** (2009). List of abbreviations for currently valid generic-level taxa in family Culicidae (Diptera). *European Mosquito Bulletin*. **27**: 68-76.
- Reyes-Lugo, M.** (2002). Notas sobre la biología del mosquito *Trichoprosopon digitatum* Rondani, 1848 en criaderos artificiales al sur del Estado Bolívar, Venezuela. *Revista Acta Biologica Venezuelica*. **22** (4): 67-70.

- Roberts, D.R., Hoch, A.L., Peterson, N.E., Pinheiro, F.D.P.** (1981). Programa multidisciplinario de vigilancia de las enfermedades infecciosas en zonas colindantes con la Carretera Transamazónica en Brasil. IV. Estudio entomológico. Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana. **91**: 379-400.
- Romeo-Aznar, V., Paul, R., Telle, O., Pascual, M.** (2018). Mosquito-borne transmission in urban landscapes: the missing link between vector abundance and human density. Proc. R. Soc. **285** (1884): 20180826. Doi: 10.1098/rspb.2018.0826.
- Rosero-García, D., Bickersmith, S., Suaza-Vasco J.D., Porter, C.H., Correa, M., Conn, J., Uribe-Soto, S.I.** (2017). Molecular operational taxonomic units of mosquitoes (Diptera: Culicidae) collected in high Andean mountain ecosystems of Antioquia, Colombia. Zootaxa. **4277**: 369-385.
- Rozo-López, P. & Mengual, X.** (2015). Updated list of the mosquitoes of Colombia (Diptera: Culicidae). Biodiversity data journal. **3**: e4567. Doi:10.3897/BDJ.3.e4567
- Ruiz, M.O., Cháves, L.F., Hamer, G.L.** (2010). Local impact of temperature and precipitation on West Nile virus infection in *Culex* species mosquitoes in northeast Illinois, USA. Parasites Vectors. **3** (1):19. Doi: 10.1186/1756-3305-3-19
- Schlesinger, R.W.** (1980) The Togaviruses. New York, E. E. U. U: Academic Press. 687 p.
- Shope, R.E., Causey, O.R., De Andrade, A.H.** (1964). The Venezuelan equine encephalomyelitis complex of group an arthropod-borne viruses, including mucambo and pixuna from the amazon region of Brazil. Am. J. Trop. Med. Hyg. **13**: 723-727.
- Suaza-Vasco, J., López-Rubio, A., Galeano, E., Uribe, S., Vélez, I., Porter, C.** (2015). The Sabethines of Northern Andean Coffee-Growing Regions of Colombia. Journal of American Mosquito Control Association. **31** (2): 125-134.
- Ulloa, G.A.** (2019). Biodiversidad de mosquitos y vectores de enfermedad. Revista Biomédica. **30** (3): 103-104.
- Venegas, E.A., Aguilar, P.V., Cruz, C., Guevara, C., Kochel, T.J., Vargas, J., Halsey, E.S.** (2012). Ilheus virus infection in human, Bolivia. Emerging infectious diseases. **18** (3): 516-518. Doi: 10.3201/eid1803.111486.
- Walter Reed Biosystematics Unit (WRBU).** (2019) Systematic catalog of Culicidae. Fecha de consulta: 27 de marzo de 2019. Disponible en: http://www.mosquitocatalog.org/species/species_profile.asp?ID=3425
- Yanoviak, S.P., Paredes, J.E., Lounibos, L.P., Weaver, S.C.** (2006). Deforestation alters phyto-telm habitat availability and mosquito production in the Peruvian Amazon. Ecol Appl. **16**: 1854-1864.
- Zavortink, T.J.** (1979). Mosquito Studies (Diptera, Culicidae). XXXV. The new sabethine genus *Johnbelkinia* and a preliminary reclassification of the composite genus *Trichoprosopon*. Contr. Am. ent. Inst. **17** (1): 1-61.
- Zavortink, T.J.** 1981. Species complexes in the genus *Thicho-prosopon*. Mosquito Systematics. **13** (1): 82-85.
- Zavortink, T., Roberts, D., Hoch, A.** (1983). *Trichoprosopon digitatum*: morphology, biology, and potential medical importance. Mosquito System. **15**: 141-149.

Ciencias del comportamiento

Artículo de revisión

Psicología en el siglo XXI

Psychology in the 21st century

 **Fernando Cárdenas P.**

Laboratorio de Neurociencia y Comportamiento, Departamento de Psicología, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Artículo de posesión para admisión, como miembro correspondiente a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Resumen

El enorme avance en el desarrollo científico-tecnológico característico de las últimas décadas ha ocasionado grandes cambios en el pensamiento cotidiano y en la aproximación a los problemas teóricos. El que más ha afectado a la Psicología es la posibilidad de explicar los procesos psicológicos en términos neurobiológicos. Ya desde el nacimiento mismo de la disciplina en 1864, con los trabajos de Paul Broca, según algunos, o en 1879, con la creación del primer laboratorio de Psicología por Wilhelm Wundt, según otros, hubo una tímida tendencia a la adopción de posiciones materialista-monistas para el estudio de los fenómenos psicológicos. Pero solo hasta hace relativamente poco se comenzaron a dar pasos certeros en esta dirección, pues no existían las herramientas tecnológicas, matemáticas e informáticas necesarias para la integración teórica de los datos obtenidos en la experimentación. En este escrito se hace inicialmente una breve contextualización del origen de la Psicología, intentando definir sus problemas principales y las metodologías propuestas en un comienzo y a continuación se ofrecen algunos ejemplos de la forma en que los desarrollos tecnológicos en neurociencia se han venido integrando al campo de la Psicología; por último, se plantea que el futuro de la disciplina parece estar construyéndose a partir de la inclusión de sus problemas, preguntas y metodologías en el marco de la neurociencia.

Palabras clave: Psicología; Psicobiología; Ciencia natural; Comportamiento; Neurociencia comportamental.

Abstract

The enormous progress in scientific and technological development characteristic of the last decades has brought about major changes in everyday thinking and in the approach to theoretical problems. One that has most affected psychology is the possibility of explaining psychological processes in neurobiological terms. From the very birth of psychology in 1864, with the work of Paul Broca, according to some, or in 1879, with the founding of the first Psychology laboratory by Wilhelm Wundt, according to others, there was a timid tendency to adopt a materialistic-monistic approach to the study of psychological phenomena. But it is only until recently that we have begun to advance in this direction because the technological, mathematical, and computer tools required for the theoretical integration of the data from experimentation were not yet available. Here I offer a brief contextualization of the origin of psychology seeking to define its main problems and the methodologies initially proposed. Then, I give some examples of the integration of technological developments in neuroscience with knowledge in psychology, and finally, based on this integration I explain how the future of the discipline would develop from the insertion of its problems, questions, and methodologies within the framework of neuroscience.

Keywords: Psychology; Psychobiology; Natural sciences; Behavior; Behavioral neuroscience.

Citación: Cárdenas P. F. Psicología en el siglo XXI. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):651-665, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1432>

Editor: Rubén Ardila

Correspondencia:

Fernando Cárdenas P.;
lucarden@uniandes.edu.co

Recibido: 13 de marzo de 2021

Aceptado: 3 de julio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

A todos los forjadores de las bases de la Psicología científica

Introducción

El 2020 será recordado como uno de los años en que fue necesario afrontar los más grandes cambios sociales, políticos, ideológicos y económicos, cuya incidencia en el ámbito personal, las rutinas diarias, la percepción del propio lugar en el contexto social, y el cuestionamiento de la propia valía, ha sido mayúscula. Todo esto, aunado indiscutiblemente al sentimiento general de peligro de contagio, se ha traducido en el aumento de casos de estrés, ansiedad y depresión.

Dicha situación ha dejado en evidencia la falta de un conocimiento claro sobre los mecanismos cerebrales que median en procesos que van desde la percepción de las situaciones externas hasta los cambios neuroquímicos responsables de los estados emocionales de ansiedad, desasosiego, pérdida de la sensación de control, depresión, etc.

Naturalmente, el vacío en la explicación de tales fenómenos no se debe a falta de conocimientos sobre el funcionamiento nervioso, pues es mucho lo que hoy sabemos de la actividad cerebral, ni tampoco a falencias en la descripción de los procesos psicológicos implicados, sino, al parecer, y principalmente, a la ausencia de esfuerzos para integrar decidida y explícitamente los campos de la neurociencia y la Psicología. Desafortunadamente, esta falta de interés es más evidente entre los profesionales de la Psicología, ya que aún hoy hay quienes temen que su campo y objeto de estudio se diluyan en el conocimiento de la neurociencia y declaran abiertamente que la neurociencia y la Psicología son dos disciplinas diferentes, separadas y sin marcos comunes.

Un breve viaje por la historia de la Psicología es suficiente para ilustrar los dos puntos centrales que guían este artículo: primero, que la Psicología hace parte integral del pensamiento humano en todas las épocas y, por lo tanto, los intentos de explicación de los fenómenos que le son propios siempre han estado en consonancia con el momento histórico, y, segundo, que su campo de estudio y su problemática deben abordarse enteramente desde la lógica de las ciencias naturales, porque, en principio, somos organismos biológicos, regidos por las leyes aplicables a otras especies, con muchas de las cuales compartimos los principios anatómicos y fisiológicos básicos. Incluso aspectos que antaño considerábamos “exclusivamente humanos”, como la consciencia, la moral, la ética, el sentido de justicia, la cooperación o la autopercepción, se han podido evidenciar ya en muchas otras especies (de Waal, 2021, 2019; Webb, *et al.*, 2017; Buttelmann, *et al.*, 2017; Krupenye, *et al.*, 2016; León & Cardenas, 2011).

En este sentido, cabe mencionar que el estudio de los problemas clásicos de la Psicología a la luz de la teoría de la evolución, tanto en sus versiones darwinistas iniciales como en los actuales desarrollos en genética molecular y epigenética, permite una visión más amplia, compleja y realista. Para acceder a un panorama completo sobre la forma en que la teoría evolucionista influyó en la Psicología, se recomienda la lectura de “Darwin y la Psicología” publicado por Ardila (1977). Como lo menciona Papini (2011), una de los grandes aportes de las ideas de Darwin a la Psicología fue la posibilidad de contemplar el comportamiento humano desde una perspectiva evolutiva y como parte de un *continuum* filogenético.

En este marco, el objetivo del artículo no fue hacer una revisión de la historia de la Psicología científica, para lo cual el lector interesado puede consultar el artículo de Ardila (2007), sino ofrecer una breve contextualización de los inicios del pensamiento científico en Psicología para comprender mejor ese pasado desde el cual sea dable proyectar un posible futuro.

El origen de la psicología como disciplina

Diversos autores han situado el origen de la Psicología en dos posibles momentos: el que la mayoría de la comunidad académica acepta lo remonta a 1879, cuando Wilhelm Wundt funda el primer laboratorio de Psicología experimental en la Universidad de

Leipzig (Alemania). El trabajo de Wundt no fue un esfuerzo aislado, ya que se basó en el de otros importantes pensadores: su maestro Hermann von Helmholtz, médico con profundo interés en la fisiología; Gustav Theodor Fechner, médico con interés en la física y los aspectos psicológicos que situaba el ámbito psicológico en igualdad de condiciones que el físico, y Ernst Heinrich Weber, también médico, interesado en la medición de los umbrales perceptuales, quien contribuyó significativamente a la cuantificación de la percepción. Fechner y Weber también son considerados, por separado, como iniciadores de la Psicología (**Marx & Hillix, 1980**).

Quizá la mayor contribución de Wundt fue rescatar los fenómenos psicológicos del seno de la filosofía y de la religión, al que habían sido relegados por influencia del pensamiento cartesiano y de la iglesia católica (**Beltrán, 2009**). La idea fundamental de Wundt era proponer la Psicología como la ciencia de la mente, la cual debía estudiarse con base en la metodología científica, lejos de la metafísica (**Caparrós, 1976**). Así abrió la puerta a la medición y la cuantificación de los fenómenos psicológicos, alejándolos de las explicaciones por interpretación personal o por autoridad (**Fierro, 1982**) y permitiéndoles, de esta forma, su entrada a la ciencia. La gran expansión del pensamiento de Wundt ayudó a la creación de muchos laboratorios alrededor del mundo, promoviendo un gran interés en la visión experimental y científica de los fenómenos psicológicos.

Para algunos otros autores el momento de inicio de la Psicología, específicamente de la neuropsicología, se sitúa quince años antes de la fundación de aquel laboratorio, es decir en 1864, con la presentación de un caso de afasia expresiva (el famoso caso del paciente Luis Victor Leborgne, más conocido como “Tan”) que hizo Paul Broca ante la Sociedad de Antropología de París (**Domansky, 2013**). El trabajo de Broca tuvo un impacto inmenso, pues constituyó la primera evidencia clara del asiento cerebral de una función tan característicamente humana como el lenguaje, dirimiendo así la pugna, en auge en aquel momento, entre localizacionistas y holistas (**Ardila & Rosselli, 2019; López, 2015**), dos posiciones casi irreconciliables sobre la forma de funcionamiento del cerebro.

Para los localizacionistas, encabezados por el alemán Franz Joseph Gall, el cerebro se organizaba a partir de múltiples estructuras corticales, cada una de ellas con su propia función, de forma que cada una de las actividades mentales podía ser relacionada con alguna estructura cortical particular (**Kolb & Whishaw, 2017**). Se recordará que una de las posiciones extremas de este localizacionismo fue la ampliamente desacreditada frenología, propuesta por el mismo Gall y por Johann Spurzheim (**Arias, 2018**), según la cual las prominencias en el cráneo se correlacionarían con aspectos específicos de la personalidad. Este punto de vista, coherente con la idea de una mente anclada a un cerebro, era visto con mucho escepticismo por algunos círculos filosóficos y religiosos, pues atentaba directamente contra la supuesta naturaleza “divina” de la mente (**Finger, 2000**). La evidencia actual muestra que por lo menos tres de los supuestos teóricos de la frenología (y por extensión, del localizacionismo) han demostrado su veracidad: 1) la mente (y el comportamiento) son productos de la actividad funcional del cerebro; 2) es posible rastrear la localización de funciones particulares en regiones específicas de la corteza cerebral, y 3) el cerebro no funciona como una masa desordenada, lo cual se desprende del anterior. Al respecto resulta interesante mencionar que, incluso hoy, hay quienes expresan el miedo de reducir la mente a la función cerebral y llegan a catalogar los estudios de neuroimagen funcional como una “neofrenología”, indicando con ello el rechazo abierto a la posibilidad del reduccionismo materialista de la mente a la función cerebral (**Cohen, 1996**).

Por su parte, los holistas, encabezados por el francés Pierre Flourens, declaraban que las funciones mentales correspondían en realidad a una acción global del cerebro, idea que anticipó el concepto de la “acción en masa” propuesto por Karl Lashley casi un siglo después, en 1929 (**López, 2011**). Es interesante señalar que estos dos conceptos surgieron a partir de equivocaciones metodológicas.

En el caso del holismo de Flourens, la selección de sus sujetos experimentales (palomas y conejos, en su mayoría), fue totalmente inadecuada, pues la ausencia de una corteza cerebral extensa y verdaderamente definida necesariamente imposibilitaba el hallazgo

de pruebas sustanciales en contra del localizacionismo. Además, resulta plausible que su trabajo, encomendado en 1822 directamente por Napoleón Bonaparte, estuviera dirigido específicamente a invalidar y desvirtuar la obra de Gall, a quien el emperador veía como un alemán peligroso para la cultura francesa (**Finger, 2000**).

En el caso de Lashley, la hipótesis de la acción en masa surgió como resultado de su fracaso en la búsqueda del engrama, es decir, de la ubicación de la memoria. Hoy en día es claro que tal fracaso se debió a que el método usado por Lashley – al igual que el de Flourens – carecía de toda precisión y lógica teórica. De hecho, estudios actuales con técnicas de mucha mayor precisión, como la optogenética combinada con la electrofisiología profunda, han permitido encontrar huellas mnémicas (engramas) con detalle (**Miry, et al., 2021; Iwasaki & Ikegaya, 2021; Yamamoto, et al., 2021; Sweis, et al., 2020; Park, et al., 2016**).

Así como sucedió con el pensamiento de Wundt, el trabajo de Broca también dio lugar a un sinnúmero de otras investigaciones que apoyaron la idea del estudio científico de los fenómenos psicológicos y su ubicación cerebral. Aproximadamente por la misma época se gestaba en Rusia un movimiento teórico que también concebía los fenómenos psicológicos como potencialmente explicables desde la ciencia. Se trataba de la escuela reflexológica rusa, de la cual los trabajos de Ivan Pavlov fueron los de mayor repercusión en el desarrollo de la Psicología de inicios y mediados del siglo XX.

Uno de los más influyentes gestores de esta visión reflexológica fue Ivan Mijailovich Sechenov, médico fisiólogo interesado especialmente en la función cerebral, quien fuera, al igual que Wundt, discípulo de Hermann von Helmholtz y, además, de Johannes Müller y de Emile DuBoi-Reymond. Sechenov, quien tuvo contacto cercano con los laboratorios de Psicología en Leipzig, ha sido considerado el fundador de la Psicología materialista en Rusia (**Frolov, 1980**). Fue autor del texto *Los reflejos del cerebro*, cuya lectura se recomienda, no sólo por tratarse de un texto clásico, sino también porque en sus páginas se pueden encontrar ideas “inspiradoras” que recogen mucho de su pensamiento acerca del funcionamiento cerebral como base del comportamiento animal, incluido el humano (**Sechenov, 1972**). Su pensamiento giraba en torno a la idea de que la Psicología podía ser una ciencia objetiva sólo si el psicólogo que la estudiaba era también un fisiólogo. Las ideas de Sechenov encontraron eco en el pensamiento de Vladimir Mijailovich Bechterev y de Ivan Pavlov.

El médico neurólogo Vladimir Bechterev, con su gran interés en la Psicología objetiva, fue uno de los hitos más importantes en estas etapas iniciales de la disciplina, y llegó a conclusiones similares a las de Ivan Pavlov, cuyo aporte al surgimiento de la Psicología es casi innecesario recordar, pues fue la base misma de la inclusión de la reflexología en la explicación del comportamiento (**Pavlov, 1927**), lo que influyó enormemente en la Psicología del siglo XX.

Así fue desarrollándose la Psicología objetiva, o Psicología científica, según algunos, en busca de una explicación del comportamiento humano apoyándose en la comprensión del comportamiento de otros animales, por un lado y, por el otro, en el estudio del funcionamiento cerebral.

La integración

Los inicios del 2020 también serán recordados tristemente por la pérdida de una gran figura en el campo de la filosofía: Mario Bunge, filósofo y físico argentino, reconocido por ser uno de los principales proponentes del realismo científico (**Vargas, 2018**) y por su preocupación constante en torno al muy famoso “problema mente-cerebro”. En 1987 Mario Bunge y Rubén Ardila escribieron un libro, *Filosofía de la Psicología*, de inmenso valor para los estudiosos de los fundamentos filosóficos (ontológicos, gnoseológicos o epistemológicos) de la Psicología y, en general, para cualquier persona interesada en la disciplina. Según los autores, tres momentos históricos caracterizan el crecimiento de la Psicología desde su estado inicial (inmaduro), denominado “protocientífico”, hasta su estado adulto, o “científico”. El estado protocientífico se caracterizó por teorías de tipo

mentalistas, siendo la principal de ellas el enfoque psicodinámico, en tanto que el estadio científico se entiende como el predominio del enfoque psicobiológico. Se define también un momento intermedio, al que denominan “precientífico”, caracterizado por el enfoque conductista extremo de mediados y finales del siglo pasado (**Bunge & Ardila, 1987**).

La esperada integración entre Psicología y fisiología, pensada y propuesta desde el momento mismo del inicio de la Psicología, ha tardado un poco más de cien años en llegar, pues no solo estuvo supeditada al avance del conocimiento científico sobre el funcionamiento cerebral y al desarrollo tecnológico que permitiese la creación de metodologías de investigación adecuadas, sino que, además, como ya se mencionó, se vio frenada por algunos reductos del pensamiento anticientífico que han permanecido impermeables al avance de la neurociencia y han impedido el progreso hacia nuevas formas de pensamiento.

A continuación, se presentan algunos pocos ejemplos de cómo se está dando esta integración del conocimiento neurocientífico a las explicaciones de la Psicología. Cada ejemplo va acompañado de una referencia bibliográfica que podrá consultarse para profundizar un poco más en los detalles particulares.

La atención

El tránsito del concepto de atención desde su concepción inicial como un proceso voluntario o deliberado (ya presente en las aproximaciones de Wundt o de William James) hasta la aproximación actual que la considera como un proceso de integración funcional entre diversos circuitos corticales y subcorticales, permite comprender claramente cómo el avance en el conocimiento de los mecanismos neurofisiológicos nutrió paulatinamente las posiciones teóricas y permitió planteamientos más complejos en los que la descripción fue reemplazada por la explicación.

De esta forma, atributos inicialmente descritos bajo una perspectiva más acorde con la metodología del “consenso entre evaluadores”, tales como las características atencionales de intencionalidad, focalización, concentración o flexibilidad (**Rivas, 2008**), o la descripción de diversos tipos de atención como la simple alerta, la atención selectiva, y la atención alternante, dividida o sostenida (**Ríos-Lago, et al., 2007; Schneider & Schiffrin, 1977**), hoy se explican a partir del estudio de la conectividad entre circuitos cerebrales que involucran diversas regiones, las cuales funcionan coordinadamente gracias a sistemas de base como la formación reticular y algunos osciladores talámicos (**Chandler, et al., 2014; Posner, et al., 1992; Mesulam, 1990**).

A partir de este tipo de explicación, el manejo terapéutico de las diversas enfermedades que minan el flujo atencional es ahora más eficiente. Entre tales aproximaciones se cuentan las farmacológicas (por ejemplo, para el control de los déficits atencionales con o sin hiperactividad) y las puramente comportamentales, en las que se combinan varios procedimientos orientados a facilitar el funcionamiento articulado de diversas esferas. Las técnicas de respiración, relajación, expresividad corporal y desarrollo de habilidades psicomotrices, que inicialmente podrían parecer no explícitamente relacionadas con la atención, hoy en día se utilizan ampliamente y su efectividad se relaciona con la inducción de actividad en diversos componentes de los circuitos afectados (**Hogdson, et al., 2014; Díez & Soutullo, 2013; García-Campayo, 2013**).

La memoria

El caso de la memoria ofrece las mejores evidencias para comprender cómo los avances en el conocimiento neurobiológico incidieron sobre conceptos tradicionalmente estudiados desde otras perspectivas. Asimismo, es un claro ejemplo de la forma en que gran parte de la Psicología del siglo XX explícitamente excluyó de su propio marco de referencia teórico el conocimiento neurobiológico, enfoque conocido como “cajanegrismo” (de “caja negra”).

Las concepciones iniciales de la memoria en el campo de la Psicología ya reconocían la presencia de la memoria de corto plazo y la remota, o memorias primaria y secundaria, según la clasificación de **William James** (1890/2007). Hermann Ebbinghaus, discípulo

de Wundt, se interesó mucho en el estudio de la memoria a través de sus conocidas investigaciones con sílabas sin sentido (**Boring**, 1950). Con base en sus observaciones en los inicios del siglo XX, Ebbinghaus concluyó que la práctica era una condición asociada al mejoramiento del recuerdo, es decir, el tránsito de la memoria desde el corto hasta el largo plazo, y que había un patrón temporal en la pérdida de los recuerdos (curvas de olvido). Estos conceptos, enunciados simplemente como descripciones de los procesos observados, adquirieron en las últimas décadas del siglo XX su explicación molecular gracias a los trabajos de muchos grupos de investigación, inspirados casi todos en la monumental obra de Eric Kandel, de quien se recomienda especialmente la lectura de su libro autobiográfico, publicado en el 2006 y traducido al español en el 2007, en el cual resume gran parte de su obra y presenta una visión contextual de muchos de sus descubrimientos.

Así, términos como “práctica” u “olvido” pudieron traducirse como “plasticidad sináptica” o “depresión a largo plazo” y su manejo se hace actualmente utilizando técnicas tales como la manipulación neuroquímica o la modificación genética (**Tan, et al.**, 2020; **Tang, et al.**, 1999).

Otra confluencia muy importante proviene de la unión entre el conocimiento clínico y el investigativo. En este sentido, la obra de Brenda Milner constituye un ejemplo exitoso de integración. Durante mucho tiempo su trabajo giró en torno al análisis del caso clínico del paciente Henry Molaison, mejor conocido como el caso HM, quizá el más estudiado y mejor documentado de todos los tiempos (**Annese, et al.**, 2014). En 1953 HM fue sometido a una hipocampectomía bilateral para el tratamiento de una epilepsia grave que lo aquejaba. Después de la cirugía presentó una amnesia anterógrada total, es decir, sus recuerdos anteriores a la cirugía se mantuvieron casi inalterados, pero le fue imposible almacenar nuevos recuerdos de sus acciones desde entonces y hasta su muerte. Sin embargo, los análisis detallados de su memoria evidenciaron que algunos tipos particulares de recuerdos sí se almacenaban, pese a que él no recordaba haberlos adquirido. Estos recuerdos se relacionaban con sus habilidades o destrezas, es decir, aquellos que no estaban ligados a su propia historia consciente. Los descubrimientos de Brenda Milner, junto con los de otros muchos investigadores, evidenciaron que la memoria es mucho más que la simple capacidad de recordar información. Así, a partir de la simple diferenciación entre la memoria primaria y la secundaria, hoy tenemos una constelación de tipos, clases y formas diferentes de memoria (emocional, sensorial, de trabajo, funcional, espacial, declarativa, semántica, episódica, procedimental, del receptor, visoespacial, fonológica, etc.) y cada una de ellas corresponde a cierto tipo de actividad en diferentes regiones cerebrales (**Kandel**, 2006; **Robertson**, 2002; **Thompson & Kim**, 1996).

Igualmente importante es el gran papel que en esta búsqueda de las bases neuronales de la memoria tuvo el estudio en animales no humanos (incluso en moluscos y gusanos), que permitieron extender la frontera del conocimiento a un nivel de profundidad y precisión nunca alcanzado.

En cuanto al estudio de la formación de los recuerdos (creación de engramas), uno de los grandes momentos de la historia se registró en el 2013, cuando Sosumu Tonegawa reportó la creación de una falsa memoria emocional en ratas (**Liu, et al.**, 2014; **Ramírez, et al.**, 2013). Utilizando activación celular selectiva por optogenética, Tonegawa demostró que es posible crear memoria de eventos que nunca sucedieron, lo que abre una ventana inmensa para el manejo terapéutico de un sinnúmero de situaciones. Es claro que, como suele suceder en estos casos (**Cárdenas & Corredor**, 2018), ciertas consideraciones éticas no permiten aún una aplicación amplia y abierta de estos conocimientos.

Es evidente, entonces, cómo el conocimiento de uno de los procesos psicológicos básicos se ha ido complejizando con la inclusión de nuevos descubrimientos, lo que ha producido cambios dramáticos en su comprensión, abriendo la puerta a posibilidades terapéuticas impensables años atrás.

Consciencia y cognición

Indudablemente, el pensamiento y la consciencia son dos de los temas que por excelencia han definido el área de estudio de la Psicología. Desde hace mucho tiempo la mente se ha concebido como la parte “espiritual” del ser humano, intangible y en contacto con realidades supranaturales. Por ello resultaba imposible, no ya ponerla en igualdad de condiciones con los demás objetos del universo, sino siquiera intentarlo, pues si había alguna forma de conocer esa mente, ésta pertenecía al ámbito de la filosofía o de la religión. Naturalmente, desde esta perspectiva los argumentos se fincaban en la autoridad y el dogma y se aceptaban como verdades incuestionables.

En ese contexto, la posibilidad de llevar la mente al laboratorio resultaba revolucionaria y peligrosa. Por ello fue tan difícil para la naciente Psicología de finales del siglo XIX abrirse paso a través de este cerco filosófico y religioso. En un escenario tal, claramente era más sencillo para la fisiología o para la medicina lograr avances más veloces, libres como estaban del freno de las ideologías dogmáticas con las que debió lidiar tradicionalmente la Psicología.

La integración entre los dos mundos, ya perfilada desde la presentación del caso de Leborgne, fue adquiriendo forma y nutriéndose de una constelación de evidencias provenientes principalmente de la neuroimagenología, traspasando las fronteras del lenguaje y llegando a terrenos como el de la adopción de decisiones (**Camerer & Mobbs, 2017; Ramakrishnan & Murthy, 2013**), los estilos cognoscitivos (**Hao, et al., 2014; Miller, et al., 2012**), la ejecución de tareas mentales (**Nishimura, et al., 2020**), sentimientos como el amor (**Zeki, 2007**), el odio (**Zeki & Romaya, 2008**) o el remordimiento (**Duan, et al., 2020; Takahashi, et al., 2004**), aspectos como la religiosidad o espiritualidad (**Dobrakowski, et al., 2020; Bouso, et al., 2015**), la empatía (**Weisz & Zaki, 2018; Bernhardt & Singer, 2012**), la imaginación (**Fulford, et al., 2018**), la ética y la moral (**Eslinger, et al., 2009; Moll, et al., 2002**), y la autoconsciencia (**Lou, et al., 2017; Hameroff, 2001**).

Entre los descubrimientos más importantes que han fortalecido la integración de la neurociencia y la Psicología pueden mencionarse los estudios de algunos síndromes neuropsicológicos que sitúan de forma clara los procesos psicológicos en determinadas regiones cerebrales.

Los qualia

Dos de los síndromes neuropsicológicos más característicamente relacionados con la percepción subjetiva del mundo, la acromatognosia (pérdida del reconocimiento del color sin alterar su percepción) y la acromatopsia (pérdida de la percepción del color), cuestionan profundamente el concepto de *qualia* (plural de *quale*), tradicionalmente usado en la filosofía como ejemplo de la subjetividad de la consciencia, de la imposibilidad de estudiar los fenómenos perceptuales y de la imposibilidad de llevar lo subjetivo al escrutinio reductivo y profundo del materialismo fisicalista (**Denet, 1988/1991**). En este sentido, los experimentos realizados por David Hubel y Torsten Wiesel en 1959 (por los cuales obtuvieron el premio Nobel en 1981), sobre la percepción visual en el córtex visual de los gatos (**Hubel & Wiesel, 2004/2012, 2012**), y la propuesta de Vernon Mountcastle sobre la organización cortical modular de la corteza cerebral (**Mountcastle, 1997**), abrieron una línea de trabajo de mucha relevancia y grandes implicaciones. Una de las más notables era la posibilidad de extrapolar esta organización modular de los sistemas perceptuales a los sistemas cognitivos. Este cambio en la forma de comprender los fenómenos perceptuales llevó el problema de los *qualia* un paso más allá: generar percepciones en ausencia de objeto significa inducir deliberadamente *qualia*, diríamos, inducir subjetividad de forma controlada. Esto representó el inicio de la expulsión de los *qualia* del terreno de lo inherentemente íntimo de la subjetividad, idea que está en la base de muchos estudios de neurociencia en los que se ha demostrado la posibilidad de inducir no solo percepciones sino, incluso, aprendizajes en ausencia de la experiencia (**Nicolelis, 2014; Pais-Vieira, et al., 2013**).

La consciencia inconsciente

La percepción visual se define como el proceso por medio del cual tomamos consciencia de nuestro alrededor y generamos comportamientos acordes y adecuados. En este sentido, el fenómeno del *blindsight*, o visión ciega, es decir, la pérdida de la percepción visual consciente por lesión (o remoción) de la corteza visual primaria, resulta de gran interés. En esta condición el paciente presenta ausencia de visión, es decir, su percepción subjetiva es que está ciego. Sin embargo, existen remanentes muy importantes de visión, a tal punto que es capaz de desplazarse sin problemas por un recinto en el que han sido colocados varios objetos en el piso, esquivándolos. La persona incluso puede alzar el brazo para atrapar en el aire algún objeto que le es lanzado, subir una escalera y realizar otras acciones que requieren de la percepción visual (**Tamietto, et al., 2010**). Cuando se le pregunta al paciente – inconsciente de que es capaz de hacer estas cosas – acerca de cómo las hizo, arguye que son golpes de suerte, pues se sabe ciego e incapaz de responder visualmente. Estas evidencias obligaron a modificar la manera en que definimos la percepción, a tal grado que hoy se plantea la existencia de diversos tipos de percepción en varios niveles (medular, mesencefálica, diencefálica o subcortical, etc.), de manera que se han allegado nuevos datos al problema de la génesis cerebral de la consciencia (**Weiskrantz, 1995**).

La personalidad

Otro ejemplo de cómo el conocimiento en neurobiología desplazó viejas explicaciones sobre la autoconsciencia, es el estudio del denominado “síndrome prefrontal”, asociado a la lesión de las regiones anteriores del lóbulo frontal.

El estudio de pacientes con lesiones en dichas regiones cerebrales permitió ver que funciones y atributos tales como el autocontrol, el monitoreo del comportamiento propio, el libre albedrío, la autodeterminación, la volición, la adopción de decisiones, la anticipación, la planeación, la introyección de normas de comportamiento social y, en últimas, el concepto de “personalidad”, están localizados en esa estrecha región cerebral (**Adrián-Ventura, et al., 2019; Hiser & Koenigs, 2018; Ardila, et al., 1982**). La lesión de esta región deja a la persona, diríamos, “vacía de sí misma” pero conservando sus habilidades de lenguaje, pensamiento matemático, inteligencia, percepción corporal, visión, audición, etc. Es casi como si se le retirase solamente la parte de humanidad que la define. De hecho, es común que pacientes con este síndrome se presenten como personas sin normas y con comportamientos divergentes con respecto a lo socialmente esperado (**Anderson, et al., 2020**).

Aplicaciones de este conocimiento llevaron al uso de la tristemente célebre técnica desarrollada por el portugués Egas Moniz, la lobotomía prefrontal o leucotomía (**Marshall & Magoun, 1998**). La lobotomía prefrontal se conoce con el nombre de “psicocirugía” por tratarse, justamente, de una forma quirúrgica de amputar parte del universo psicológico de la persona. Entre las psicocirugías figura también la cingulectomía – igualmente prohibida hoy en día en muchos países –, que fuera utilizada ampliamente y de forma exitosa en el control de algunas alteraciones del comportamiento como, por ejemplo, las conductas delinuenciales asociadas con la adicción a drogas (**Brotis, et al., 2009**).

El libre albedrío

Desde los albores de la humanidad, la capacidad de ejercer la propia libertad interna para decidir es uno de los aspectos que mejor ha definido lo que se considera humano. La volición se ha considerado siempre como el atributo más importante de la mente y en ella se fundan conceptos de gran complejidad como la libertad humana, la libre decisión y el libre pensamiento. Por esta razón, no es de extrañar que uno de los temas que ha despertado mayor interés en la integración entre neurociencia y Psicología haya sido justamente el libre albedrío. Benjamin Libet demostró en un famoso experimento que el momento en que una persona toma consciencia de la decisión de llevar a cabo una acción es posterior al inicio de tal acción. Sus resultados (replicados, enriquecidos y criticados por muchos otros

investigadores) indican que la consciencia de la persona *es informada* de que ya se inició la acción y tal información es asumida como el momento de la toma de la decisión (Libet, 2002; Libet, *et al.*, 1983).

La actividad cerebral anterior a la misma percepción de la persona es conocida como potenciales de aprestamiento (*readiness potential*) o potenciales de preparación (Parés-Pujolràs, *et al.*, 2019) y puede detectarse hasta con dos segundos de anticipación (Alexander, *et al.*, 2016). Por obvias razones el experimento de Libet ha sido muy cuestionado, llegando a imputársele posibles fallas metodológicas (Breitmeyer, 2002). Muchos autores sugieren que se trata de resultados no concluyentes, pues podrían ser interpretados de múltiples formas (Crick, 1995). Es comprensible que un experimento que cuestione la esencia misma de la libertad de decisión reciba tantos cuestionamientos, pues sus implicaciones son de gran repercusión. Esta línea de estudio permanece activa y resulta muy interesante ver su desarrollo y su impacto sobre los conceptos de voluntad y libre decisión.

La ética y la moral

Por último, vale la pena mencionar investigaciones que se han centrado en otro de los aspectos cruciales de la definición de lo humano: los valores éticos y morales. Lejos del ámbito teológico y teosófico, y ubicados en una posición sin contaminantes ideológicos, se ha demostrado el origen cerebral de tales valores y, por lo tanto, su posible modulación. En este sentido, quizás las evidencias más claras se encuentran en los excelentes trabajos de Rebeca Saxe, en los cuales se ha demostrado que es posible inducir cambios en los conceptos éticos y morales por medio de la estimulación magnética transcraneal (Young, *et al.*, 2010).

Vale la pena mencionar, asimismo, los reportes de Antonio Damasio y su esposa Hanna Damasio, en los que se investiga la organización cerebral de la ética y de la moral a través del estudio de casos de pacientes con lesiones en las regiones frontales mediales y basales (Damasio, 2007; Anderson, *et al.*, 1999). Igualmente dignos de mención son los trabajos de Zaira Cattaneo y su grupo, en los cuales se han inducido cambios en la valoración estética de objetos y su relación con los juicios morales mediante la estimulación magnética transcraneal (Cattaneo, 2020; Ferrari, *et al.*, 2017). Así pues, la modificación de los juicios éticos es quizá el ejemplo más claro de las inmensas posibilidades de las técnicas de estimulación cerebral y, por consiguiente, ha despertado innumerables críticas y comentarios, dadas las implicaciones éticas que conlleva la modificación de tales valores.

¿Qué le depara el siglo XXI a la psicología?

Como queda dicho, el tránsito de la explicación de los procesos psicológicos desde lo filosófico y lo religioso al ámbito de la ciencia natural tardó al menos un siglo en empezar a tomar cuerpo. Desde el nacimiento de la Psicología se fue asomando (muy tímidamente) la idea de que lo psicológico no solo podría, sino que debía ser estudiado a la luz de la ciencia. En ese paso de la Psicología protocientífica a la científica (Bunge & Ardila, 1987), innumerables líneas de investigación se fueron abriendo paso al interior de la disciplina. Todas ellas fueron paulatinamente asimilando elementos de la neuroimagen, la electrofisiología, la neuropsiquiatría o la neuropsicología, y dando lugar a nuevas teorías e hipótesis de trabajo que enmarcan explícitamente el mundo mental dentro del terreno de la neurociencia.

La evidencia alcanzada hasta este momento en el estudio del cerebro muestra claramente el error conceptual de las posiciones que rechazaron la reflexología y el carácter innato del comportamiento en pro de la dialéctica hombre-sociedad, desconociendo los factores biológicos determinantes del comportamiento (por ejemplo, aquellas fundamentadas en la propuesta de inicios del siglo XX por Lev Vigotsky, que alimentó gran parte de la Psicología social de finales del siglo XX y comienzos del XXI). Asimismo, se hace evidente que las posiciones que optaron por seguir el concepto de “caja negra” mencionado atrás, hubieran podido tener una vida más larga y acorde con el devenir teórico si se hubiera buscado la construcción de una posición integradora de los conocimientos provenientes de otras disciplinas sobre esta “caja negra”.

Hoy en día es indiscutible que el diálogo permanente entre el hombre y su entorno social es en todo similar a la forma en que se da cualquier otro proceso, pues lo realiza el mismo cerebro mediante los mismos procesos fisiológicos. De hecho, la neurociencia social, de la cual John Cacioppo fue uno de los principales proponentes y desarrolladores, ofrece un amplio y preciso contexto neurocientífico a los fenómenos sociales (Cacioppo, *et al.*, 2002).

Dado este panorama, es casi imposible que actualmente, o en el futuro, el estudio científico de cualquier proceso psicológico pueda pensarse desde un marco diferente al psicobiológico (neurocientífico), so pena de caer en la descripción en lugar de la explicación de los fenómenos.

Haciendo una analogía de la propuesta de Jean Piaget durante la XII Conferencia de la UNESCO, en la que abogó por borrar las distinciones entre lo psicológico y lo social, ya que, según su argumentación, los fenómenos sociales dependen claramente de los fenómenos humanos, podemos ahora abogar por borrar las distinciones entre lo psicológico y lo fisiológico, pues tal distinción es insostenible a la luz del conocimiento actual. Todos los fenómenos humanos son resultado de procesos cerebrales y, por tal motivo, pueden ser abordados explicativamente y de forma objetiva con las herramientas que le son propias a las ciencias naturales.

En las últimas tres décadas del siglo XX fue notoria la tendencia a construir y apoyar las hipótesis y afirmaciones sobre los procesos psicológicos en la evidencia obtenida con diversas técnicas como la tomografía axial computarizada, la electroencefalografía digital, los potenciales evocados o relacionados a eventos, la resonancia magnética, la resonancia magnética funcional, las tomografías por emisión de positrones o de fotones, la magnetoencefalografía, la espectroscopía por emisiones cercanas al infrarrojo, y otras. La utilización de estas técnicas ha permitido acercarse más a la tan añorada objetividad en la medición de las funciones psicológicas y contribuye cada vez más a resolver preguntas centrales de la Psicología que, en realidad, reflejan la curiosidad del ser humano: *¿dónde queda la mente?*; *¿puede la consciencia permanecer tras la muerte del cerebro?*; *¿es posible la consciencia extrabiológica?*; *¿por qué la consciencia del sueño es diferente de la consciencia durante la vigilia?*, y muchas más.

El avance tecnológico continúa, por lo tanto, es apenas natural prever que, cada vez más, se dispondrá de mejores herramientas para analizar con mayor precisión espacio-temporal los procesos psicológicos, con lo cual se seguirá acumulando el conocimiento sobre la unicidad de mente y cerebro.

La normal tendencia de los eventos permite avizorar el desarrollo de la Psicología en lo que resta del siglo XXI y, claramente, en los siglos por venir. Incluso si en el futuro deja de llamarse Psicología, la disciplina descansará sobre la aplicación de nuevas técnicas que hoy se encuentran en su fase experimental, como el ultrasonido focalizado de alta intensidad, el ultrasonido funcional (cuya utilización en la creación de interfaces cerebro-máquina será inconmensurable), el desarrollo de nanocomponentes (nanobots, nanopartículas de polímeros para la modificación neuroquímica precisa, nanofarmacología, etc.), la optogenética, la edición genética (por repeticiones palindrómicas cortas agrupadas y regularmente interespaciadas o CRISPR), el implante o la supresión de recuerdos o constelaciones de conocimientos por estimulación cerebral profunda, la transformación de la actividad electroencefalográfica en información visual, el uso de la inteligencia artificial para el diagnóstico y la toma de decisiones terapéuticas, la potenciación de la memoria, tanto en pacientes aquejados de alteraciones como en personas normales que deseen aumentar sus capacidades mnémicas, mediante microestimulación eléctrica profunda dirigida, así como la transmisión a distancia de imágenes mentales, y otras muchas aplicaciones. Cada una de estas técnicas abre infinidad de posibilidades de utilización práctica y de redefinición teórica, cuya discusión excede claramente el alcance del presente artículo, razón por la cual solo se enuncian.

El advenimiento de estas técnicas y de muchas más que aún están en la fase exploratoria hará que el papel del psicólogo sea cada vez más complejo y llegue a muchas esferas de la sociedad, sobre todo la educación para el desarrollo de una sociedad mejor preparada

para el día a día. Posiblemente uno de los roles que habrá de cumplir el psicólogo del siglo XXI gire alrededor de la necesidad de equilibrar el conocimiento popular con la realidad científica y tecnológica, pues esta distancia es una de las mayores causas de atraso y desadaptación personal, y está en la base de la baja productividad de las sociedades y del mantenimiento de estructuras sociales que han probado su ineficacia sobradamente.

En este sentido, la característica más notoria es que la integración deberá darse no solo en el nivel de la construcción teórica sino, principalmente, en el de la formación interdisciplinaria del propio psicólogo y de sus grupos de trabajo. Con el desvanecimiento de los límites entre las disciplinas, se logrará un conocimiento científico mucho más real, preciso, amplio y fidedigno, sobre el cual será relativamente seguro construir las nuevas concepciones del hombre como entidad natural y de su lugar en el cosmos.

Quizá este cambio de perspectiva ya iniciado lleve a que el concepto actual de la humanidad acerca de sí misma se modifique y nos permita tomar consciencia de nuestro papel como otra más de las especies animales del ecosistema, para que así podamos superar el peligroso momento en que nos encontramos y escapemos a la extinción que nos amenaza.

Conflicto de intereses

El autor declara que no tiene conflicto de intereses en relación con este artículo.

Referencias

- Adrián-Ventura, J., Costumero, V., Parcet, M. A., Ávila, C.** (2019). Linking personality and brain anatomy: a structural MRI approach to Reinforcement Sensitivity Theory. *Social, Cognitive and Affective Neuroscience*. **14** (3): 329-338. Doi: 10.1093/scan/ns011
- Alexander, P., Schlegel, A., Sinnott-Armstrong, W., Roskies, A. L., Wheatley, T., Tse, P. U.** (2016). Readiness potentials driven by non-motoric processes. *Consciousness and Cognition*. **39**: 38-47. Doi: 10.1016/j.concog.2015.11.011
- Anderson, S. W., Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., Damasio, A. R.** (1999). Impairment of social and moral behavior related to early damage in human prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*. **2** (11): 1032-1037. Doi: 10.1038/14833
- Anderson, S. W., Damasio, H., Tranel, D., Damasio, A. R.** (2000). Long-term sequelae of prefrontal cortex damage acquired in early childhood. *Developmental Neuropsychology*. **18** (3): 281-296. Doi: 10.1207/S1532694202Anderson
- Annese, J., Schenker-Ahmed, N., Bartsch, H., Maechler, P., Sheh, C., Thomas, N., Kayano, J., Ghatan, A., Bresler, N., Frosh, M. P., Klaming, R., Corkin, S.** (2014). Postmortem examination of patient H.M.'s brain based on histological sectioning and digital 3D reconstruction. *Nature Communications*. **5**: 3122. Doi: 10.1038/ncomms4122
- Ardila, A. & Rosselli, M.** (2019). *Neuropsicología clínica. Manual Moderno*. México. pp. 2-6.
- Ardila A., Moreno, C., Gempeler, J.** (1982). Síndrome prefrontal y asimetría cerebral. *Neurología en Colombia*. **6**: 53-58.
- Ardila, R.** (1977). Darwin y la psicología. En Ardila, R. *Investigaciones psicológicas* (pp. 147-161). Bogotá: Siglo XXI Editores.
- Ardila, R.** (2007). Psicología en el contexto de las ciencias naturales, comportamiento y evolución. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **31** (120): 395-403
- Arias, G. & Walter, L.** (2018). La frenología y sus implicancias: un poco de historia sobre un tema olvidado. *Revista Chilena de Neuro-psiquiatría*. **56** (1): 36-45. Doi: 10.4067/s0717-92272018000100036
- Beltrán, C.** (2009). Desde el nacimiento de la neuropsicología hasta la obra de A. R. Luria. *MedUNAB*. **12** (3): 113-115
- Bernhardt, B. C. & Singer, T.** (2012). The neural basis of empathy. *Annual Review of Neuroscience*. **35**: 1-23. Doi: 10.1146/annurev-neuro-062111-150536
- Boring, E.G.** (1950). *Historia de la psicología experimental*. México: Trillas. pp. 386-392.
- Bouso, J. C., Palhano-Fontes, F., Rodríguez-Fornells, A., Ribeiro, S., Sanches, R., Crippa, J. A., Hallak, J. E., de Araujo, D. B., Riba, J.** (2015). Long-term use of psychedelic drugs is associated with differences in brain structure and personality in humans. *European Neuropsychopharmacology: The Journal of the European College of Neuropsychopharmacology*. **25** (4): 483-492. Doi: 10.1016/j.euroneuro.2015.01.008

- Breitmeyer, B. G.** (2002). In support of Pockett's critique of Libet's studies of the time course of consciousness. *Consciousness and Cognition*. **11** (2): 280-307. Doi: 10.1006/ccog.2002.0555
- Brotis, A. G., Kapsalaki, E. Z., Paterakis, K., Smith, J. R., Fountas, K. N.** (2009). Historic evolution of open cingulotomy and stereotactic cingulotomy in the management of medically intractable psychiatric disorders, pain and drug addiction. *Stereotactic and Functional Neurosurgery*. **87** (5): 271-291. Doi: 10.1159/000226669
- Bunge, M. & Ardila, R.** (1987). *Philosophy of psychology*. New York: Springer. Caps. 3, 5, 6 y 7.
- Buttelmann, D., Buttelmann, F., Carpenter, M., Call, J., Tomasello, M.** (2017). Great apes distinguish true from false beliefs in an interactive helping task. *PloS one*. **12** (4): e0173793. Doi: 10.1371/journal.pone.0173793
- Cacioppo, J., Bernston, G., Taylor, S., Schacter, D.** (2002). *Foundations in social neuroscience*. New York: Bradford.
- Camerer, C. & Mobbs, D.** (2017). Differences in behavior and brain activity during hypothetical and real choices. *Trends in Cognitive Sciences*. **21** (1): 46-56. Doi: 10.1016/j.tics.2016.11.001
- Caparrós, A.** (1976). *Historia de la psicología*. Vol. 1. Barcelona: Circulo Editor Universo. p.22.
- Cárdenas, F. P. & Corredor, K.** (2018, 12 de diciembre). ¿Modificar o no modificar genéticamente un organismo? *El Espectador*. Fecha de consulta: 6 de mayo de 2021. Recuperado de: <https://www.elespectador.com/noticias/ciencia/modificar-o-no-modificar-geneticamente-un-organismo-articulo-828739>
- Cattaneo, Z.** (2020). Neural correlates of visual aesthetic appreciation: insights from non-invasive brain stimulation. *Experimental Brain Research*. **238** (1): 1-16. Doi: 10.1007/s00221-019-05685-x
- Chandler, D. J., Waterhouse B. D., Gao, W. J.** (2014). New perspectives on catecholaminergic regulation of executive circuits: evidence for independent modulation of prefrontal functions by midbrain dopaminergic and noradrenergic neurons. *Frontiers in Neural Circuits*. **8** (53): 8-53. Doi: 10.3389/fncir.2014.0005
- Cohen, M. S.** (1996). Functional MRI: A Phrenology for the 1990's? *Journal of Magnetic Resonance Imaging*. **6**: 273-274.
- Crick, F.** (1995). *Astonishing hypothesis: the scientific search for the soul*. New York: Simon and Schuster. p. 228.
- Damasio, A.** (2007). Neuroscience and ethics: Intersections. *The American Journal of Bioethics: AJOB*. **7** (1): 3-7. Doi: 10.1080/15265160601063910
- de Waal, F.** (2019). Fish, mirrors, and a gradualist perspective on self-awareness. *PLoS Biology*. **17** (2): e3000112. Doi: 10.1371/journal.pbio.3000112
- de Waal, F.** (2021). How animals do business. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. **376** (1819): 20190663. Doi: 10.1098/rstb.2019.0663
- Dennett, D. C.** (1988). Quining qualia. En Marcel, A., & Bisiach, E. (eds.). *Consciousness in modern science*. New York: Oxford University Press. pp. 381-414.
- Dennett, D. C.** (1991). *Consciousness explained*. Boston: Little, Brown and Company.
- Díez, A. & Soutullo, C.** (2013). Tratamiento no farmacológico del trastorno por déficit de atención e hiperactividad. En Rodríguez Hernández P. J. *TDAH en Pediatría*. Madrid: Science Communications. pp. 101-115.
- Dobrakowski, P., Blaszkiewicz, M., Skalski, S.** (2020). Changes in the electrical activity of the brain in the alpha and theta bands during prayer and meditation. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. **17** (24): 9567. Doi: 10.3390/ijerph17249567
- Domanski, C. W.** (2013). Mysterious "Monsieur Leborgne": The mystery of the famous patient in the history of neuropsychology is explained. *Journal of the History of the Neurosciences*. **22** (1): 47-52. Doi: 10.1080/0964704X.2012.667528
- Duan, L., Feng, Q., Xu, P.** (2020). Using functional near-infrared spectroscopy to assess brain activation evoked by guilt and shame. *Frontiers in Human Neuroscience*. **14**: 197. Doi: 10.3389/fnhum.2020.00197
- Eslinger, P. J., Robinson-Long, M., Realmuto, J., Moll, J., de Oliveira-Souza, R., Tovar-Moll, F., Wang, J., Yang, Q. X.** (2009). Developmental frontal lobe imaging in moral judgment: Arthur Benton's enduring influence 60 years later. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*. **31** (2): 158-169. Doi: 10.1080/13803390802298064
- Ferrari, C., Nadal, M., Schiavi, S., Vecchi, T., Cela-Conde, C. J., Cattaneo, Z.** (2017). The dorsomedial prefrontal cortex mediates the interaction between moral and aesthetic valuation: a TMS study on the beauty-is-good stereotype. *Social Cognitive and Affective Neurosciences*. **12** (5): 707-717. Doi: 10.1093/scan/nsx002 PMID: 28158864 PMCID: PMC5460046

- Fierro, A.** (1982): La explicación en psicología. *Estudios de Psicología*. **12**: 107-127.
- Finger, S.** (2000). *Minds behind the brain*. New York: Oxford University Press. pp. 119-137.
- Frolov, I. T.** (1980). *Diccionario de filosofía*. (4 edición). Moscú: Editorial Progreso.
- Fulford, J., Milton, F., Salas, D., Smith, A., Simler, A., Winlove, C., Zeman, A.** (2018). The neural correlates of visual imagery vividness - An fMRI study and literature review. *Cortex; A Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*. **105**: 26-40. Doi: 10.1016/j.cortex.2017.09.014
- García-Campayo, J., Santed, M. A., Cerdán, C., Díez, A.** (2007). Tratamiento del trastorno por déficit de atención. *Atención Primaria*. **39** (12): 671-674.
- Hameroff S.** (2001). Consciousness, the brain, and spacetime geometry. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **929**: 74-104. Doi: 10.1111/j.1749-6632.2001.tb05709.x
- Hao, X., Wang, K., Li, W., Yang, W., Wei, D., Qiu, J., Zhang, Q.** (2013). Individual differences in brain structure and resting brain function underlie cognitive styles: Evidence from the Embedded Figures Test. *PloS one*. **8** (12): e78089. Doi: 10.1371/journal.pone.0078089
- Hiser, J. & Koenigs, M.** (2018). The multifaceted role of the ventromedial prefrontal cortex in emotion, decision making, social cognition, and psychopathology. *Biological Psychiatry*. **83** (8): 638-647. Doi: 10.1016/j.biopsych.2017.10.030
- Hodgson, K., Hutchinson, A. D., Denson, L.** (2014). Nonpharmacological treatments for ADHD: A meta-analytic review. *Journal of Attention Disorders*. **18**: 275-82.
- Hubel, D. & Wiesel, T.** (2004/2012) *Brain and visual perception: The story of a 25-year collaboration*. New York: Oxford University Press. pp.659-704.
- Hubel, D. & Wiesel, T.** (2012). David Hubel and Torsten Wiesel. *Neuron*. **75** (2): 182-184. Doi: 10.1016/j.neuron.2012.07.002
- Iwasaki, S. & Ikegaya, Y.** (2021). Contextual fear memory retrieval is vulnerable to hippocampal noise. *Cerebral Cortex*. **31** (2): 785-794. Doi: 10.1093/cercor/bhaa257
- James, W.** (1890/2007). *Principles of psychology*. Cambridge, MA: Harvard University Press. pp. 402-458.
- Kandel E. R.** (2006). In search of memory: The emergency of a new science of mind. London: Norton. pp. 116-130.
- Kolb, B. & Whishaw, I.** (2017). *Neuropsicología humana*. (Edición 7.) Madrid: Editorial Médica Panamericana. pp. 10-17.
- Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., Tomasello, M.** (2016). Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*. **354** (6308): 110-114. Doi: 10.1126/science.aaf8110
- Landreth, A. & Richardson, R. C.** (2004). Localization and the new phrenology: A review on William Uttal's *The New Phrenology*. *Philosophical Psychology*. **17** (1): 107-123. Doi: 10.1080/0951508042000202417
- León, L. A. & Cárdenas, F. P.** (2011). Encefalización y procesos humanos. En Gutiérrez, G. & Papini, M. R. (Eds.). *Darwin y las ciencias del comportamiento* (pp. 415-430). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia y Colegio Colombiano de Psicólogos.
- Libet, B.** (2002). The timing of mental events: Libet's experimental findings and their implications. *Consciousness and Cognition*. **11** (2): 291-333. Doi: 10.1006/ccog.2002.0568
- Libet, B., Curtis, A., Gleason, E., Wright, W., Dennis, K. P.** (1983). Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness potential): The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain*. **106** (3): 623-642. Doi: 10.1093/brain/106.3.623
- Liu, X., Ramírez, S., Tonegawa, S.** (2014). Inception of a false memory by optogenetic manipulation of a hippocampal memory engram. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **369** (1633): 20130142. Doi: 10.1098/rstb.2013.0142
- López, M.** (2011). Memoria de trabajo y aprendizaje: aportes de la neuropsicología. *Cuadernos de Neuropsicología/Panamerican Journal of Neuropsychology*. **5** (1): 25-47. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=439642487003>
- López, N.** (2015). Ejes de discusión entre holistas y localizacionistas. *Revista de Psicología*. **5** (2): 69-79
- Lou, H. C., Changeux, J. P., Rosenstand, A.** (2017). Towards a cognitive neuroscience of self-awareness. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. **83**: 765-773. Doi: 10.1016/j.neubiorev.2016.04.004
- Marshall, L. H. & Magoun, H. W.** (1998). *Discoveries in the human brain: Neuroscience, prehistory, brain structure, and function*. New Jersey: Humana Press.

- Marx, M. & Hillix, W.** (1980). Teorías y sistemas psicológicos contemporáneos. Buenos Aires: Paidós. pp. 77-100.
- Mesulam, M. M.** (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language and memory. *Annals of Neurology*. **28**: 597-613.
- Miller, M. B., Donovan, C. L., Bennett, C. M., Aminoff, E. M., Mayer, R. E.** (2012). Individual differences in cognitive style and strategy predict similarities in the patterns of brain activity between individuals. *NeuroImage*. **59** (1): 83-93. Doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.05.060
- Miry, O., Li, J., Chen, L.** (2021). The quest for the hippocampal memory engram: From theories to experimental evidence. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. **14**: 632019. Doi: 10.3389/fnbeh.2020.632019
- Moll, J., de Oliveira-Souza, R., Bramati, I. E., Grafman, J.** (2002). Functional networks in emotional moral and nonmoral social judgments. *NeuroImage*. **16** (3 Pt 1): 696-703. Doi: 10.1006/nimg.2002.1118
- Mountcastle V. B.** (1997). The columnar organization of the neocortex. *Brain: A Journal of Neurology*. **120** (pt 4): 701-722. Doi: 10.1093/brain/120.4.701
- Nicolelis, M. A.** (2014). Brain-to-brain interfaces: When reality meets science fiction. *Cerebrum: the Dana forum on brain science*. **13**: 1-14.
- Nishimura, K., Aoki, T., Inagawa, M., Tobinaga, Y., Iwaki, S.** (2020). Mental rotation ability and spontaneous brain activity: a magnetoencephalography study. *Neuroreport*. **31** (13): 999-1005. Doi: 10.1097/WNR.0000000000001511
- Pais-Vieira, M., Lebedev, M., Kunicki, C., Wang, J., Nicolelis, M. A.** (2013). A brain-to-brain interface for real-time sharing of sensorimotor information. *Scientific reports*. **3**: 1319. Doi: 10.1038/srep01319
- Papini, M. R.** (2011). Continuidad (y discontinuidad) mental (y neural). En Gutiérrez, G. & Papini, M. R. (Eds.). *Darwin y las ciencias del comportamiento* (pp. 99-114). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia y Colegio Colombiano de Psicólogos.
- Parés-Pujolràs, E., Kim, Y. W., Im, C. H., Haggard, P.** (2019). Latent awareness: Early conscious access to motor preparation processes is linked to the readiness potential. *NeuroImage*. **202**: 116140. Doi: 10.1016/j.neuroimage.2019.116140
- Park, S., Kramer, E. E., Mercaldo, V., Rashid, A. J., Insel, N., Frankland, P. W., Josselyn, S. A.** (2016). Neuronal allocation to a hippocampal engram. *Neuropsychopharmacology: Official Publication of the American College of Neuropsychopharmacology*. **41** (13): 2987-2993. Doi: 10.1038/npp.2016.73
- Pavlov, I. P.** (1927). *Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex*. London: Oxford University Press.
- Posner M. I. & Petersen S. E.** (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*. **13**: 25-42.
- Ramakrishnan, A. & Murthy, A.** (2013). Brain mechanisms controlling decision making and motor planning. *Progress in Brain Research*. **202**: 321-345. Doi: 10.1016/B978-0-444-62604-2.00017-4
- Ramírez, S., Liu, X., Lin, P. A., Suh, J., Pignatelli, M., Redondo, R. L., Tonegawa, S.** (2013). Creating a false memory in the hippocampus. *Science*. **341** (6144): 387-391. Doi: 10.1126/science.1239073
- Ríos-Lago, M., Muñoz-Céspedes, J. M., Paúl-Lapedriza, N.** (2007). Alteraciones de la atención tras daño cerebral traumático: evaluación y rehabilitación. *Revista de Neurología*. **44** (5): 291-7.
- Rivas, M.** (2008). *Procesos cognitivos y aprendizaje significativo*. Inspección de Educación. Madrid: Documentos de trabajo, 19.
- Robertson, L. T.** (2002). Memory and the brain. *Journal of Dental Education*. **66** (1): 30-42
- Sechenov, I. M.** (1863/1972). *Los reflejos cerebrales*. Barcelona: Fontanella.
- Shiffrin, R. M. & Schneider, W.** (1977). Controlled and automatic human information processing: II. Perceptual learning, automatic attending and a general theory. *Psychological Review*. **84** (2): 127.
- Sweis, B. M., Mau, W., Rabinowitz, S. & Cai, D. J.** (2020). Dynamic and heterogeneous neural ensembles contribute to a memory engram. *Current Opinion in Neurobiology*. **67**: 199-206. Advance online publication. Doi: 10.1016/j.conb.2020.11.017
- Takahashi, H., Yahata, N., Koeda, M., Matsuda, T., Asai, K., Okubo, Y.** (2004). Brain activation associated with evaluative processes of guilt and embarrassment: an fMRI study. *NeuroImage*. **23** (3): 967-974. Doi: 10.1016/j.neuroimage.2004.07.054

- Tamietto, M., Cauda, F., Corazzini, L. L., Savazzi, S., Marzi, C. A., Goebel, R., Weiskrantz, L., de Gelder, B.** (2010). Collicular vision guides nonconscious behavior. *Journal of Cognitive Neuroscience*. **22** (5): 888-902. Doi: 10.1162/jocn.2009.21225
- Tan, H. L., Chiu, S. L., Zhu, Q., Haganir, R. L.** (2020). GRIP1 regulates synaptic plasticity and learning and memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **117** (40): 25085-25091. Doi: 10.1073/pnas.2014827117
- Tang, Y., Shimizu, E., Dube, G., Rampon, C., Kerchner, G., Zhuo, M., Liu, G., Tsien, J.** (1999). Genetic enhancement of learning and memory in mice. *Nature*. **401**: 63-69. Doi: 10.1038/43432
- Thompson, R. F. & Kim, J. J.** (1996). Memory systems in the brain and localization of a memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **93** (24): 13438-13444. Doi: 10.1073/pnas.93.24.13438
- Vargas, E.** (2018). El "realismo científico" a la luz de Xavier Zubiri. *Ideas y Valores*. **67** (167): 177-198.
- Webb, C. E., Romero, T., Franks, B., de Waal, F.** (2017). Long-term consistency in chimpanzee consolation behaviour reflects empathetic personalities. *Nature Communications*. **8** (1): 292. Doi: 10.1038/s41467-017-00360-7
- Weiskrantz L.** (1995). The problem of animal consciousness in relation to neuropsychology. *Behavioural Brain Research*. **71** (1-2): 171-175. Doi: 10.1016/0166-4328(95)00042-9
- Weisz, E. & Zaki, J.** (2018). Motivated empathy: A social neuroscience perspective. *Current Opinion in Psychology*. **24**: 67-71. Doi: 10.1016/j.copsyc.2018.05.005
- Yamamoto, N., Marks, W. D., Kitamura, T.** (2021). Cell-type-specific optogenetic techniques reveal neural circuits crucial for episodic memories. *Advances in Experimental Medicine and Biology*. **1293**: 429-447. Doi: 10.1007/978-981-15-8763-4_28
- Young, L., Camprodon, J. A., Hauser, M., Pascual-Leone, A., Saxe, R.** (2010). Disruption of the right temporoparietal junction with transcranial magnetic stimulation reduces the role of beliefs in moral judgments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **107** (15): 6753-6758. Doi: 10.1073/pnas.0914826107
- Zeki, S.** (2007). The neurobiology of love. *FEBS Letters*. **581** (14): 2575-2579. Doi: 10.1016/j.febslet.2007.03.094
- Zeki, S. & Romaya, J. P.** (2008). Neural correlates of hate. *PloS one*. **3** (10): e3556. Doi: 10.1371/journal.pone.0003556

Original article

Ultra-cold bosonic atoms in optical lattices: An Overview

Átomos bosónicos ultrafríos en redes ópticas: una descripción general

 Ana Maria Rey

JILA, NIST and Department of Physics, University of Colorado, Boulder, Colorado, 80309, USA

Resumen

Este artículo hace una ruta a través de la física de átomos ultrafríos atrapados en redes ópticas, comenzando desde el sistema no interactuante y terminando en la física de muchos cuerpos que describe el régimen fuertemente correlacionado.

Palabras claves: átomos ultra fríos, redes ópticas; estadística cuántica bosónica; superfluidez; aislante de Mott; magnetismo cuántico

Abstract

This article makes a route through the physics of ultra cold atoms loaded in optical lattices starting from the simple non-interacting system and going into the many-body physics that describes the strongly correlated regime.

Keywords: ultra cold atoms; optical lattice; bosonic quantum statistics; superfluidity; Mott insulator; quantum magnetism

Citation: Rey AM. Ultra-cold bosonic atoms in optical lattices: An Overview. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):666-696, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1399>

Editor: Angela Stella Camacho Beltrán

Corresponding autor:
Ana Maria Rey; arey@jila.colorado.edu

Received: February 23, 2020

Accepted: June 18, 2020

Published: September 17, 2021

Introduction

Ultracold atoms and molecules provide opportunities for studying quantum many-body physics with unprecedented flexibility in the design, control and analysis of experiments. This has been made possible by cooling and trapping techniques that have been developed since the 1980s, by progress in optical control and imaging of atoms and molecules, and by developments in theory and experiment that make possible the independent evaluation of basic atomic and molecular properties.

When atoms are illuminated with laser beams, the oscillating electric field of the lasers induces a dipole moment in the atoms which in turn interacts with the electric field. This interaction modifies the energy of the internal states of the atoms in a way that depends on the light intensity. Therefore, a spatially dependent intensity induces a spatially dependent potential energy which can be used to trap the atoms. This is the basic idea of an optical lattice. Optical lattices have been widely used in atomic physics as a way to trap and cool atoms. In the recent years ultracold atoms in optical lattices have become a unique meeting ground for simulating strongly correlated quantum systems, exploring non-linear phenomena, investigating quantum coherence and generating large-scale entanglement, ultimately leading to quantum information processing in these artificial crystal structures.



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

This article begins by reviewing the basic physics of atom-light interactions and how they can be used to trap atoms in optical lattices. Then we discuss the behavior of a single atom in a lattice and introduce important concepts such as band structure, Bloch waves and Wannier functions. Finally we discuss theoretical mean field methods commonly used to deal with interacting systems and apply them to calculate the phase diagram of the Bose Hubbard model, an iconic model that describes the behavior of interacting bosons loaded in deep optical lattice potential. After that, we use the introduced techniques to compute quantum correlations and other many body properties of the system. We finalize by discussing the use of ultra-cold atoms in lattice as quantum simulators of quantum magnetism.

1 Materials and Methods

Bose Einstein condensation (BEC) in bosonic gases was predicted by Einstein in 1925 (**Einstein**, 1925a) based on the quantum statistics ideas developed by Bose for photons (**Bose**, 1924). The basic idea of BEC is that below a critical temperature a macroscopic number of particles occupy the lowest energy state: as the temperature, T , is decreased the de-Broglie wave length, which scales like $T^{-1/2}$, increases and at the critical point it becomes comparable to the inter-particle mean separation. At this point the wave functions of the particles are sufficiently smeared out so that there is always some overlap and a Bose Einstein condensate is formed. Although Einstein's prediction applied for a gas of noninteracting atoms, London suggested that, BEC could be the mechanism underlying the phenomenon of superfluidity in ^4He (**London**, 1938a, 1938b), despite the strong interactions in this system. Further evidence for this point of view came from neutron scattering experiments (**Svensson & Sears**, 1987).

Experimental efforts to create a BEC in dilute gases date back to the 1980's (**Silvera & Walraven**, 1980). The first experiments concentrated on using atomic hydrogen but mainly the large rates of inelastic collision prevented these experiments from succeeding. It was not until 1995, using the advances made in laser cooling techniques (**Foot**, 1991), that BEC in dilute alkali atomic gases was achieved. The first series of experiments were done with rubidium (**M. H. Anderson, Ensher, Matthews, Wieman, & Cornell**, 1995), sodium (**Davis et al.**, 1995) and lithium (**Bradley, Sackett, & Hulet**, 1997) vapors. In these experiments atoms are typically collected in a Magneto-Optical Trap (MOT) and compressed and cooled to micro-Kelvin temperatures using laser cooling techniques. They are then subjected to evaporative cooling a process that allows the system to be cooled to nano-Kelvin temperatures. At a critical phase space density BEC takes place. In such a condensate a macroscopic number of atoms, generally up to 10^6 , collectively occupy the lowest energy state.

The experimental realization of BEC in alkali gases opened unique opportunities for exploring quantum phenomena on a macroscopic scale. However, weakly interacting dilute gases described by a mean field picture are the simplest many body systems one can possible find. In order to be in the weakly interacting regime, the ratio between the interaction energy of uncorrelated atoms at a given density, E_{int} , and the quantum kinetic energy needed to correlate particles by localizing them within a distance of order of the mean inter-particle distance, E_{kin} , must be small. For three dimensional systems $E_{int} \sim n \frac{4\pi\hbar^2 a_s}{m}$ (a_s is the scattering length, which fully characterizes the low energy scattering processes, n is the mean particle density and m is the atomic mass) and $E_{kin} \sim \frac{\hbar^2}{2m} n^{2/3}$. Thus, the ratio between these two energies is proportional to $n^{1/3} a_s$. In dilute alkali vapors this ratio is generally of order 0.02. To enter the strongly correlated regime, an obvious way to proceed is either to increase the density or to tune the scattering length. It is indeed possible to tune the scattering length to large values by using a Feshbach resonance. The problem of this approach is, however, that the lifetime of the condensate strongly decreases due to three-body losses. An entirely different way to reach the strongly correlated regime is by using optical lattices (see below). By increasing the depth of the optical lattice the ratio between kinetic energy and

potential energy can be changed without changing the scattering length. The idea is that in the presence of an optical lattice the particles can acquire a very large kinetic effective mass, $E_{kin} \sim \frac{\hbar^2}{2m} n^{2/3} \rightarrow E_{kin} \sim \frac{\hbar^2}{2m^*} n^{2/3}$ with $m^* \gg m$ and thus a significantly larger E_{int}/E_{kin} ratio. The beauty of this approach is that the lattice depth can be used as an experimental knob to change the kinetic to interaction energy ratio allowing us to reach different many-body regimes.

1.1 Optical Lattices

Optical lattices are periodic potentials created by light-matter interactions. When an atom interacts with an electromagnetic field, the energy of its internal states depends on the light intensity. Therefore, a spatially dependent intensity induces a spatially dependent potential energy. Optical lattices have been widely used in atomic physics as a way to trap and cool atoms.

Neutral atoms interact with light in both *dissipative* and *conservative* way.

The conservative interaction comes from the interaction of the light field with the induced dipole moment of the atom which causes a shift in the potential energy called **AC Stark shift**.

The dissipative interaction comes due to the absorption of photons followed by spontaneous emission. Laser cooling techniques make use of this dissipative process.

1.1.1 AC Stark Shift

Consider a two level atom, with internal ground state $|g\rangle$ and excited state $|e\rangle$ separated by an energy $\hbar\omega_0$. The atom is illuminated with a monochromatic classical electromagnetic field $\mathbf{E} = \mathcal{E}(x)e^{-i\nu t} + \mathcal{E}^*(x)e^{i\nu t}$ with amplitude $\mathcal{E}(x)$ and angular frequency $\omega = 2\pi\nu$.

The electromagnetic field interacts with the atomic dipole, given by an operator $\hat{d} = \mu_{eg}|e\rangle\langle g| + \mu_{eg}^*|g\rangle\langle e|$, with $\mu_{eg} = \langle e|\hat{d}|g\rangle$ the dipole matrix elements, and the total Hamiltonian of the system can be written as

$$\hat{H} = \hbar\omega_0 |e\rangle\langle e| - (\mu_{eg}|e\rangle\langle g| + \mu_{ge}|g\rangle\langle e|) \cdot (\mathcal{E}(x)e^{-i\nu t} + \mathcal{E}^*(x)e^{i\nu t}), \quad (1)$$

Going to the rotating frame, neglecting processes with a rapidly oscillating phase, $\exp(-i(\omega_0 + \omega)t)$, and denoting the laser detuning by $\Delta = \omega - \omega_0$, the total Hamiltonian can be written as

$$\hat{H} = -\hbar\Delta |e\rangle\langle e| - \left(\frac{\hbar\Omega(\mathbf{x})}{2} |e\rangle\langle g| + \frac{\hbar\Omega^*(\mathbf{x})}{2} |g\rangle\langle e| \right), \quad (2)$$

Where $\Omega(x)$ is the Rabi frequency given by $\hbar\Omega(\mathbf{x}) = 2\mathcal{E}(x) \cdot \mu_{ge}$.

If the detuning is large compared to the Rabi frequency, $|\Delta| \gg \Omega$, the effect of the atom-light interactions on the states $|e\rangle$ and $|g\rangle$, can be determined with second order perturbation theory. In this case, the energy shift $E_{g,e}^{(2)}$ is given by

$$E_{g,e}^{(2)} = \pm \frac{|\langle e|\hat{H}|g\rangle|^2}{\hbar\Delta} = \pm \hbar \frac{\Omega(\mathbf{x})^2}{4\Delta}, \quad (3)$$

with the plus and minus sign for the $|g\rangle$ and $|e\rangle$ states respectively. This energy shift is the so called ac-Stark shift. Since the atoms are practically always in the ground state, the

energy of the atoms is changed according to the stark shift $\hbar \frac{\Omega(\mathbf{x})^2}{4\Delta}$, which defines the optical potential.

Furthermore, if instead of interacting with an monocromatic electromagnetic field, the atoms are illuminated with superimposed counter propagating laser beams, the beams interfere and the interference pattern results in a periodic landscape potential or optical lattice.

1.1.2 Dissipative interaction

In the above discussion we implicitly assumed that the excited state has an infinite life time. However, in reality it will decay by spontaneous emission of photons. This effect can be taken into account phenomenologically by attributing to the excited state an energy with both real and imaginary parts. If the excited state has a life time $1/\Gamma_e$, the energy of the perturbed ground state becomes a complex quantity which we can write as

$$E_g^{(2)} = \frac{\hbar}{4} \frac{\Omega(\mathbf{x})^2}{\Delta - i\Gamma_e/2} = V(\mathbf{x}) + i\gamma_{sc}(\mathbf{x}), \quad (4)$$

$$V(\mathbf{x}) = \hbar \frac{\Omega(\mathbf{x})^2 \Delta}{4\Delta^2 - \Gamma_e^2} \approx \hbar \frac{\Omega(\mathbf{x})^2}{4\Delta}, \quad \gamma_{sc}(\mathbf{x}) = \frac{\hbar}{2} \frac{\Omega(\mathbf{x})^2 \Gamma_e}{4\Delta^2 - \Gamma_e^2} \approx \hbar \frac{\Omega(\mathbf{x})^2 \Gamma_e}{8\Delta^2}. \quad (5)$$

The real part of the energy correspond to the optical potential whereas the imaginary part represents the rate loss rate of atoms from the ground state. The sign of the optical potential seen by the atoms depend on the sign of the detuning. For blue detuning, $\Delta > 0$, the sign is positive resulting in a repulsive potential, and the potential minima correspond to the points with zero light intensity. On the other hand, in a red detuned light field, $\Delta < 0$, the potential is attractive and the minima correspond to the places with maximum light intensity.

The optimal detuning for an optical lattice depends on the available laser power I ($\Omega^2 \propto I$) and the maximum dissipative scattering rate that can be tolerated. By using a small detuning it is possible to create larger trap depths for a given laser intensity since the optical potential scales as $V \sim I/\Delta$. However, since the inelastic scattering rate scales inversely proportional to the detuning squared as $\Gamma_e/\Delta V$, the laser detuning should be chosen as large as possible within the available laser power in order to minimize inelastic scattering processes and create a conservative potential. For large detunings spontaneous emission processes can be neglected and the energy shift can be used to create a conservative trapping potential. This is the physics that describes optical lattices.

1.1.3 Lattice Geometry

The simplest possible lattice is a one dimensional lattice (1D) lattice. It can be created by retro reflecting a laser beam, such that a standing wave interference pattern is created. This results in a Rabi frequency $\Omega(x) = \Omega_o \sin(kx)$ which yields a periodic trapping potential given by

$$V_{lat}(x) = V_o \sin^2(kx) = \frac{\hbar \Omega_o^2}{4\Delta} \sin^2(kx) \quad (6)$$

where $k = 2\pi/\lambda$ is the the wave vector of the laser light and V_o is four times times the intensity of a single laser beam without retro-reflection, due to the constructive interference of the lasers.

Periodic potentials in higher dimensions can be created by superimposing more laser beams. To create a two dimensional lattice potential for example, two orthogonal sets of counter propagating laser beams can be used. In this case the lattice potential has the form

$$V_{lat}(x, y) = V_o (\cos^2(ky) + \cos^2(kx) + 2\epsilon_1 \cdot \epsilon_2 \cos \phi \cos(ky) \cos(kx)) \quad (7)$$

Here k is the wave vector of the lattice light, ϵ_1 and ϵ_2 are polarization vectors of the counter propagating set and ϕ is the phase between them. If the polarization vectors are not orthogonal and the laser frequencies are the same, they interfere and the potential is changed depending on the time phase. This can be used to tune the geometry of the generated potential. A simple square lattice with one atomic basis can be created by choosing orthogonal polarizations between the standing waves. In this case the interference term vanishes and the resulting potential is just the sum of two superimposed 1D lattice potentials. Even if the polarization of the two pair of beams is the same, they can be made independent by detuning the common frequency of one pair of beams from that the other. Typically a negligible frequency difference compared with the optical frequency is required to achieve independence, thus, even in this case to a good approximation the wave vectors can be considered equal.

A more general class of two 2D lattices can be created from the interference of three laser beams (Blakie & Clark, n.d.; Peil et al., 2003) which in general yield non separable lattices. These kind of lattices can provide tighter on-site confinement, better control over the number of nearest neighbors and significantly reduced tunneling between sites compared with the counter propagating four beam square lattice. In Fig. 1 we show a variety of possible 2D optical lattice geometries that can be made by three and four interfering laser beams. Different type of lattice potentials can be created in 3D by the interference of at least 5 laser beams.

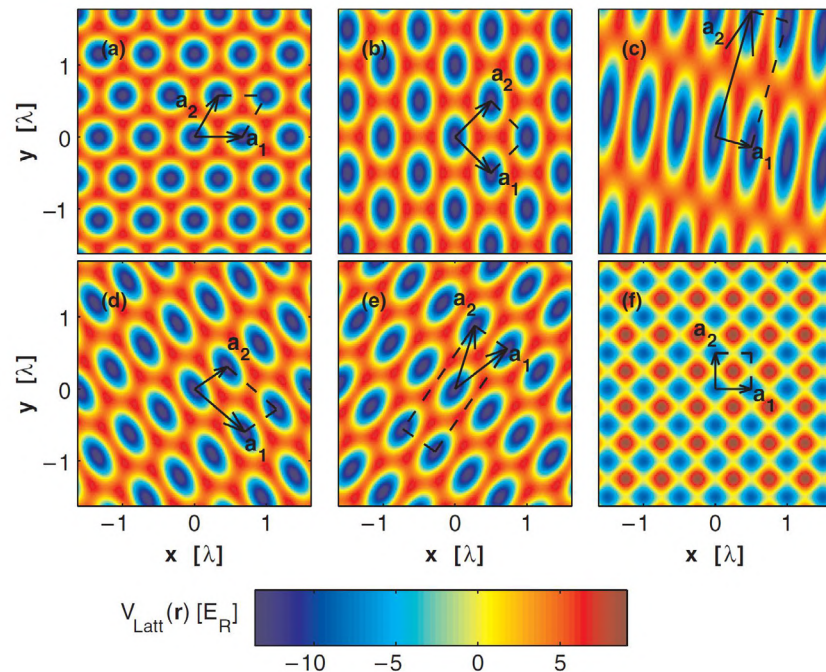


Figure 1. Optical lattices potential. (a) A hexagonal Lattice, (b) A square lattice, (c) A rectangular lattice, (d) An oblique lattice, (e) A centered rectangular lattice, (f) A four beam square lattice. (a)–(e) Lattice potentials are for different configurations of 3 beams, (f) is a potential for the 4 counter-propagating laser beam configuration. This figure is a courtesy of P. Blair Blakie (Blakie & Clark, n.d.)

Results and discussion

Cold atoms interacting with a spatially modulated optical potential resemble in many aspects electrons in the solid crystals ion-lattice potential. However optical lattices have many advantages with respect to solid state systems. Not only they are free from defects but also they can be controlled very easily by changing the laser field properties. Moreover, different from solids where the lattice spacings are generally of order of Amstrongs, lattice constants in optical lattices are typically three order of magnitude larger.

Single particle physics

Bloch functions

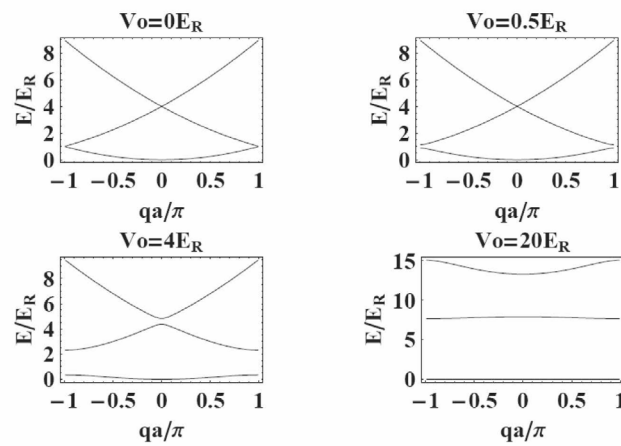


Figure 2. Band structure in a periodic potential

One of the most important characteristics of a periodic potential is the emergence of a band structure. Consider a one dimensional particle described by the Hamiltonian $H = \frac{\hat{p}^2}{2m} + V_{lat}(x)$, where $V_{lat}(x) = V_{lat}(x + a)$. Bloch's theorem (Ashcroft & Mermin, 1976; Ziman, 1964) states that the eigenstates $\phi_q^{(n)}(x)$ can be chosen to have the form of a plane wave times a function with the periodicity of the potential:

$$\phi_q^{(n)}(x) = e^{iqx} u_q^{(n)}(x), \quad (8)$$

$$u_q^{(n)}(x+a) = u_q^{(n)}(x). \quad (9)$$

Using this ansatz into the Schrödinger equation, $H\phi_q^{(n)}(x) = E_q^{(n)}(x)\phi_q^{(n)}(x)$, yields an equation for $u_q^{(n)}(x)$ given by:

$$\left[\frac{(\hat{p} + \hbar q)^2}{2m} + V_{lat}(x) \right] u_q^{(n)}(x) = E_q^{(n)} u_q^{(n)}(x) \quad (10)$$

Bloch's theorem introduces a wave vector q . The quantity q should be viewed as a quantum number characteristic of the translational symmetry of the periodic potential, just as the

momentum is a quantum number characteristic of the full translational symmetry of the free space. Even though is not the same, it turns out that $\hbar q$ plays the same fundamental role in the dynamics in a periodic potential than the momentum in the absence of the lattice. To emphasize this similarity $\hbar q$ is called the *quasimomentum* or *crystal momentum*. In general the wave vector q is confined to the first Brillouin zone, i.e. $-\pi/a < q \leq \pi/a$.

The index n appears in Bloch's theorem because for a given q there are many solutions to the Schrödinger equation. Eq. (10) can be seen as a set of eigenvalue problems in a fixed volume, one eigenvalue problem for each q . Therefore, each of them, has an infinite family of solutions with a discretely spaced spectrum with modes labelled by the band index n . On the other hand, because the wave vector q appears only as a parameter in Eq. (10), the energy levels for a fixed n has to vary continuously as q varies. The description of energy levels in a periodic potentials in terms of a family of continuous functions $E_q^{(n)}$ each with the periodicity of a reciprocal lattice vector, $2\pi/a$, is referred as the band structure. The lattice potential is generally expressed in units of the atom recoil energy, $E_R = \hbar^2 k^2 / (2m)$, with $k = \pi/a$.

Fig. 2 shows the band structure of a sinusoidal potential. For $V_0 = 0$, the particles are free so the spectrum is quadratic in q . As the potential is increased the band structure appears. The band gap increases and the band width decreases with increasing lattice depth.

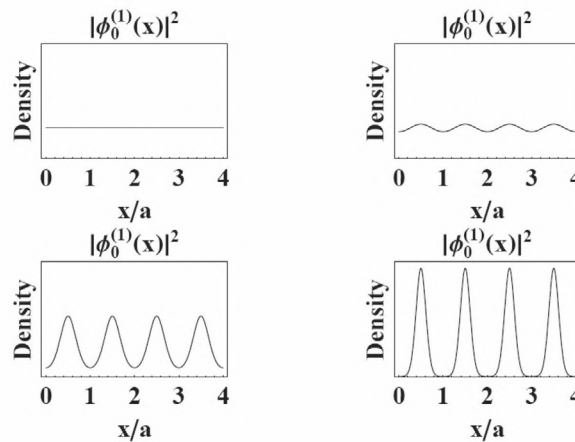


Figura 3. Bloch functions in a periodic potential. Similar lattice depths than those ones of Fig.2

In the absence of a lattice the eigenfunctions of the free system are plane waves (see Fig. 3). As the lattice depth is increased the barrier height between adjacent lattices sites increases and the eigenstates of the system tend to get localized at each lattice site (regions around the potential minima).

1.1.4 Wannier orbitals

Wannier orbitals are a set of orthogonal normalized wave functions that fully describe particles in a band and that are localized at the lattice sites. They are defined as:

$$w_n(x - x_i) = \frac{1}{\sqrt{M}} \sum_q e^{-iqx_i} \phi_q^{(n)}(x), \tag{11}$$

where the sum is over the first Brillouin zone, M is the total number of lattice sites and x_i is the position of the i^{th} lattice site. Wannier orbitals are thus a unitary transformation of the Bloch functions and are formally an equivalent representation to describe the periodic system.

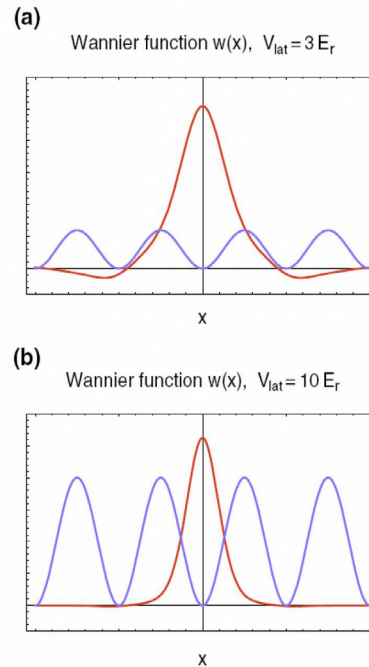


Figure 4. Wannier functions in a periodic potential plotted together with a schematic lattice potential. Wannier functions constitute an orthogonal set of maximally localized wave functions. For the $3E_r$ system shown sidelobes are visible, for $10E_r$ the sidelobes are hardly visible under the scale used in the figure.

The actual form of a Wannier function may be understood if we Eq.(8) to be approximately the same for all Bloch states in a band. Under this approximation the Wannier function at the origin can be shown to be

$$w_n(x) \approx u^{(n)}(x) \frac{\sin(kx)}{kx}. \tag{12}$$

They look like $u^{(n)}(x)$ at the site center, but it spreads out with gradually decreasing oscillations with are needed to ensure orthogonality. In Fig. 4 we show a Wannier orbital centered at the origin site.

1.1.5 Tight binding approximation

The tight-binding approximation deals with the case in which the overlap between Wannier orbitals at different sites is enough to require corrections to the picture of isolated particles but not too much as to render the picture of localized wave functions completely irrelevant.

In this regime to a very good approximation one can only take into account overlap between Wannier orbitals in nearest neighbor sites. Furthermore, if initially the atoms are prepared in the lowest band, the dynamics can be represented quite satisfactorily by using Wannier functions of only the lowest band. The tight-binding model is commonly used to solve the problem of a particle in a periodic potential when also an external potential $V(x)$, not strong enough or sharp enough to induce interband transitions, is applied.

By expanding the wave function in lowest band Wannier orbitals,

$$\Psi(x, t) = \sum_i \psi_i(t) w_0(x - x_i), \quad (13)$$

we get the following equations of motion

$$i\hbar \frac{\partial}{\partial t} \psi_i(t) = -J(\psi_{i+1}(t) + \psi_{i-1}(t)) + V(x_i) \psi_i(t) + \varepsilon_o \psi_i(t), \quad (14)$$

with

$$J = - \int dx w_0^*(x_i) H_o w_0(x - x_{i+1}) dx, \quad (15)$$

$$\varepsilon_o = \int dx w_0^*(x) H_o w_0(x) dx \quad (16)$$

J is the tunneling matrix element between nearest neighboring lattice sites and ε_o is the unperturbed on site energy shift. Eq. (14) is known as the discrete Schrödinger equation (DSE) or tight binding Schrödinger equation.

For the special case of a sinusoidal potential $V_{lat}(x) = V_o \sin^2(kx)$ for which Mathieu functions are the exact solutions an analytic expression for J can be obtained:

$$J/E_R = \alpha (\tilde{V}_o)^\gamma e^{-\beta \sqrt{\tilde{V}_o}} \quad (17)$$

with $\alpha = 1.39666$, $\beta = 1.051$ and $\gamma = 2.12104$ and $\tilde{V}_o = V_o/E_R$. Note that J decreases exponentially with the lattice depth.

1.1.6 Semiclassical dynamics

Solving Eq. (14) is presumably not possible for an arbitrary $V(x_i)$. However, we get general insight to the nature of solutions by an application of the correspondence principle. It is well known that wave-packet solutions of the Schrödinger equation behave like classical particles obeying the equations of motion derived from the same classical Hamiltonian. The classical Hamilton equations are

$$\dot{x} = \frac{\partial H}{\partial p}, \quad \dot{p} = - \frac{\partial H}{\partial x}. \quad (18)$$

Using the correspondence principle and the resemblance of the crystal momentum or quasi-momentum to real momentum, the semiclassical equations of a wave packet in the first band of a lattice can be written as (Ashcroft & Mermin, 1976; Ziman, 1964)

$$\dot{x} = v^{(0)}(q) = \frac{1}{\hbar} \frac{dE_q^{(0)}}{dq}, \quad \hbar \dot{q} = - \frac{dV(x)}{dx}. \quad (19)$$

The semiclassical equations of motion describe how the position and wave vector of a particle evolve in the presence of an external potential entirely in terms of the band structure of the lattice. If we compare the acceleration predicted by the model with the conventional newtonian equation, $m\ddot{x} = -dV(x)/dx$, we can associate an effective mass induced by the presence of the lattice, m^* . This is given by

$$\frac{1}{m^*} = \frac{1}{\hbar^2} \frac{d^2}{dq^2} E_q^{(0)}. \quad (20)$$

If no external potential is applied, $V(x) = 0$, Bloch waves are the solutions of tight binding equation: $\psi_j(t) = f_j^{(q)} e^{-i(E_q t)/\hbar}$, $f_j^{(q)} = \frac{1}{\sqrt{M}} e^{iqa_j}$ with M is the total number of lattice sites. If also periodic boundary conditions are assumed, the quasimomentum q is restricted to be an integer multiple of $\frac{2\pi}{Ma}$. The lowest energy band dispersion relation in this case is given by

$$E_q = -2J \cos(qa) \quad (21)$$

From the above equation it is possible to see the connection between J and the band width

$$J = (E_{q=\frac{\pi}{a}} - E_{q=0}) / 4 \quad (22)$$

The effective mass becomes $m^* = \frac{\hbar^2}{2Ja^2 \cos(qa)}$ and close to the bottom of the band $q \rightarrow 0$, $m^* \rightarrow \frac{\hbar^2}{2Ja^2}$. Since the tunneling decreases exponentially with the lattice depth, the effective mass grows exponentially. In the presence of interactions, the large effective mass manifest itself in a substantial enhancement of the interaction to kinetic energy ratio, in comparison to the free particle case. This is the reason why atoms in optical lattice can reach the strongly interaction regime.

1.2 Bose Hubbard Hamiltonian and the superfluid to Mott insulator transition

The simplest non trivial model that describes interacting bosons in a periodic potential is the Bose Hubbard Hamiltonian. This model has been used to describe many different systems in solid state physics, like short correlation length superconductors, Josephson arrays, critical behavior of ^4He and, recently, cold atoms in optical lattices (**Jaksch, Bruder, Cirac, Gardiner, & Zoller**, 1998). It has been studied analytically with many different techniques (**Krauth, Caffarel, & Bouchaud**, 1992; **Sheshadri, Krishnamurthy, Pandit, & Ramakrishnan**, 1993; **van Oosten, van der Straten, & Stoof**, 2001; **M. P. A. Fisher, Weichman, Grinstein, & Fisher**, 1989; **Freericks & Monien**, 1996) as well as numerically (**Batrouni, Scalettar, & Zimanyi**, 1990; **Scalettar, Batrouni, & Zimanyi**, 1991; **Niyaz, Scalettar, Fong, & Batrouni**, 1991; **Batrouni, Scalettar, Zimanyi, & Kampf**, 1995; **Batrouni et al.**, 2002). The Bose Hubbard Hamiltonian features a quantum phase transition from a superfluid to a Mott insulator state. This transition has been observed experimentally in ultracold atoms systems in 1D, 2D and 3D lattice geometries (**Greiner, Mandel, Esslinger, Hänsch, & Bloch**, 2002; **Paredes et al.**, 2004; **Spielman, Phillips, & Porto**, 2007).

We begin the analysis by considering the second quantized Hamiltonian that describes interacting bosonic atoms in an external trapping potential plus lattice. We will assume s-wave interactions which are the relevant interactions in ultra cold gases. In the grand canonical ensemble it is given by:

$$\begin{aligned} \hat{H} = & \int d\mathbf{x} \hat{\Phi}^\dagger(\mathbf{x}) \left(-\frac{\hbar^2}{2m} \nabla^2 + V_{lat}(\mathbf{x}) \right) \hat{\Phi}(\mathbf{x}) + (V(\mathbf{x}) - \mu) \hat{\Phi}^\dagger(\mathbf{x}) \hat{\Phi}(\mathbf{x}) \quad (23) \\ & + \frac{1}{2} \frac{4\pi a_s \hbar^2}{m} \int d\mathbf{x} \hat{\Phi}^\dagger(\mathbf{x}) \hat{\Phi}^\dagger(\mathbf{x}) \hat{\Phi}(\mathbf{x}) \hat{\Phi}(\mathbf{x}), \end{aligned}$$

where $\hat{\Phi}^\dagger(\mathbf{x})$ is the bosonic field operator which creates an atom at the position \mathbf{x} , $V_{latt}(\mathbf{x})$ is the periodic lattice potential, $V(\mathbf{x})$ denotes any additional slowly-varying external potential that might be present (such as a harmonic trap), a_s is the scattering length and m the mass of an atom. μ is the chemical potential which acts as a Lagrange multiplier to fix the mean number of atoms in the grand canonical ensemble.

Similar to the noninteracting situation where we used Wannier orbitals to span the single particle wave function, it is convenient to span the field operator in terms of Wannier orbitals. Assuming that the vibrational energy splitting between bands is the largest energy scale of the problem, a condition which can be fulfilled in most of the experiments, atoms only populate the lowest band and one can restrict the expansion to include only lowest band Wannier orbitals $w_0(\mathbf{x})$,

$$\hat{\Phi}(\mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{j}} \hat{a}_{\mathbf{j}} w_0(\mathbf{x} - \mathbf{x}_{\mathbf{j}}), \quad (24)$$

Here $\hat{a}_{\mathbf{j}}$ is the annihilation operator at site \mathbf{j} which obeys bosonic canonical commutation relations. The sum is taken over the total number of lattice sites. If Eq. (24) is inserted in \hat{H} and only tunneling between nearest neighbors is considered, we obtain the Bose Hubbard Hamiltonian

$$\hat{H}_{BH} = -J \sum_{\langle \mathbf{j}, \mathbf{i} \rangle} \hat{a}_{\mathbf{i}}^\dagger \hat{a}_{\mathbf{j}} + \frac{1}{2} U \sum_{\mathbf{j}} \hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger \hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger a_{\mathbf{j}} a_{\mathbf{j}} + \sum_{\mathbf{j}} (V_{\mathbf{j}} - \mu) \hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger \hat{a}_{\mathbf{j}}. \quad (25)$$

Here the notation $\langle \mathbf{j}, \mathbf{i} \rangle$ restricts the sum to nearest neighbors sites. J given by Eq.(15) and

$$U = \frac{4\pi a_s \hbar^2}{m} \int d\mathbf{x} |w_0(\mathbf{x})|^4, \quad (26)$$

$$V_{\mathbf{j}} = V(\mathbf{x}_{\mathbf{j}}) \quad (27)$$

The first term in the Hamiltonian proportional to J is a measure of the kinetic energy of the system. Next-to-nearest neighbor tunneling amplitudes are typically two orders of magnitude smaller than nearest neighbor ones in the tight-binding limit and to a good approximation they can be neglected.

The second term determines the interaction energy of the system. The parameter U measures the strength of the repulsion of two atoms at lattice site \mathbf{j} . The integral (26) is not as sensitive as Eq. (15) to the oscillatory tails characteristic of the Wannier orbitals, and a Gaussian approximation can be used to estimate it (**Jaksch et al.**, 1998). Under the Gaussian approximation, the ground state wave function centered at the origin of a separable sinusoidal lattice, with lattice depth V_α in the $\alpha = x, y, z$ direction, has the form $w_0(\mathbf{x}) \sim \prod_{\alpha=x,y,z} \exp\left(-\frac{\mathbf{x}_\alpha}{\sqrt{2}a_{ho\alpha}}\right)^2$, with $a_{ho\alpha} = \sqrt{\frac{\hbar}{m\omega_{ho\alpha}}}$ and $\omega_{ho\alpha} = \sqrt{\frac{4E_r V_\alpha}{\hbar^2}}$. Using this ansatz in the integral (26) yields an onsite interaction given by

$$U = \frac{\hbar a_s}{\sqrt{2\pi}} \frac{\bar{\omega}_{ho}}{\bar{a}_{ho}}, \quad (28)$$

with the bar indicating the geometric mean. As the intensity of the lattice is increased the tunneling rate decreases exponentially and the onsite interaction increases as a power law, $V_0^{d/4}$, (d is the dimensionality of the lattice).

The third term in the Hamiltonian takes into account the energy offset at site \mathbf{j} due to a slow varying external potential $V(\mathbf{x})$.

1.2.1 Superfluid Mott insulator transition

At zero temperature the physics described by the Bose Hubbard Hamiltonian can be divided in two different regimes. The interaction dominated regime when J is much smaller than U , and the system is in the Mott insulator phase, and the kinetic energy dominated regime, when tunneling overwhelms the repulsion and the system exhibits superfluid properties. The transition between the two regimes is a consequence of the competition between the kinetic energy which tries to delocalize the particles and the interaction energy which tries to localize them and to make the number fluctuations small.

In the superfluid regime, the kinetic energy term dominates the Hamiltonian and the system behaves as a weakly interacting Bose gas. Quantum fluctuations can be neglected and the system can be described by a macroscopic wave function. For the translationally invariant case the ground state consists of all atoms in the 0-quasimomentum mode

$$|\Psi_{\text{SF}}\rangle = \frac{1}{\sqrt{N!}} \left(\hat{b}_0^\dagger\right)^N |0\rangle, \tag{29}$$

where N is the total number of atoms and $\hat{b}_\mathbf{q}^\dagger = \frac{1}{\sqrt{M}} \sum_{\mathbf{j}} \hat{a}_{\mathbf{j}} e^{i\mathbf{a}\mathbf{q}\cdot\mathbf{j}}$ is the annihilation operator of an atom with quasimomentum. Remember a is the lattice spacing.

Since the many body state is almost a product over identical single particle wave functions the system has a well defined phase and large number fluctuations $\sim \sqrt{N}$. The macroscopic occupation of a single mode implies that the commutator of the annihilation and creation operators that create and destroy a particle in the condensate mode can be neglected with respect to the total number of atoms in the mode. Therefore, to a good approximation the field operator can be replaced by a c-number,

$$\hat{b}_0 \rightarrow \langle \hat{b}_0 \rangle \tag{30}$$

This procedure can be interpreted as giving to the field operator a non zero average, $\langle \hat{b}_0 \rangle = \sqrt{N} e^{i\theta}$, and thus a well defined phase to system. Because the original Hamiltonian is invariant under global phase transformation, this definition of BEC corresponds to an spontaneous symmetry breaking (Bogoliubov, 1947; Dalfvo, Giorgini, & Stringari, 1999; P. W. Anderson, 1966; Leggett, 2001; Leggett & Sols, 1991). The wave function associated with the condensate mode, in this case the zero quasi-momentum eigenstate $\psi_{\mathbf{j}} = \sqrt{\frac{N}{M}} e^{i\theta}$ is often called “condensate wave function”. It characterizes the off-diagonal long range order present in the one particle density matrix (Ginzburg & Landau, 1950; Penrose & Onsager, 1956).

$$\rho_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(1)} = \lim_{|\mathbf{i}-\mathbf{j}|\rightarrow\infty} \langle \hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger \hat{a}_{\mathbf{i}} \rangle = \psi_{\mathbf{j}}^* \psi_{\mathbf{j}} = N/M. \tag{31}$$

Strictly speaking, in finite size systems with well defined number of particles neither the concept of broken symmetry, nor the one of off-diagonal long range order can be applied. However the condensate wave function can still be determined by diagonalization of the one particle density matrix. The eigenstate with larger eigenvalue corresponds to the condensate wave function.

As interaction increases the average kinetic energy required for an atom to hop from one site to the next becomes insufficient to overcome the energy cost. Atoms tend to get localize at individual lattice sites and number fluctuations are reduced. Deep in the Mott insulator

phase the ground state of the system instead consist of localized atomic wave functions with a fixed number of atoms per site.

$$|\Psi_{\text{MI}}\rangle = \prod_{\mathbf{j}} \frac{1}{\sqrt{n_o!}} (\hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger)^{n_o} |0\rangle, \quad (32)$$

where $n_o = N/M$ is the filling factor or mean number of particles per site. We have assumed that the number of particles is commensurate with lattice sites, i.e. that n_o is an integer.

The lowest lying excitations that conserve particle number are particle-hole excitations (adding plus removing a particle from the system). The Mott phase is characterized by the existence of an energy gap. The gap is determined by the energy necessary to create one particle-hole pair.

1.2.2 Mean Field Phase diagram

The zero temperature Bose-Hubbard phase diagram (M. P. A. Fisher et al., 1989; Krauth et al., 1992) of a translational invariant system $V_j = 0$ exhibits lobe-like Mott insulating phases in the J - μ plane, see Fig. 5. Each Mott lobe is characterized by having a fixed integer density. Inside these lobes the compressibility, $\partial\rho/\partial\mu$ with ρ the average density of the system, vanishes.

The physics behind this diagram can be understood as follows: If we start at some point in the Mott insulating phase and increase μ while keeping J fixed, there is going to be a point at which the kinetic energy of adding an extra particle and letting it hop around will balance the interaction energy cost. With an extra particle free to move around the lattice phase coherence is recovered and the system enters the superfluid regime. Similarly, by decreasing μ from a point in the Mott phase, at some point eventually it will be energetically favorable to remove one particle from the system. The extra mobile hole will induce also phase coherence and the system will condense in a superfluid state. Since the kinetic energy of the system increases with J , the width of the lobes decreases with J . The distance in the μ direction at fixed J between the upper and lower part of the lobe is the energy gap. At $J = 0$ the gap is just equal to U . Also at $J = 0$ the intersection points between the lobes with density $\rho = n_0$ and the ones with density $\rho = n_0 + 1$ are degenerated. Because there is not energy barrier to the addition of an extra particle at this generated points the system remain superfluid. Mott insulator phases occur only at integer densities, non-integer densities contours lie entirely in the superfluid phase because there is always an extra particle that can hop without energy cost.

The phase diagram includes two different types of phase transition. One type takes place at any generic point of the phase boundary, and it is driven by the energy cost to add or subtract small numbers of particles to the incompressible Mott state as explained above. On the other hand, the other type only occurs at fixed integer density and takes place at the tip of the lobes. This transition is driven at fixed density by decreasing U/J and enabling the bosons to overcome the on site repulsion. The two kinds of phase transition belong to different universality classes. In the generic one, the parameter equivalent to the reduced temperature $\delta = T - T_c$ for finite temperature transitions that measures the distance from the transition is $\delta \sim \mu - \mu_c$, with μ_c the chemical potential at the phase boundary. For the special fixed density, on the other hand, one must take $\delta \sim (J/U) - (J/U)_c$. As shown in M. P. A. Fisher et al. (1989) provided $\delta \sim \mu - \mu_c$, the compressibility has a singular part scaling near the transition as $\delta^{-\alpha}$, $\alpha > 0$. This scaling does not apply at the special fixed density Mott-Superfluid transition for which $\delta \sim (J/U) - (J/U)_c$ and differentiation with respect to delta becomes inequivalent to differentiation with respect to the chemical potential.

Mean Field Phase diagram

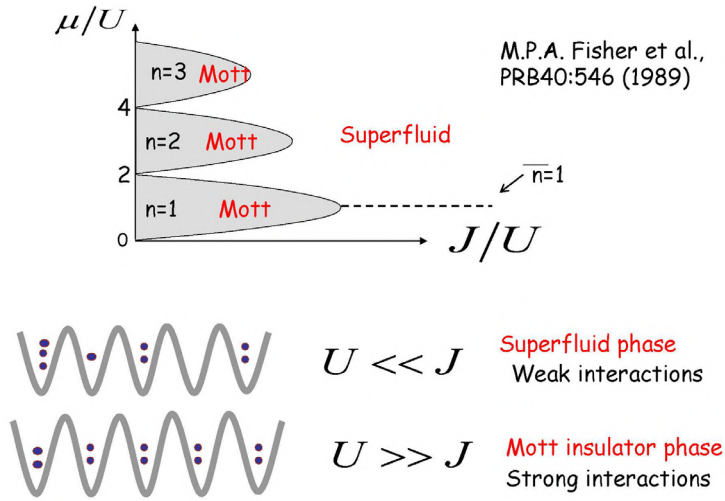


Figure 5. Zero temperature phase diagram of the Superfluid to Mott insulator transition. The dashed lines are contours with fixed integer density.

Most of the features of the phase diagram discussed above can be verified by simple calculations done using a decoupling mean field approximation. Under the decoupling approximation one introduces a real superfluid order parameter $\psi = \langle \hat{a}_j^\dagger \rangle = \langle \hat{a}_j \rangle$, and constructs a consistent mean-field theory by substituting the kinetic energy term by

$$\begin{aligned} \hat{a}_j^\dagger \hat{a}_i &\rightarrow \hat{a}_j^\dagger \langle \hat{a}_i \rangle + \langle \hat{a}_j^\dagger \rangle \hat{a}_i - \langle \hat{a}_j^\dagger \rangle \langle \hat{a}_i \rangle \\ &= \psi (\hat{a}_j^\dagger + \hat{a}_i) - \psi^2 \end{aligned} \tag{33}$$

into Eq. 25. This yields

$$\hat{H}_{mean} = -Jz\psi \sum_{\mathbf{j}} (\hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger + \hat{a}_{\mathbf{j}} - \psi) + \frac{1}{2}U \sum_{\mathbf{j}} \hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger \hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger \hat{a}_{\mathbf{j}} \hat{a}_{\mathbf{j}} + \sum_{\mathbf{j}} (-\mu) \hat{a}_{\mathbf{j}}^\dagger \hat{a}_{\mathbf{j}}$$

where $z = 2d$ is the number of nearest-neighbor sites. This Hamiltonian is diagonal with respect to the site index \mathbf{j} , so we can use an effective onsite Hamiltonian. We will therefore drop the subscript \mathbf{j} in the following.

By treating ψ as the perturbation parameter one can use perturbation theory to calculate the mean field energy. Assuming commensurate filling $N/M = n_0 = 1, 2, \dots$, to zero order in ψ the ground state of the system will have energy $E_{n_0}^{(0)}$ and exactly n_0 particles per site (Eq. 32). In this unperturbed occupation number basis the odd powers of the expansion of the energy in ψ will always be zero. Up to four order the ground state energy becomes

$$E = E^{(0)} + \psi^2 E^{(2)} + \psi^4 E^{(4)} \tag{34}$$

with $E^{(2)}/Jz = -\sum_{m=-1}^1 \frac{|\langle n_0 | \hat{a} + \hat{a}^\dagger | n_0 + m \rangle|^2}{E_{n_0}^{(0)} - E_{n_0+m}^{(0)}} + 1$

If we now follow the usual Landau procedure for second order phase transitions and minimize Eq. 34 with respect to the superfluid order parameter ψ , we find that $\psi \neq 0$ when $E^{(2)} < 0$ and that $\psi = 0$ when $E^{(2)} > 0$. This means that $E^{(2)} = 0$ signifies the boundary between the superfluid and the insulator phases. The solution $E^{(2)} = 0$ occurs for

$$\frac{\mu^\pm}{Jz} = \frac{1}{2} \left(\frac{U}{Jz} (2n_0 - 1) - 1 \pm \sqrt{\left(\frac{U}{Jz} \right)^2 - 2 \frac{U}{Jz} (2n_0 + 1) + 1} \right) \quad (35)$$

By equating $\mu^+ = \mu^-$ one finds the point of smallest U for each lobe which corresponds to the critical value at the tip:

$$\frac{U_c}{Jz} = \left(2n_0 + 1 + \sqrt{(2n_0 + 1)^2 - 1} \right) \quad (36)$$

1.2.3 The Bose Hubbard model and Superfluidity

The concept of superfluidity is closely related to the existence of a condensate in the interacting many-body system. Formally, the one-body density matrix $\rho^{(1)}(\mathbf{x}, \mathbf{x}')$ has to have exactly one macroscopic eigenvalue which defines the number of particles in the condensate; the corresponding eigenvector describes the condensate wave function $\phi_0(\mathbf{x}) = e^{i\Theta(\mathbf{x})} |\phi_0(\mathbf{x})|$. A spatially varying condensate phase, $\Theta(\mathbf{x})$, is associated with a velocity field for the condensate by

$$\mathbf{v}_0(\mathbf{x}) = \frac{\hbar}{m} \nabla \Theta(\mathbf{x}). \quad (37)$$

This irrotational velocity field is identified with the velocity of the *superfluid flow*, $\mathbf{v}_s(\mathbf{x}) \equiv \mathbf{v}_0(\mathbf{x})$ (Leggett, 1999; Lifshitz & Pitaevskii, 1980) and enables us to derive an expression for the superfluid fraction, f_s . Consider a system with a finite linear dimension, L along the \mathbf{e}_1 -direction, and a ground-state energy, E_0 , calculated with periodic boundary conditions. Now we impose a linear phase variation, $\Theta(\mathbf{x}) = \theta x_1/L$ with a total twist angle θ over the length of the system in the \mathbf{e}_1 -direction. The resulting ground-state energy, E_θ will depend on the phase twist. For very small twist angles, $\theta \ll \pi$, the energy difference, $E_\theta - E_0$, can be attributed to the kinetic energy, T_s , of the superflow generated by the phase gradient. Thus,

$$E_\theta - E_0 = T_s = \frac{1}{2} m N f_s v_s^2, \quad (38)$$

where m is the mass of a single particle and N is the total number of particles so that $m N f_s$ is the total mass of the superfluid component. Replacing the superfluid velocity, \mathbf{v}_s with the phase gradient according to Eq. (37) leads to a fundamental relation for the superfluid fraction.

$$f_s = \frac{2m L^2}{\hbar^2 N} \frac{E_\theta - E_0}{\theta^2} = \frac{1}{N} \frac{E_\theta - E_0}{J (\Delta\theta)^2}. \quad (39)$$

where the second equality applies to a one dimensional lattice system on which a linear phase variation has been imposed. Here the distance between sites is a , the phase variation over this distance is $\Delta\theta$, and the number of sites is M . In this case, $J \equiv \hbar^2 / (2ma^2)$.

Technically the phase variation can be imposed through so-called twisted boundary conditions (M. E. Fisher, Barber, & Jasnow, 1973). In the context of the discrete Bose-Hubbard model it is, however, more convenient to map the phase variation by means of a unitary

transformation onto the Hamiltonian (Roth & Burnett, 2003; Rey et al., 2003). The resulting “twisted” Hamiltonian in this case

$$\hat{H}_\theta = \sum_{j=1}^M \hat{n}_j V_j - J \sum_{n=1}^M (e^{-i\Delta\theta} \hat{a}_{j+1}^\dagger \hat{a}_j + e^{i\Delta\theta} \hat{a}_j^\dagger \hat{a}_{j+1}) + \frac{U}{2} \sum_{j=1}^M \hat{n}_j (\hat{n}_j - 1). \quad (40)$$

exhibits additional phase factors $e^{\pm i\Delta\theta}$ — the so-called Peierls phase factors — in the hopping term. We calculate the change in energy $E_\theta - E_0$ under the assumption that the phase change $\Delta\theta$ is small so that we can write:

$$e^{-i\Delta\theta} \simeq 1 - i\Delta\theta - \frac{1}{2}(\Delta\theta)^2. \quad (41)$$

Using this expansion the twisted Hamiltonian (40) takes the following form:

$$\hat{H}_\theta \simeq \hat{H}_0 + \Delta\theta \hat{J} - \frac{1}{2}(\Delta\theta)^2 \hat{T} = \hat{H}_0 + \hat{H}_{\text{pert}}, \quad (42)$$

where we retain terms up to second order in $\Delta\theta$. The current operator \hat{J} (Note that the physical current is given by this expression multiplied by $\frac{1}{\hbar}$) and the hopping operator \hat{T} are given by:

$$\hat{J} \equiv iJ \sum_{j=1}^M (\hat{a}_{j+1}^\dagger \hat{a}_j - \hat{a}_j^\dagger \hat{a}_{j+1}) \quad (43)$$

$$\hat{T} \equiv -J \sum_{j=1}^M (\hat{a}_{j+1}^\dagger \hat{a}_j + \hat{a}_j^\dagger \hat{a}_{j+1}). \quad (44)$$

The change in the energy $E_\theta - E_0$ due to the imposed phase twist can now be evaluated in second order perturbation theory

$$E_\theta - E_0 = \Delta E^{(1)} + \Delta E^{(2)}. \quad (45)$$

The first order contribution to the energy change is proportional to the expectation value of the hopping operator

$$\Delta E^{(1)} = \langle \Psi_0 | \hat{H}_{\text{pert}} | \Psi_0 \rangle = -\frac{1}{2}(\Delta\theta)^2 \langle \Psi_0 | \hat{T} | \Psi_0 \rangle. \quad (46)$$

Here $|\Psi_0\rangle$ is the ground state of the original Bose-Hubbard Hamiltonian. The second order term is related to the matrix elements of the current operator involving the excited states $|\Phi_\nu\rangle$ ($\nu = 1, 2, \dots$) of the original Hamiltonian

$$\Delta E^{(2)} = - \sum_{\nu \neq 0} \frac{|\langle \Psi_\nu | \hat{H}_{\text{pert}} | \Psi_0 \rangle|^2}{E_\nu - E_0} = -(\Delta\theta)^2 \sum_{\nu \neq 0} \frac{|\langle \Psi_\nu | \hat{J} | \Psi_0 \rangle|^2}{E_\nu - E_0}. \quad (47)$$

Thus we obtain for the energy change up to second order in $\Delta\theta$

$$E_\theta - E_0 = (\Delta\theta)^2 \left(-\frac{1}{2} \langle \Psi_0 | \hat{T} | \Psi_0 \rangle - \sum_{\nu \neq 0} \frac{|\langle \Psi_\nu | \hat{J} | \Psi_0 \rangle|^2}{E_\nu - E_0} \right) = M(\Delta\theta)^2 D, \quad (48)$$

$$D \equiv \frac{1}{M} \left(-\frac{1}{2} \langle \Psi_0 | \hat{T} | \Psi_0 \rangle - \sum_{\nu \neq 0} \frac{|\langle \Psi_\nu | \hat{J} | \Psi_0 \rangle|^2}{E_\nu - E_0} \right).$$

The quantity D , defined above, is formally equivalent to the Drude weight used to specify the DC conductivity of charged fermionic systems (Shastry & Sutherland, 1990). The

superfluid fraction is then given by the contribution of both the first and second order term:

$$\begin{aligned}
 f_s &= f_s^{(1)} - f_s^{(2)}; \\
 f_s^{(1)} &\equiv -\frac{1}{2NJ} \left(\langle \Phi_0 | \hat{T} | \Phi_0 \rangle \right), \\
 f_s^{(2)} &\equiv \frac{1}{NJ} \left(\sum_{v \neq 0} \frac{|\langle \Phi_v | \hat{J} | \Phi_0 \rangle|^2}{E_v - E_0} \right).
 \end{aligned} \tag{49}$$

In general both, the first and the second order term contribute. The superfluid fraction is 1 for the noninteracting system and decreases slowly for small U/J . In the region of the Mott transition f_s drops rapidly and goes to zero in the Mott-insulator phase. The rapid decrease of the total superfluid fraction is largely due to the second order contribution.

1.2.4 Bogoliuov treatment of the superfluid to Mott transition

As mentioned before the Bose Hubbard Hamiltonian is the simplest model that describes interacting bosons in a lattice. Even though the Hamiltonian looks simple in general it is very difficult to deal with exactly and perturbative or approximated treatments are in order. A systematic approach to deal with the weakly interacting regime uses the ideas proposed by Bogoliubov in 1947 (**Bogoliubov**, 1947). The Bogoliubov approximation starts by treating the field operator as a c -number plus a small fluctuating term. The c -number describes the condensate or the coherent part of the matter field and the fluctuating term accounts for quantum correlations. Since in a weakly interacting gas, quantum fluctuations are small, one can neglect third and higher terms in the fluctuating field and derive an effective quadratic Hamiltonian in the fluctuating field which can be exactly diagonalized.

In the following, we will apply the Bogoliubov approximation to the Bose Hubbard Hamiltonian and derive the correspondent Bogoliubov-de Gennes (BdG) equations as developed in Refs. (**van Oosten et al.**, 2001; **Roth & Burnett**, 2003; **Rey et al.**, 2003). We will restrict our analysis to zero temperature $T = 0$.

In the very weakly interacting regime, to a good approximation, the field operator can be written in terms of a c -number plus a fluctuation operator:

$$\hat{a}_i = \psi_i + \hat{\phi}_i. \tag{50}$$

Replacing this expression for \hat{a}_n in the Bose Hubbard Hamiltonian leads to :

$$\hat{H} = E_0 + \hat{H}_1 + \hat{H}_2 + \hat{H}_3 + \hat{H}_4, \tag{51}$$

with

$$H_0 = -J \sum_{\langle n, n' \rangle} \psi_n^* \psi_{n'} + \sum_n (V_n - \mu) |\psi_n|^2 + \frac{U}{2} |\psi_n|^4, \tag{52}$$

$$\hat{H}_1 = -J \sum_{\langle n, n' \rangle} \hat{\phi}_n \psi_{n'}^* + \sum_n (V_n - \mu + U |\psi_n|^2) \psi_n^* \hat{\phi}_n + h.c., \tag{53}$$

$$\begin{aligned}
 \hat{H}_2 = & -J \sum_{\langle n, n' \rangle} \hat{\phi}_n^\dagger \hat{\phi}_{n'} + \sum_n (V_n - \mu) \hat{\phi}_n^\dagger \hat{\phi}_n + \\
 & \frac{U}{2} \sum_n (\hat{\phi}_n^{2\dagger} \psi_n^2 + \hat{\phi}_n^2 \psi_n^{2*} + (\hat{\phi}_n^\dagger \hat{\phi}_n + \hat{\phi}_n \hat{\phi}_n^\dagger) |\psi_n|^2),
 \end{aligned} \tag{54}$$

$$\hat{H}_3 = U \sum_n \hat{\phi}_n^\dagger \hat{\phi}_n^\dagger \hat{\phi}_n \psi_n + h.c., \tag{55}$$

$$\hat{H}_4 = \frac{U}{2} \sum_n \hat{\phi}_n^\dagger \hat{\phi}_n^\dagger \hat{\phi}_n \hat{\phi}_n \tag{56}$$

Where $\langle n, n' \rangle$ restricts the sum over m to nearest neighbors and $h.c.$ stands for the hermitian adjoint. The terms of the Hamiltonian have been grouped in equations according to the number of non condensate operators which they contain.

The first step is the minimization of the energy functional H_0 . This requires the condensate amplitudes ψ_n to be a solution of the following non-linear equation,

$$\mu \psi_n = -J \sum_{\langle m, n \rangle} \psi_m + (V_n + U |\psi_n|^2) \psi_n \quad (57)$$

This equation is known as the discrete nonlinear Schrödinger equation (DNLSE). It is a discrete version of the so called Gross-Pitaevskii equation (GPE) (**E. P. Gross**, 1961; **Pitaevskii**, 2003). It can be also obtained by spanning the GPE equation in a Wannier orbital basis and then using the tight binding approximation (see Eq. 14.) If ψ_n is a solution of Eq. 57 it means that the linear Hamiltonian \hat{H}_1 vanishes.

The quadratic Hamiltonian \hat{H}_2 allows the leading order effects of the non-condensate atoms to be taken into account. \hat{H}_2 can be diagonalized by finding a basis of so-called quasiparticle states which do not interact with each other. Mathematically this involves a linear canonical transformation of the single-particle creation and annihilation operators \hat{a}_n^\dagger and \hat{a}_n into quasiparticle operators $\hat{\alpha}_s^\dagger, \hat{\alpha}_s$. The transformation is what is known as Bogoliubov transformation and is given by

$$\hat{\phi}_n = \sum_{s \neq 0} u_n^s \hat{\alpha}_s - v_n^{*s} \hat{\alpha}_s^\dagger \quad (58)$$

In general the spectrum of fluctuations includes a zero mode. This mode is the Goldstone boson associated with the breaking of global phase invariance by the condensate. The zero mode is essentially non perturbative and it introduces an artificial infrared divergence in low dimensional models. For this reason quadratic approximations are actually improved if the contribution from this mode is neglected all together (**Al Khawaja, Andersen, Proukakis, & Stoof**, 2002). A different way to deal with the zero mode has been proposed by Refs. (**Castin & Dum**, 1998; **Gardiner**, 1997; **Morgan**, 2000a, 2000b). For simplicity we are going to ignore zero mode fluctuations and restrict the fluctuation operators to act only on the excited states.

The Bogoliubov transformation Eq. 58 is required to be canonical, which means that it preserves the commutation relations and leads to bosonic quasiparticles. To satisfy this, the amplitudes $\{u_n^s, v_n^s\}$ are constrained by the conditions:

$$\sum_n u_n^{*s} u_n^{s'} - v_n^{*s} v_n^{s'} = \delta_{ss'}, \quad (59)$$

$$\sum_n u_n^s v_n^{s'} - v_n^{*s} u_n^{*s'} = 0. \quad (60)$$

The necessary and sufficient conditions that the quasiparticle amplitudes have to fulfill to diagonalize the Hamiltonian are provided by the so called Bogoliubov-de Gennes (BdG) equations

$$\begin{pmatrix} \mathcal{L} & \mathcal{M} \\ \mathcal{M}^* & \mathcal{L} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{u}^s \\ \mathbf{v}^s \end{pmatrix} = \omega_s^B \begin{pmatrix} \mathbf{u}^s \\ -\mathbf{v}^s \end{pmatrix} \quad (61)$$

with $\mathbf{u}^s = (u_1^s, u_2^s, \dots)$, $\mathbf{v}^s = (v_1^s, v_2^s, \dots)$ and $\psi = (\psi_1, \psi_2, \dots)$. The matrices \mathcal{L} and \mathcal{M} are given by

$$\mathcal{L}_{nm} = -J \sum_{\langle n, l \rangle} \delta_{nl} \delta_{lm} + \delta_{nm} (2U |\psi_n|^2 + V_n - \mu) \quad (62)$$

$$\mathcal{M}_{nm} = -U \psi_n^2 \delta_{nm}. \quad (63)$$

with δ_{nl} the Kronecker delta which is one if $n = k$ and zero otherwise. If the BdG equations are satisfied, the quadratic Hamiltonian takes the form

$$\hat{H}_2 = \sum_{s \neq 0} \left[\hbar \omega_s^B \hat{\alpha}_s^\dagger \hat{\alpha}_s + \frac{1}{2} (\hbar \omega_s^B - \mathcal{L}_{ss}) \right]. \quad (64)$$

The quasi-particle energies $\hbar \omega_s^B$ come in pairs: if $\hbar \omega_s^B$ is a solution for the amplitudes $(\mathbf{u}^s, \mathbf{v}^s)$ then $-\hbar \omega_s^B$ is also a solution for the amplitudes $(\mathbf{v}^{s*}, \mathbf{u}^{s*})$. The solution with zero energy is always a solution and in this case the amplitudes must be proportional to the condensate $(\mathbf{v}^0, \mathbf{u}^0) \propto (\psi, \psi)$. We explicitly exclude the zero mode solution to guarantee that the excitations are orthogonal to the condensate.

To have a complete description of the quadratic Hamiltonian, we define the one-body density fluctuation matrix, ρ_{nm} , and the anomalous average matrix, m_{nm} , as:

$$\rho_{nm} = \langle \hat{a}_n^\dagger \hat{a}_m \rangle - \langle \hat{a}_n^\dagger \rangle \langle \hat{a}_m \rangle, \quad (65)$$

$$m_{nm} = \langle \hat{a}_n \hat{a}_m \rangle - \langle \hat{a}_n \rangle \langle \hat{a}_m \rangle. \quad (66)$$

The averages denote an ordinary quantum expectation value. In the zero temperature situation, the average is over the ground quasiparticle state given by $\hat{\alpha}_s|0\rangle = 0$ and the ρ_{nm} and m_{nm} can be written in terms of quasiparticle amplitudes as:

$$\rho_{nm} = \sum_{s \neq 0} v_n^{s*} v_m^s, \quad (67)$$

$$m_{nm} = - \sum_{s \neq 0} u_n^s v_m^{s*}. \quad (68)$$

The quantity ρ_{nm} represents the non-condensate population at position n or depletion at position n . If the average number of atoms is N , the depletion and condensate atoms are related by the equation:

$$N = \sum_n \langle \hat{a}_n^\dagger \hat{a}_n \rangle = \sum_n (|\psi_n|^2 + \rho_{nn}) \quad (69)$$

To understand many-body effects included in the quadratic approximations we study the case where no external confinement is present, $V_n = 0$. We assume a d dimensional separable square optical lattice with equal tunneling matrix element J in all directions and periodic boundary conditions. The total number of wells is M .

Due to the translational symmetry of the system the condensate amplitudes are constant over the lattice, $\psi_n = \sqrt{n_c}$. The quasiparticle modes have a plane wave character and therefore can be related to quasimomentum modes:

$$u_n^{\mathbf{q}} = \frac{1}{\sqrt{M}} e^{i\mathbf{q} \cdot \mathbf{x}_n} u_{\mathbf{q}}, \quad v_n^{\mathbf{q}} = \frac{1}{\sqrt{M}} e^{i\mathbf{q} \cdot \mathbf{x}_n} v_{\mathbf{q}}. \quad (70)$$

Here the vector \mathbf{q} denotes the quasi-momentum whose components assume discrete values which are integer multiples of $\frac{2\pi}{a\sqrt{M}}$ with a is the lattice spacing. The amplitudes $u_{\mathbf{q}}$ and $v_{\mathbf{q}}$ must satisfy the condition $|u_{\mathbf{q}}|^2 - |v_{\mathbf{q}}|^2 = 1$ and can all be chosen to be real and to depend only on the modulus of the wave vector ($u_{\mathbf{q}} = u_{-\mathbf{q}}$, $v_{\mathbf{q}} = v_{-\mathbf{q}}$).

In the translationally invariant system the DNLSE reduces to

$$\mu = -zJ + n_c U \tag{71}$$

where z is the number of nearest neighbors $z = 2d$.

The BdG equations become the following 2×2 eigenvalue problem

$$\begin{pmatrix} \mathcal{L}_{\mathbf{q}\mathbf{q}} & -\mathcal{M}_{\mathbf{q}-\mathbf{q}} \\ \mathcal{M}_{\mathbf{q}-\mathbf{q}} & -\mathcal{L}_{\mathbf{q}\mathbf{q}} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_{\mathbf{q}} \\ v_{\mathbf{q}} \end{pmatrix} = \hbar\omega_{\mathbf{q}} \begin{pmatrix} u_{\mathbf{q}} \\ v_{\mathbf{q}} \end{pmatrix}, \tag{72}$$

with

$$\mathcal{L}_{\mathbf{q}\mathbf{q}} = \varepsilon_{\mathbf{q}} + n_c U, \quad \mathcal{M}_{\mathbf{q}-\mathbf{q}} = n_c U. \tag{73}$$

Here we have introduced the definition $\varepsilon_{\mathbf{q}} = 4J \sum_{i=1}^d \sin^2(\frac{q_i a}{2})$.

The quasiparticle energies $\hbar\omega_{\mathbf{q}}$ and modes are found by diagonalizing Eq.(73):

$$\hbar^2 \omega_{\mathbf{q}}^2 = \mathcal{L}_{\mathbf{q}\mathbf{q}}^2 - \mathcal{M}_{\mathbf{q}-\mathbf{q}}^2 = \varepsilon_{\mathbf{q}}^2 + 2Un_c \varepsilon_{\mathbf{q}}, \tag{74}$$

$$u_{\mathbf{q}}^2 = \frac{\mathcal{L}_{\mathbf{q}\mathbf{q}} + \hbar\omega_{\mathbf{q}}}{2\hbar\omega_{\mathbf{q}}} = \frac{\varepsilon_{\mathbf{q}} + n_c U + \hbar\omega_{\mathbf{q}}}{2\hbar\omega_{\mathbf{q}}}, \tag{75}$$

$$v_{\mathbf{q}}^2 = \frac{\mathcal{L}_{\mathbf{q}\mathbf{q}} - \hbar\omega_{\mathbf{q}}}{2\hbar\omega_{\mathbf{q}}} = \frac{\varepsilon_{\mathbf{q}} + n_c U - \hbar\omega_{\mathbf{q}}}{2\hbar\omega_{\mathbf{q}}}, \tag{76}$$

$$u_{\mathbf{q}} v_{\mathbf{q}} = -\frac{\mathcal{M}_{\mathbf{q}-\mathbf{q}}}{2\hbar\omega_{\mathbf{q}}} = \frac{n_c U}{2\hbar\omega_{\mathbf{q}}} \tag{77}$$

and

$$n = n_c + \frac{1}{M} \sum_{\mathbf{q} \neq \mathbf{0}} v_{\mathbf{q}}^2, \tag{78}$$

with n the total density, $n = N/M$. The constrain that fixes the number of particles can be written as

$$n_c = n - \frac{1}{M} \sum_{\mathbf{q} \neq \mathbf{0}} \left(\frac{\varepsilon_{\mathbf{q}} + Un_c}{2\hbar\omega_{\mathbf{q}}} - \frac{1}{2} \right). \tag{79}$$

As opposed to the free particle system where for high momentum always the single particle energy (which grows as q^2) is dominant, in the presence of the lattice the single particle excitations are always bounded by $4Jd$. Therefore, in the regime $Un_c/J > 1$ the interaction term dominates for all quasimomentum and so $\hbar\omega_{\mathbf{q}} \sim \sqrt{2Un_c \varepsilon_{\mathbf{q}}}$. On the other hand, in the weakly interacting regime, the most important contribution to the sum comes from the low lying modes. For these modes is also true that $\hbar\omega_{\mathbf{q}} \sim \sqrt{2Un_c \varepsilon_{\mathbf{q}}}$. Thus, to a good approximation the condensate fraction can be written as:

$$n_c \approx g - \sqrt{\frac{Un_c}{J}} \alpha \tag{80}$$

with

$$\alpha = \alpha(d, M) \equiv \frac{1}{M} \sum_{\mathbf{q} \neq 0} \frac{\sqrt{J}}{2\sqrt{2\varepsilon_{\mathbf{q}}}} \quad (81)$$

$$g = \begin{cases} n + \frac{M-1}{2M} & Un/J \gtrsim 1 \\ n & Un/J \ll 1 \end{cases} \quad (82)$$

In Eq.(82) the term $\frac{M-1}{2M}$ is a finite size effect term which is important to keep for low density systems. α is a dimensionless quantity which depends only on the dimensionality of the system. In the thermodynamics limit, $M \rightarrow \infty$ the sum can be replaced by an integral and we find

$$\alpha(1, \infty) \rightarrow \frac{1}{2\sqrt{2\pi}} \ln(\cot(q_0)) \Big|_{q_0 \rightarrow 0} \quad (83)$$

$$\alpha(2, \infty) = 0.227293 \quad (84)$$

$$\alpha(3, \infty) = 0.160287 \quad (85)$$

The infrared divergency in the one dimensional thermodynamic limit is a consequence of the importance of long wave length correlations in low dimensional systems. For finite one dimensional systems however $\alpha(1, M)$ has a finite value.

Because Eqs. ((74)-(75)) are completely determined if n_c is known, by solving Eq. (80) we obtain all necessary information. The solution of the algebraic equation is:

$$n_c \approx g + \frac{\alpha^2 U}{2J} - \sqrt{g \frac{\alpha^2 U}{J} + \frac{\alpha^4 U^2}{4J^2}} \quad (86)$$

Eq. (86) tells us that for very weak interactions almost all the atoms are in the condensate. As interaction increases the condensate fraction decreases but it only vanishes when $U/J \rightarrow \infty$. The BdG equations therefore fail to predict any superfluid to Mott insulator phase transition. Since for non integer fillings the system is never a Mott insulator the BdG equations describe much better incommensurate systems.

1.2.5 External trapping potential

Up to this point we have discussed the basic aspects of the superfluid-Mott insulator transition in a translationally invariant system. The situation is different for a inhomogeneous system with a fixed total number of atoms and external confinement. This is the case realized in experiments, where besides the lattice there is a harmonic trap that collects the atoms at the center. In this case the density of atoms is not fixed since the atoms can redistribute over the lattice and change the local filling factor.

To deal with the inhomogeneous case, it is possible to define an effective local chemical potential, $\mu_{\mathbf{j}} = \mu - V_{\mathbf{j}}$, at each lattice site \mathbf{j} . If the change in the mean number of atoms between neighboring sites is small, the system can be treated locally as an homogeneous system. Because in the inhomogeneous case, the local chemical potential is fixed by the density, as the ratio U/J is changed the system can cross locally the boundary between the superfluid and Mott insulator phases. For example if the chemical potential at the trap center falls into the $n_0 = 2$ Mott lobe, one obtains a series of Mott domains separated by a superfluid by moving to the boundary of the trap mimicking a wedding cake. In this manner, all different phases that exist for given J/U are present simultaneously.

The existence of such wedding-cake-like density profiles of a Mott insulator is supported by Monte Carlo calculations in one, two, and three dimensions. It has been pointed out

recently nevertheless that at the quantitative level the local density approximation is not fully correct (**Rigol, Batrouni, Rousseau, & Scalettar**, 2009) and corrections of the local density approximation have been measured in 2D systems (**Jiménez-García et al.**, 2010).

The shell structure has been experimentally measured by using indirect methods such as mean field shifts (**G. K. Campbell et al.**, 2006) and spatially selective microwave transitions together with spin changing collisions (**Fölling, Widera, Müller, Gerbier, & Bloch**, 2006). Just recently direct in situ imaging methods with single lattice site addressability have successfully resolved the shell structure in 2D systems (**Gemelke, Zhang, Hung, & Chin**, 2009; **Bakr et al.**, 2010; **Sherson, Weitenberg, Endres, Cheneau, & Bloch**, 2010)

So far we have restricted our analysis to spinless bosons. In the following we will consider the more general situation in which the bosons carry an additional spin degree of freedom and discuss the application of spinful bosons towards the investigation of quantum magnetism.

1.3 Quantum magnetism in Cold atom systems

Let me start this section by asking a question. Why are some material ferromagnetic or antiferromagnetic? The origin of magnetic ordering has been a topic of great interest in condensed matter Physics.

Quantum mechanical many-electron systems without interactions universally exhibit paramagnetism (they exhibit magnetic ordering only in the presence of a magnetic field). The origin of quantum magnetism should then be sought in electron-electron interactions. In most solids, however, the dominant part of the interaction between electrons is the Coulomb interaction, which is perfectly spin-independent. We are thus faced with a very interesting and fundamental problem in theoretical physics which is to determine whether spin-independent interactions can be the origin of magnetic ordering.

1.3.1 Exchange interactions

As initially proposed for electrons by **Dirac and Fowler** (1926, 1929) and **Heisenberg** (1926, 1928), effective spin-spin interactions can arise due to the interplay between the spin-independent Coulomb repulsion and exchange symmetry and do not require any direct coupling between the spins of the particles. The nature of such spin-exchange interactions is typically short-ranged, since it is governed by the wave function overlap of the underlying electronic orbitals.

The importance of exchange interactions can be already seen in two electron systems such as the excited states of the helium atom with one electron in the hydrogenic ground state ϕ_0 and the other in an excited state ϕ_1 . Since Coulomb repulsion is spin independent the ground state should be four fold degenerate, i.e. the states $|\uparrow, \uparrow\rangle, |\downarrow, \downarrow\rangle, |\uparrow, \downarrow\rangle, |\downarrow, \uparrow\rangle$ should have in principle the same energy. However, the Pauli exclusion principle enforces the wave function of fermionic particles to be antisymmetric under exchange and thus only the following configurations are allowed $\frac{1}{\sqrt{2}}(|\phi_1 \phi_2\rangle - |\phi_2 \phi_1\rangle) \times |S = 1, M = \pm 1, 0\rangle$ also called orthohelium and $\frac{1}{\sqrt{2}}(|\phi_1 \phi_2\rangle + |\phi_2 \phi_1\rangle) \times |S = 0, M = 0\rangle$ the so called parahelium. With $|S = 1, M = 1\rangle = |\uparrow, \uparrow\rangle, |S = 1, M = -1\rangle = |\downarrow, \downarrow\rangle$ and $|S = 1, M = 0\rangle = \frac{1}{\sqrt{2}}(|\uparrow, \downarrow\rangle + |\downarrow, \uparrow\rangle)$, the spin triplet states and $|S = 0, M = 0\rangle = \frac{1}{\sqrt{2}}(|\uparrow, \downarrow\rangle - |\downarrow, \uparrow\rangle)$ the singlet state. Since in the singlet spin configuration the electrons tend to be closer due to the spatially symmetric wave functions, the singlet experiences higher interaction energy than the triplets which on the contrast minimize their interaction energy by avoiding each other. Consequently quantum statistics breaks the spin degeneracy and makes the orthohelium (triplets) the lower energy state.

Experimental Control of Exchange Interactions

M. Anderlini et al. Nature 448, 452 (2007)

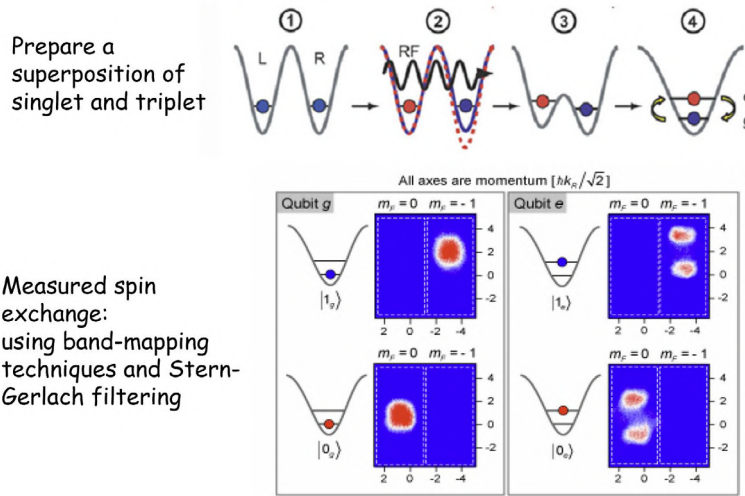


Figure 6. Experimental Control of exchange (Anderlini et al., 2007). Step 1: the system was initialized as qubit state, with one atom in the Right (R) well and one atom in the Left (L) well $|1R, 1L\rangle$. Here 0, 1 correspond to two different hyperfine states of the atoms, which were used to encode the spin degree of freedom. Step 2: the two neighboring atoms were transferred to the qubit state $|0L, 1R\rangle$ using site-selective radio-frequency addressing based on the spin-state dependence of the potential (indicated by the differing blue and red potentials). Step 3: the potential barrier between the two sites was then lowered. Step 4: the two sites merged, allowing the atoms to interact. Careful control of the potentials during the merging process pushed the atom in the left site into the first excited state and the atom from the right site into the ground state of the final single-well configuration. Exchange interactions periodically the spin of the ground and excited atoms. The corresponding spin exchange induced oscillations were measured by using band-mapping and a Stern-Gerlach filtering protocol.

The singlet-triplet energy splitting induced by exchange can be modeled by the following spin Hamiltonian

$$H_{ex} = -V_{ex}(\mathbf{S}_1 \cdot \mathbf{S}_2 + C) \tag{87}$$

with V_{ex} a coupling constant proportional to the orbital overlap.

While exchange interactions have been extensively discussed in the context of fermions, similar exchange effects also apply to bosons, such as ^{87}Rb with nearly state-independent interactions in the lowest hyperfine manifold $F = 1$. Except here the particle wavefunctions are symmetrised rather than anti-symmetrised and the singlet state becomes the low energy state. Exchange interactions between pairs of ^{87}Rb atoms were measured and controlled in Anderlini et al. (2007) by initially preparing a Mott insulator state. Actually in the experiment the exchange interactions were used to create entanglement between pair of atoms.

Arrays of paired atoms were isolated and manipulated in the experiment via a double well lattice. This “superlattice” potential can be obtained by superimposing two standing light fields one with twice the periodicity of the other. Within a well the lowest and first vibrational states were used as the ϕ_0 and ϕ_1 orbitals, and the hyperfine states $|F = 1, m_F = -1\rangle$, $|F = 1, m_F = 0\rangle$ as the effective spin states \uparrow, \downarrow

$$V_{ex} = -\frac{8\pi a_s \hbar^2}{m} \int d\mathbf{x} |w_0(\mathbf{x})|^2 |w_1(\mathbf{x})|^2 \quad (88)$$

$$C = 3/4 \quad (89)$$

The steps followed in the experiment are summarized in Fig. 6

In a recent experiment exchange interactions were also probed and utilized for entanglement generation using optical tweezers instead of optical superlattices. See **Kaufman et al.** (2015) for details.

1.3.2 Superexchange interactions

In several topical insulators, such as ionic solids like e.g. CuO and MnO, however, antiferromagnetic order arises even though the wave function overlap between the magnetic ions is practically zero. In this case a "superexchange" interaction can be effective over large distance, as introduced in the seminal works of **Kramers and Anderson** (**Kramers**, 1934; **P. W. Anderson**, 1950). Here, the spin-spin interactions are mediated by higher-order virtual hopping processes, which in the case of bosons (fermions) leads to an (anti)-ferromagnetic coupling between particles on neighboring lattice sites (**Auerbach**, 1994). Such superexchange interactions are believed to play an important role in the context of high- T_c superconductivity (**Lee, Nagaosa, & Wen**, 2006).

The first time-resolved experimental observation of superexchange interactions in double-well superlattices was reported in Ref. (**Trotzky et al.**, 2008), which we proceed to describe. It used isolated system of two coupled potential wells, which constitutes the simplest concept for the investigation of superexchange-mediated spin dynamics between neighboring atoms. The experiment used a single double well potential occupied by a pair of bosonic atoms with two different spin-states denoted by \uparrow and \downarrow . If the vibrational level splitting in each well is much larger than all other relevant energy scales and intersite interactions are neglected, the system can be described in a two-mode approximation by the Bose-Hubbard-type Hamiltonian which can

be written as:

$$\hat{H} = \sum_{\sigma, \tau=\uparrow, \downarrow} \left[-J_{\sigma} \left(\hat{a}_{\sigma R}^{\dagger} \hat{a}_{\sigma L} + h.c. \right) \right] + U_{\uparrow, \downarrow} \sum_{j=R, L} \hat{n}_{\uparrow j} \hat{n}_{\downarrow j} + \sum_{j=R, L, \sigma=\uparrow, \downarrow} \left[\frac{U_{\sigma, \sigma}}{2} \hat{n}_{\sigma j} (\hat{n}_{\sigma j} - 1) \right], \quad (90)$$

where the operators $\hat{a}_{\sigma L, R}^{\dagger}$ and $\hat{a}_{\sigma L, R}$ create and annihilate an atom with spin σ in the left and right well respectively, $\hat{n}_{\sigma L, R}$ count the number of atoms per spin-state and well. J_{σ} are the tunnel matrix elements (the subscript σ accounts for the fact that in principle the two spin states can see different lattice potentials) and $U_{\sigma, \sigma'} = \frac{4\pi a_{\sigma, \sigma'} \hbar^2}{m} \int d\mathbf{x} |w_{0\sigma}(\mathbf{x})|^2 |w_{0\sigma'}(\mathbf{x})|^2$ are the onsite interaction energies between an atom in spin σ and other in σ' . The state of the system can be described as a superposition of Fock states $\{ |\sigma, \sigma'\rangle, |\sigma\sigma', 0\rangle, |0, \sigma\sigma'\rangle \}$, where the left and right side in the notation represent the occupation of the left and right well, respectively, and the states $|\sigma\sigma', 0\rangle$ and $|0, \sigma\sigma'\rangle$ are spin triplet states (the singlet states require the population of the second band to satisfy the symmetrization of the bosonic wave function and are consequently energetically forbidden).

In the limit of dominating interactions ($U_{\sigma, \sigma'} \gg J$), when starting in the subspace of singly occupied wells, the energetically high lying doubly occupied states can only be reached as "virtual" intermediate states in second order tunneling processes. Such processes lead to a

nearest neighbor spin-exchange interaction, which couples the states $|\sigma, \sigma'\rangle$:

$$\begin{aligned} |\uparrow, \uparrow\rangle &\rightarrow |\uparrow, \uparrow\rangle : -\frac{4J_{\uparrow\uparrow}^2}{U_{\uparrow\uparrow}} \\ |\downarrow, \downarrow\rangle &\rightarrow |\downarrow, \downarrow\rangle : -\frac{4J_{\downarrow\downarrow}^2}{U_{\downarrow\downarrow}} \\ |\downarrow, \uparrow\rangle &\rightarrow |\downarrow, \uparrow\rangle : -\frac{J_{\uparrow\downarrow}^2 + J_{\downarrow\uparrow}^2}{U_{\uparrow\downarrow}} \\ |\uparrow, \downarrow\rangle &\rightarrow |\uparrow, \downarrow\rangle : -\frac{J_{\uparrow\downarrow}^2 + J_{\downarrow\uparrow}^2}{U_{\uparrow\downarrow}} \\ |\downarrow, \uparrow\rangle &\rightarrow |\uparrow, \downarrow\rangle : -\frac{2J_{\uparrow\downarrow}J_{\downarrow\uparrow}}{U_{\uparrow\downarrow}} \end{aligned} \quad (91)$$

These type of processes can be recast in an effective spin Hamiltonian valid for an arbitrary spin configuration (Auerbach, 1994; Duan, Demler, & Lukin, 2003; Kuklov & Svislunov, 2003):

$$\hat{H}_{\text{eff}} = -2J_{\text{ex}}^{\perp} (\hat{S}_{\text{L}}^x \hat{S}_{\text{R}}^x + \hat{S}_{\text{L}}^y \hat{S}_{\text{R}}^y) - 2J_{\text{ex}}^z \hat{S}_{\text{L}}^z \hat{S}_{\text{R}}^z - B_{\text{eff}} (\hat{S}_{\text{R}}^z + \hat{S}_{\text{L}}^z) \quad (92)$$

where the effective coupling constants are given by $J_{\text{ex}}^z = \frac{2J_{\uparrow}^2}{U_{\uparrow\uparrow}} + \frac{2J_{\downarrow}^2}{U_{\downarrow\downarrow}} - \frac{J_{\uparrow}^2 + J_{\downarrow}^2}{U_{\uparrow\downarrow}}$ and $J_{\text{ex}}^{\perp} = \frac{2J_{\uparrow}J_{\downarrow}}{U_{\uparrow\downarrow}}$. $B_{\text{eff}} = \frac{2J_{\uparrow}^2}{U_{\uparrow\uparrow}} - \frac{2J_{\downarrow}^2}{U_{\downarrow\downarrow}}$ acts as an effective magnetic field. Here constant terms have been dropped. Note that for fermionic particles the same Hamiltonian can be derived but one needs to replace $J_{\text{ex}}^{\perp} \rightarrow -J_{\text{ex}}^{\perp}$ and set the $U_{\sigma, \sigma}$ terms to infinity, to account for the fermionic statistics.

For the generic case of spin independent interactions $U_{\sigma, \sigma'} = U$ (with a very good approximation the case for ^{87}Rb atoms in the hyperfine level $F = 1$, which was the system used in Trotzky et al. (2008)), and spin independent tunnelings $J_{\sigma, \sigma'} = J$, one recovers the Heisenberg Hamiltonian

$$\hat{H}_{\text{eff}} = \mp 2J_{\text{ex}} (\mathbf{S}_{\text{L}} \cdot \mathbf{S}_{\text{R}}) \quad (93)$$

with $J_{\text{ex}} = 2\frac{J^2}{U}$. The negative sign is for bosons and favors ferromagnetic correlations. The positive sign is for fermions and favors antiferromagnetism.

Let's now allow for the presence of a bias or a tilt along the double well axis. This is captured by adding to the Hamiltonian a term

$$-\frac{1}{2} \Delta (\hat{n}_{\sigma\text{L}} - \hat{n}_{\sigma\text{R}}). \quad (94)$$

When a potential bias $\Delta > 0$ is applied, the degeneracy of the two intermediate states in the superexchange process is lifted. For $J, \Delta \ll U$ this leads to a modification of the effective superexchange coupling with now $J_{\text{ex}} = J^2/(U + \Delta) + J^2/(U - \Delta) = 2J^2U/(U^2 - \Delta^2)$. By tuning the bias to $\Delta > U$, it is possible to change the sign of J_{ex} and therefore to switch between ferromagnetic and antiferromagnetic superexchange interactions. For $J \ll |U - \Delta|$ the picture of an effective coupling via two virtual intermediate states is again valid.

The measured dynamical observable was time-dependent Néel order parameter or *spin imbalance* $N_z = (n_{\uparrow\text{L}} + n_{\downarrow\text{R}} - n_{\uparrow\text{R}} - n_{\downarrow\text{L}})/2$ starting with double wells initially prepared in $|\uparrow, \downarrow\rangle$. Here $n_{\uparrow, \downarrow; \text{L}, \text{R}} = \langle \hat{n}_{\uparrow, \downarrow; \text{L}, \text{R}} \rangle$ denote the corresponding quantum mechanical expectation values.

Since the total magnetization operator, $\hat{S}_{\text{L}}^z + \hat{S}_{\text{R}}^z$, commutes with the Hamiltonian, for the initial conditions in consideration we can restrict the Hilbert space to those states with zero net total magnetization i.e. $|\uparrow, \downarrow\rangle, |\downarrow, \uparrow\rangle, |0, \uparrow\downarrow\rangle$ and $|\uparrow\downarrow, 0\rangle$. In this case for symmetric double wells ($\Delta = 0$), the Hamiltonian Eq. 90 can be diagonalized analytically to give a valid picture for all values of J and U within the single band Bose-Hubbard model (BHM). A convenient basis is given by the spin triplet and singlet state $|t/s\rangle = (|\uparrow, \downarrow\rangle \pm |\downarrow, \uparrow\rangle)/\sqrt{2}$ and the states

$|\pm\rangle \equiv (|\uparrow\downarrow, 0\rangle \pm |0, \uparrow\downarrow\rangle) / \sqrt{2}$. Two of the eigenstates are linear combinations of $|t\rangle$ and $|+\rangle$, where the one having the larger overlap with $|t\rangle$ is the ground state. The spin singlet $|s\rangle$ and the state $|-\rangle$ are already eigenstates themselves with energy 0 and U respectively. As a direct consequence, $|-\rangle$ cannot be reached from the initial state $|\uparrow, \downarrow\rangle = (|s\rangle + |t\rangle) / \sqrt{2}$. Therefore, the dynamical evolution of the spin imbalance contains only two frequencies

$$\hbar\omega_{1,2} = \frac{U}{2} \left(\sqrt{\left(\frac{4J}{U}\right)^2 + 1} \pm 1 \right). \quad (95)$$

The extraction of these frequencies from time-resolved measurements allows for the determination of $2J = \hbar\sqrt{\omega_1\omega_2}$ and $U = \hbar(\omega_1 - \omega_2)$ within the BHM.

Measuring Super-exchange

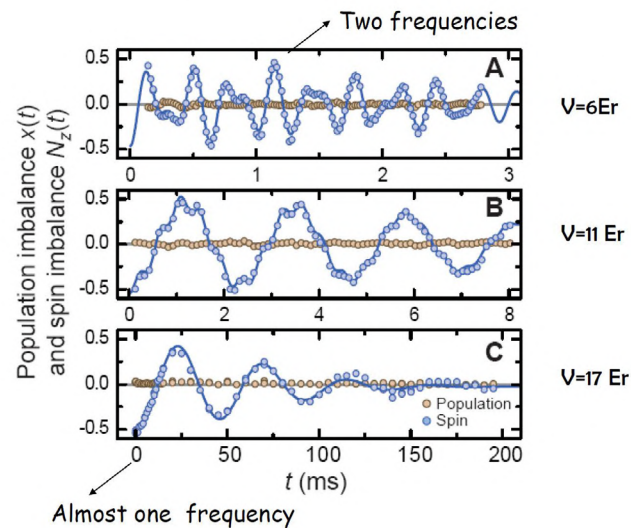


Figure 7. Experimental measured traces. Taken from Ref. (Trotzky et al., 2008)

In order to investigate the spin dynamics atoms in Trotzky et al. (2008) atoms were prepared in a 3D array of double wells with a Néel-type antiferromagnetic order, $|\uparrow, \downarrow\rangle$, in each double-well. After rapidly ramping down the short lattice and thereby the double well barrier the system was let to evolve for a hold time t , after which the spin-configuration was frozen out by ramping up the barrier and then the ensemble average $N_z(t)$ measured.

Two typical time traces characterized the dynamics. For low barrier depths ($J/U > 1$), there was a pronounced time evolution of the spin imbalance $N_z(t)$ consisting of two frequency components with comparable amplitudes and frequencies. With increasing interaction energy U relative to J , the frequency ratio increased, leaving a slow component with almost full amplitude and an additional high-frequency modulation with small amplitude (Fig. 1.3.2). For $J/U \ll 1$, the fast modulation is completely suppressed and the only process visible was the superexchange oscillation.

1.3.3 Extended Bose-Hubbard Model

The inclusion of next-neighbor interactions to the simple BHM Hamiltonian defined in Eq. 90 leads to the extended Bose-Hubbard-type Hamiltonian. For simplicity let's focus

on the experimentally relevant case of two coupled wells occupied by exactly two atoms in the two different spin-states $|\uparrow\rangle$ and $|\downarrow\rangle$.

$$\begin{aligned} \hat{H}^{\text{EBHM}} = & \hat{H}^{\text{BHM}} - \Delta J \sum_{\sigma \neq \sigma'} (\hat{n}_{\sigma\text{L}} + \hat{n}_{\sigma\text{R}}) \left(\hat{a}_{\sigma'\text{L}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{R}} + \hat{a}_{\sigma'\text{R}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{L}} \right) \\ & + U_{\text{LR}} \sum_{\sigma \neq \sigma'} \left(\hat{n}_{\sigma\text{L}} \hat{n}_{\sigma'\text{R}} + \hat{a}_{\sigma\text{L}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{R}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{L}} \hat{a}_{\sigma\text{R}} \right. \\ & \left. + \frac{1}{2} \hat{a}_{\sigma\text{L}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{L}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{R}} \hat{a}_{\sigma\text{R}} + \frac{1}{2} \hat{a}_{\sigma\text{R}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{R}}^\dagger \hat{a}_{\sigma'\text{L}} \hat{a}_{\sigma\text{L}} \right), \end{aligned} \quad (96)$$

where U_{LR} corresponds to the inter-well interaction energy $U_{\text{LR}} = \frac{4\pi\hbar^2}{m} \times \int w_{\text{L}}^2(\mathbf{x})w_{\text{R}}^2(\mathbf{x})d^3x$ and $\Delta J = -\frac{4\pi\hbar^2}{m} \times \int w_{\text{L}}^3(\mathbf{x})w_{\text{R}}(\mathbf{x})d^3x$. It is apparent that those terms in Eq. 96 proportional to ΔJ act in the same way on an arbitrary Fock state in the system as the tunneling operator does and therefore modify J to $J' = J + \Delta J$, while the terms proportional to U_{LR} lead to an energy shift of the states with exactly one atom on each site with respect to the states with double occupancy in a single well. The states $|s\rangle$ and $|-\rangle$ stay eigenstates of the system and the states $|t\rangle$ and $|+\rangle$ are now coupled via the matrix

$$H_{t,+}^{\text{EBHM}} = \begin{pmatrix} 2U_{\text{LR}} & -2J' \\ -2J' & U + U_{\text{LR}} \end{pmatrix}. \quad (97)$$

with the eigenvalues

$$\pm \hbar\omega_{1,2}^{\text{EBHM}} = \frac{U - U_{\text{LR}}}{2} \left(1 \pm \sqrt{\left(\frac{4J'}{U - U_{\text{LR}}} \right)^2 + 1} \right) + 2U_{\text{LR}} \quad (98)$$

In the regime of strong interactions, the frequency ω_2 is assigned to the superexchange process and by means of perturbation theory up to second order, one finds the effective coupling parameter to be $J'_{\text{ex}} = 2J'^2/U - U_{\text{LR}}$. The direct spin-exchange term U_{LR} favors an antiferromagnetic ground state for repulsively interacting bosons. However the case $U_{\text{LR}} > 2J'^2/U$ is never reached and the ground state remains always ferromagnetic for bosons (antiferromagnetic for fermions). This is in agreement with the Lieb-Mattis theorem, which states that the ground state of two bosons in a spin independent potential is a spin triplet state. Experimentally deviations from the simple BHM were observed in **Trotzky et al.** (2008). In fact, the EBHM description yields $\hbar(\omega_1 - \omega_2) = U + 3U_{\text{LR}}$ which better described the experimentally measured frequency difference for small short-lattice depths.

2 Conclusions

We discussed the basic physics that rules the quantum behavior of ultra-cold bosonic gases loaded in optical lattice, starting from their single particle behavior and going into the main properties that characterize the strongly interacting regime. Here we focused on describing the basic tools developed by the atomic physics community in the last few decades, with the mere purpose of introducing the basic concepts and to motivate the interested reader to delve and follow up onto more recent developments accomplished on these systems. In fact, quantum simulation with ultracold atoms in optical lattices is now starting to reach the level of maturity necessary for the use of these systems for the investigation of complex quantum behavior in regimes not accessible to classical computers. In particular, the improved control of interactions and confinement (**C. Gross & Bloch, 2017; Schäfer, Fukuhara, Sugawa, Takasu, & Takahashi, 2020**), and the development of improved site-resolved techniques such as quantum gas microscopes (**C. Gross & Bloch, 2017; Schäfer et al., 2020**) and

exquisite energy resolution allowed by state-of-the-art optical lattice clocks (S. L. Campbell et al., 2017), are opening untapped opportunities towards the design and engineering of synthetic quantum materials with capabilities beyond the ones offered by real materials. It is clear that there is a great vista ahead and new exciting developments to come in next generation experiments.

3 Conflict of Interests

There are no conflicts of interest to declare.

References

- Al Khawaja, U., Andersen, J. O., Proukakis, N. P., & Stoof, H. T. C. (2002, Jul). Low dimensional bose gases. *Phys. Rev. A*, **66**(1), 013615. doi: 10.1103/PhysRevA.66.013615
- Anderlini, M., Lee, P. J., Brown, B. L., Sebby-Strabley, J., Phillips, W. D., & Porto, J. V. (2007, July). Controlled exchange interaction between pairs of neutral atoms in an optical lattice. *Nature*, **448**(7152), 452–456. doi: 10.1038/nature06011
- Anderson, M. H., Ensher, J. R., Matthews, M. R., Wieman, C. E., & Cornell, E. A. (1995). Observation of bose-einstein condensation in a dilute atomic vapor. *Science*, **269**(5221), 198–201. doi: 10.1126/science.269.5221.198
- Anderson, P. W. (1950, Jul). Antiferromagnetism. theory of superexchange interaction. *Phys. Rev.*, **79**(2), 350–356. doi: 10.1103/PhysRev.79.350
- Anderson, P. W. (1966, Apr). Considerations on the flow of superfluid helium. *Rev. Mod. Phys.*, **38**(2), 298–310. doi: 10.1103/RevModPhys.38.298
- Ashcroft, N. W., & Mermin, N. D. (1976). *Solid state physics*. New York, United States: W.B. Saunders Company.
- Auerbach, A. (1994). *Interacting electrons and quantum magnetism*. New York, United States: Springer-Verlag.
- Bakr, W. S., Peng, A., Tai, M. E., Ma, R., Simon, J., Gillen, J. I., ... Greiner, M. (2010). Probing the superfluid-to-mott insulator transition at the single-atom level. *Science*, **329**(5991), 547–550. doi: 10.1126/science.1192368
- Batrouni, G. G., Rousseau, V., Scalettar, R. T., Rigol, M., Muramatsu, A., Denteneer, P. J. H., & Troyer, M. (2002, Aug). Mott domains of bosons confined on optical lattices. *Phys. Rev. Lett.*, **89**(11), 117203. doi: 10.1103/PhysRevLett.89.117203
- Batrouni, G. G., Scalettar, R. T., & Zimanyi, G. T. (1990, Oct). Quantum critical phenomena in one-dimensional bose systems. *Phys. Rev. Lett.*, **65**(14), 1765–1768. doi: 10.1103/PhysRevLett.65.1765
- Batrouni, G. G., Scalettar, R. T., Zimanyi, G. T., & Kampf, A. P. (1995, Mar). Super-solids in the bose-hubbard hamiltonian. *Phys. Rev. Lett.*, **74**(13), 2527–2530. doi: 10.1103/PhysRevLett.74.2527
- Blakie, P. B., & Clark, C. W. (n.d., mar). Wannier states and bose-hubbard parameters for 2d optical lattices. *Journal of Physics B: Atomic, Molecular and Optical Physics*, **37**(7), 1391–1404. doi: 10.1088/0953-4075/37/7/002
- Bogoliubov, N. N. (1947, 0). On the theory of superfluidity. *J. Phys. USSR*, **11**(1), 23–32. doi: 0
- Bose, S. N. (1924, Dec). Plancks gesetz und lichtquantenhypothese. *Z. Physik*, **26**(1), 178–181. doi: 10.1007/BF01327326
- Bradley, C. C., Sackett, C. A., & Hulet, R. G. (1997, Feb). Bose-einstein condensation of lithium: Observation of limited condensate number. *Phys. Rev. Lett.*, **78**(6), 985–989. doi: 10.1103/PhysRevLett.78.985

- Campbell, G. K., Mun, J., Boyd, M., Medley, P., Leanhardt, A. E., Marcassa, L. G., ... Ketterle, W.** (2006). Imaging the mott insulator shells by using atomic clock shifts. *Science*, **313**(5787), 649–652. doi: 10.1126/science.1130365
- Campbell, S. L., Hutson, R. B., Marti, G. E., Goban, A., Darkwah Oppong, N., McNally, R. L., ... Ye, J.** (2017). A fermi-degenerate three-dimensional optical lattice clock. *Science*, **358**(6359), 90–94. doi: 10.1126/science.aam5538
- Castin, Y., & Dum, R.** (1998, Apr). Low-temperature bose-einstein condensates in time-dependent traps: Beyond the $u(1)$ symmetry-breaking approach. *Phys. Rev. A*, **57**(4), 3008–3021. doi: 10.1103/PhysRevA.57.3008
- Dalfovo, F., Giorgini, L. P., S.and Pitaevskii, & Stringari, S.** (1999, Apr). Theory of bose-einstein condensation in trapped gases. *Rev. Mod. Phys.*, **71**(3), 463–512. doi: 10.1103/RevModPhys.71.463
- Davis, K. B., Mewes, M. O., Andrews, M. R., van Druten, N. J., Durfee, D. S., Kurn, D. M., & Ketterle, W.** (1995, Nov). Bose-einstein condensation in a gas of sodium atoms. *Phys. Rev. Lett.*, **75**(22), 3969–3973. doi: 10.1103/PhysRevLett.75.3969
- Dirac, P. A. M., & Fowler, R. H.** (1926). On the theory of quantum mechanics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character*, **112**(762), 661–677. doi: 10.1098/rspa.1926.0133
- Dirac, P. A. M., & Fowler, R. H.** (1929). Quantum mechanics of many-electron systems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character*, **123**(792), 714–733. doi: 10.1098/rspa.1929.0094
- Duan, L.-M., Demler, E., & Lukin, M. D.** (2003, Aug). Controlling spin exchange interactions of ultracold atoms in optical lattices. *Phys. Rev. Lett.*, **91**(9), 090402. doi: 10.1103/PhysRevLett.91.090402
- Einstein, A.** (1925a). *Quantentheorie des einatomigen idealen gases. zweite abhandlung*. Berlin, Germany: Preussischen Akademie der Wissenschaften.
- Fisher, M. E., Barber, M. N., & Jasnow, D.** (1973, Aug). Helicity modulus, superfluidity, and scaling in isotropic systems. *Phys. Rev. A*, **8**(2), 1111–1124. doi: 10.1103/PhysRevA.8.1111
- Fisher, M. P. A., Weichman, P. B., Grinstein, G., & Fisher, D. S.** (1989, Jul). Boson localization and the superfluid-insulator transition. *Phys. Rev. B*, **40**(1), 546–570. doi: 10.1103/PhysRevB.40.546
- Fölling, S., Widera, A., Müller, T., Gerbier, F., & Bloch, I.** (2006, Aug). Formation of spatial shell structure in the superfluid to mott insulator transition. *Phys. Rev. Lett.*, **97**(6), 060403. doi: 10.1103/PhysRevLett.97.060403
- Foot, C. J.** (1991). Laser cooling and trapping of atoms. *Contemporary Physics*, **32**(6), 369–381. doi: 10.1080/00107519108223712
- Freericks, J. K., & Monien, H.** (1996, Feb). Strong-coupling expansions for the pure and disordered bose-hubbard model. *Phys. Rev. B*, **53**(5), 2691–2700. doi: 10.1103/PhysRevB.53.2691
- Gardiner, C. W.** (1997, Aug). Particle-number-conserving bogoliubov method which demonstrates the validity of the time-dependent gross-pitaevskii equation for a highly condensed bose gas. *Phys. Rev. A*, **56**(2), 1414–1423. doi: 10.1103/PhysRevA.56.1414
- Gemmelke, N., Zhang, X., Hung, C.-L., & Chin, C.** (2009, Aug). In situ observation of incompressible mott-insulating domains in ultracold atomic gases. *Nature*, **460**(7258), 995–998. doi: 10.1038/nature08244
- Ginzburg, V. L., & Landau, L. D.** (1950). On the Theory of superconductivity. *Zh. Eksp. Teor. Fiz.*, **20**(), 1064–1082.
- Greiner, M., Mandel, O., Esslinger, T., Hänsch, T. W., & Bloch, I.** (2002, January). Quantum phase transition from a superfluid to a mott insulator in a gas of ultracold atoms. *Nature*, **415**(6867), 39–44. doi: 10.1038/415039a

- Gross, C., & Bloch, I.** (2017). Quantum simulations with ultracold atoms in optical lattices. *Science*, **357**(6355), 995–1001. doi: 10.1126/science.aal3837
- Gross, E. P.** (1961, May). Structure of a quantized vortex in boson systems. *Il Nuovo Cimento (1955-1965)*, **20**(3), 454–457. doi: 10.1007/BF02731494
- Heisenberg, W.** (1926, June). Mehrkörperproblem und resonanz in der quantenmechanik. *Zeitschrift für Physik*, **38**(6), 411–426. doi: 10.1007/BF01397160
- Heisenberg, W.** (1928, September). Zur theorie des ferromagnetismus. *Zeitschrift für Physik*, **49**(9), 619–636. doi: 10.1007/BF01328601
- Jaksch, D., Bruder, C., Cirac, J. I., Gardiner, C. W., & Zoller, P.** (1998, Oct). Cold bosonic atoms in optical lattices. *Phys. Rev. Lett.*, **81**(15), 3108–3111. doi: 10.1103/PhysRevLett.81.3108
- Jiménez-García, K., Compton, R. L., Lin, Y.-J., Phillips, W. D., Porto, J. V., & Spielman, I. B.** (2010, Sep). Phases of a two-dimensional bose gas in an optical lattice. *Phys. Rev. Lett.*, **105**(11), 110401. doi: 10.1103/PhysRevLett.105.110401
- Kaufman, A. M., Lester, B. J., Foss-Feig, M., Wall, M. L., Rey, A. M., & Regal, C. A.** (2015, November). Entangling two transportable neutral atoms via local spin exchange. *Nature*, **527**(7577), 208–211. doi: 10.1038/nature16073
- Kramers, H. A.** (1934). L'interaction entre les atomes magnétogènes dans un cristal paramagnétique. *Physica*, **1**(1), 182–192. doi: 10.1016/S0031-8914(34)90023-9
- Krauth, W., Caffarel, M., & Bouchaud, J.-P.** (1992, Feb). Gutzwiller wave function for a model of strongly interacting bosons. *Phys. Rev. B*, **45**(6), 3137–3140. doi: 10.1103/PhysRevB.45.3137
- Kuklov, A. B., & Svistunov, B. V.** (2003, Mar). Counterflow superfluidity of two-species ultracold atoms in a commensurate optical lattice. *Phys. Rev. Lett.*, **90**(10), 100401. doi: 10.1103/PhysRevLett.90.100401
- Lee, P. A., Nagaosa, N., & Wen, X.-G.** (2006, Jan). Doping a mott insulator: Physics of high-temperature superconductivity. *Rev. Mod. Phys.*, **78**(1), 17–85. doi: 10.1103/RevModPhys.78.17
- Leggett, A. J.** (1999, Mar). Superfluidity. *Rev. Mod. Phys.*, **71**(2), S318–S323. doi: 10.1103/RevModPhys.71.S318
- Leggett, A. J.** (2001, Apr). Bose-einstein condensation in the alkali gases: Some fundamental concepts. *Rev. Mod. Phys.*, **73**(2), 307–356. doi: 10.1103/RevModPhys.73.307
- Leggett, A. J., & Sols, F.** (1991, Mar). On the concept of spontaneously broken gauge symmetry in condensed matter physics. *Found. Phys.*, **21**(3), 353–364. doi: 10.1007/BF01883640
- Lifshitz, E. M., & Pitaevskii, L.** (1980). *Statistical physics part 2*. Oxford, United Kingdom: Peramon Press.
- London, F.** (1938a, April). The α -phenomenon of liquid helium and the bose-einstein degeneracy. *Nature*, **141**(3571), 643–644. doi: 10.1038/141643a0
- London, F.** (1938b, Dec). On the bose-einstein condensation. *Phys. Rev.*, **54**(11), 947–954. doi: 10.1103/PhysRev.54.947
- Morgan, S. A.** (2000a). *A gapless theory of bose-einstein condensation in dilute gases at finite temperature* (Unpublished doctoral dissertation). University of Oxford, Oxford, UK.
- Morgan, S. A.** (2000b, sep). A gapless theory of bose-einstein condensation in dilute gases at finite temperature. *Journal of Physics B: Atomic, Molecular and Optical Physics*, **33**(19), 3847–3893. doi: 10.1088/0953-4075/33/19/303
- Niyaz, P., Scalettar, R. T., Fong, C. Y., & Batrouni, G. G.** (1991, Oct). Ground-state phase diagram of an interacting bose model with near-neighbor repulsion. *Phys. Rev. B*, **44**(13), 7143–7146. doi: 10.1103/PhysRevB.44.7143
- Paredes, B., Widera, A., Murg, V., Mandel, O., Fölling, S., Cirac, I., ... Bloch, I.** (2004, May). Tonks–girardeau gas of ultracold atoms in an optical lattice. *Nature*, **429**(6989), 277–281. doi: 10.1038/nature02530

- Peil, S., Porto, J. V., Tolra, B. L., Obrecht, J. M., King, B. E., Subbotin, M., ... Phillips, W. D.** (2003, May). Patterned loading of a bose-einstein condensate into an optical lattice. *Phys. Rev. A*, **67**(5), 051603. doi: 10.1103/PhysRevA.67.051603
- Penrose, O., & Onsager, L.** (1956, Nov). Bose-einstein condensation and liquid helium. *Phys. Rev.*, **104**(3), 576–584. doi: 10.1103/PhysRev.104.576
- Pitaevskii, L. P.** (2003, Aug). Vortex lines in an imperfect bose gas. *J. Exptl. Theoret. Phys. (U.S.S.R.)*, **13**(2), 451–454. doi: 0
- Rey, A. M., Burnett, K., R., R., Edwards, M., Williams, C. J., & Clark, C. W.** (2003, feb). Bogoliubov approach to superfluidity of atoms in an optical lattice. *J. Phys. B: At. Mol. Opt. Phys.*, **36**(5), 825–841. doi: 10.1088/0953-4075/36/5/304
- Rigol, M., Batrouni, G. G., Rousseau, V. G., & Scalettar, R. T.** (2009, May). State diagrams for harmonically trapped bosons in optical lattices. *Phys. Rev. A*, **79**(5), 053605. doi: 10.1103/PhysRevA.79.053605
- Roth, R., & Burnett, K.** (2003, Mar). Superfluidity and interference pattern of ultracold bosons in optical lattices. *Phys. Rev. A*, **67**(3), 031602. doi: 10.1103/PhysRevA.67.031602
- Scalettar, R. T., Batrouni, G. G., & Zimanyi, G. T.** (1991, Jun). Localization in interacting, disordered, bose systems. *Phys. Rev. Lett.*, **66**(24), 3144–3147. doi: 10.1103/PhysRevLett.66.3144
- Schäfer, F., Fukuhara, T., Sugawa, S., Takasu, Y., & Takahashi, Y.** (2020). *Nat. Rev. Phys.*, **2**(8), 411–425.
- Shastry, B. S., & Sutherland, B.** (1990, Jul). Twisted boundary conditions and effective mass in heisenberg-ising and hubbard rings. *Phys. Rev. Lett.*, **65**(2), 243–246. doi: 10.1103/PhysRevLett.65.243
- Sherson, J. F., Weitenberg, C., Endres, M., Cheneau, M., & Bloch, S., I. and Kuhr.** (2010, August). Single-atom-resolved fluorescence imaging of an atomic mott insulator. *Nature*, **467**(7311), 68–72. doi: 10.1038/nature09378
- Sheshadri, K., Krishnamurthy, H. R., Pandit, R., & Ramakrishnan, T. V.** (1993, may). Superfluid and insulating phases in an interacting-boson model: Mean-field theory and the RPA. *Europhysics Letters (EPL)*, **22**(4), 257–263. doi: 10.1209/0295-5075/22/4/004
- Silvera, I. F., & Walraven, J. T. M.** (1980, Jan). Stabilization of atomic hydrogen at low temperature. *Phys. Rev. Lett.*, **44**(3), 164–168. doi: 10.1103/PhysRevLett.44.164
- Spielman, I. B., Phillips, W. D., & Porto, J. V.** (2007, Feb). Mott-insulator transition in a two-dimensional atomic bose gas. *Phys. Rev. Lett.*, **98**(8), 080404. doi: 10.1103/PhysRevLett.98.080404
- Svensson, E. C., & Sears, V. F.** (1987). *Neutron scattering by ⁴he and ³he*. (D. F. Brewer, Ed.). North Holland, Amsterdam: Elsevier.
- Trotzky, S., Cheinet, P., Fölling, S., Feld, M., Schnorrberger, U., Rey, A. M., ... Bloch, I.** (2008). Time-resolved observation and control of superexchange interactions with ultracold atoms in optical lattices. *Science*, **319**(5861), 295–299. doi: 10.1126/science.1150841
- van Oosten, D., van der Straten, P., & Stoof, H. T. C.** (2001, Apr). Quantum phases in an optical lattice. *Phys. Rev. A*, **63**(5), 053601. doi: 10.1103/PhysRevA.63.053601
- Ziman, J. M.** (1964). *Principles of the theory of solids*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.

Original article

Physical conditions of the coronal line region in Seyfert 2 galaxies

Condiciones físicas de la región de líneas coronales en las galaxias Seyfert 2

J. Alejandro Daza, J. Gregorio Portilla

Observatorio Astronómico Nacional, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

Abstract

Recent studies indicate that the region of emission of coronal lines observed in some active galactic nuclei is located in the internal face of the obscuring toroid; however, there are numerous examples of Seyfert 2 galaxies with significant coronal emission. To clarify this anomaly, here we give some insights about the location of the coronal line region (CLR) and determine the physical conditions of the coronal gas in this type of galaxies. We executed a SQL query in the Sloan Digital Sky Survey (SDSS-DR14) database to select various Seyfert 2 galaxies under the following criteria: $3 < [\text{O III}] \lambda 5007 / \text{H}\beta < 16$, $0.5 < [\text{N II}] \lambda 6584 / \text{H}\alpha < 2$, $0.3 < ([\text{S II}] \lambda 6717 + \lambda 6731) / \text{H}\alpha < 0.6$, $0.06 < [\text{O I}] \lambda 6300 / \text{H}\alpha < 0.2$ and $0.02 < z < 0.13$. This procedure yielded 497 Seyfert 2 galaxies. From these, the simultaneous emission of the four optical forbidden lines of $[\text{Fe VII}] \lambda\lambda\lambda 6087, 5721, 5158, 3759$ was found only in 10 objects. Flux ratios of these four lines enable to set ranges of density (N_e) and electronic temperature (T_e) of the CLR through two ways allowing for a better approximation to these values. We found a correlation between the Narrow Line Region (NLR) and the CLR temperatures suggesting some kind of physical connection between the two zones for this type of objects when we compared these values with those from NLR.

Keywords: AGN; Seyfert 2 galaxies; Coronal lines; Photoionization.

Resumen

En estudios recientes se ha evidenciado que la región de emisión de líneas coronales observada en algunos núcleos galácticos activos está localizada en la cara interna del toroide oscurecedor; sin embargo, hay numerosos ejemplos de galaxias Seyfert 2 con significativa emisión coronal. Para aclarar esta anomalía, en el presente trabajo nos propusimos ofrecer algunas ideas sobre la ubicación espacial de la región de líneas coronales (RLC) en galaxias de tipo Seyfert 2, así como determinar las condiciones físicas del gas coronal para este tipo de galaxias. Para ello se ejecutó una rutina en SQL en la base de datos del *Sloan Digital Sky Survey* (SDSS-DR14) con el propósito de seleccionar varias galaxias de tipo Seyfert 2 bajo los siguientes criterios: $3 < [\text{O III}] \lambda 5007 / \text{H}\beta < 16$, $0.5 < [\text{N II}] \lambda 6584 / \text{H}\alpha < 2$, $0.3 < ([\text{S II}] \lambda 6717 + \lambda 6731) / \text{H}\alpha < 0.6$, $0.06 < [\text{O I}] \lambda 6300 / \text{H}\alpha < 0.2$ y $0.02 < z < 0.13$. El procedimiento arrojó 497 galaxias Seyfert 2. De esta muestra, se detectó emisión simultánea en las cuatro líneas prohibidas de alta ionización del $[\text{Fe VII}] \lambda\lambda\lambda 6087, 5721, 5158, 3759$ en 10 objetos. A partir de las relaciones de flujo de esas cuatro líneas se establecieron los rangos de densidad y temperatura electrónica de la región de emisión por dos vías, lo que permitió un acotamiento más aproximado de tales valores. Al compararlos con los obtenidos para la región de líneas delgadas (RLD), se encontró una correlación entre las temperaturas de la RLC y la RLD, lo que sugiere algún tipo de conexión física entre ambas zonas de este tipo de objetos.

Palabras clave: Núcleo activo galáctico; Galaxias Seyfert 2; Líneas coronales; Fotoionización.

Citation: Daza JA, Portilla JG. Physical conditions of the coronal line region in Seyfert 2 galaxies. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):697-708, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1346>

Editor: Jairo Roa Rojas

***Corresponding autor:**
José Gregorio Portilla Barbosa;
jgportillab@unal.edu.co

Received: November 13, 2020

Accepted: June 4, 2021

Published: September 17, 2021



This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.

Introduction

Active Galactic Nuclei (AGN) are relatively small regions located in the center of some galaxies that emit strong electromagnetic radiation practically in each spectral region under observation. These regions are of great scientific interest because they constitute

one of the most luminous objects known in the universe. They have been intensively studied for more than 70 years by terrestrial and space telescopes and the data have helped to understand their nature and explain the unusual energetic processes occurring inside them. One of the most productive instruments in terms of the valuable knowledge it has generated about AGN is the 2.5 m diameter telescope that is part of the Sloan Digital Sky Survey (SDSS) project located in the Apache Point Observatory (**Abolfathi, et al., 2018**). In the last two decades, this project has led to an explosion of publications in astronomical research based on the enormous amount of free-access photometric and spectroscopic data it has provided.

Among these AGN galaxies, the Seyfert type ones are the most frequent (**Veron-Cetty & Veron, 2006**). They usually show spiral morphology with a particularly bright nucleus emitting high and low ionization emission lines similar to those found in supernova remnant and planetary nebulae. From the point of view of luminosity, Seyfert galaxies are defined as having low luminosity AGNs, with $M_B > -21.5 + 5 \log(h_0)$, where M_B is the absolute magnitude in the blue band and h_0 is the Hubble constant in units of $72 \text{ km s}^{-1} \text{ Mpc}^{-1}$ (**Peterson, 1997**). An additional characteristic is that the host galaxy is clearly detectable (**Emerson, 1996**).

Khachikian & Weedman (1974) proposed the existence of two types of Seyfert galaxies differentiated by the presence or absence of broad components in the permitted emission lines in their spectra. One type is known as Seyfert 1 (Sy1) galaxies, which show wide and narrow components in their lines, the latter being the only permitted ones. The other type is known as Seyfert 2 (Sy2) galaxies showing only narrow emission lines of all species with a continuum usually dominated by stellar absorption lines.

Broad emission lines are produced by the recombination of ionized gases such as H I, He I, and He II. The electronic density (N_e) of these gases is about 10^9 cm^{-3} , high enough to suppress the forbidden lines (collisional excitation). Such gas aggregation is called Broad Line Region (BLR), which given its proximity ($\sim 0.01\text{-}0.1 \text{ pc}$) to accretion disks surrounding supermassive black holes, shows velocities ($\sim \Delta v_{\text{FWHM}}$) in the order of $\sim 10^4 \text{ km s}^{-1}$. Forbidden lines (such as [O III] $\lambda\lambda 4959, 5007$, [N II] $\lambda\lambda 6548, 6584$, and [S II] $\lambda\lambda 6717, 6731$) form in regions known as Narrow Line Regions (NLR) where electron densities are lower (10^{2-6} cm^{-3}), which are located at distances between 0.1 to 1 kpc from the accretion disk and exhibit velocities ranging from 10^2 to 10^3 km s^{-1} (**Osterbrock, 1993; Osterbrock & Ferland, 2006**).

It is commonly accepted that Sy1 and Sy2 galaxies are basically the same object; the difference resides in the orientation of the AGN with respect to the observer. An obscuring torus located between the NLR and the BLR absorbs the light coming from the BLR; if the orientation between the AGN and the observer is such that the torus does not hide the BLR, the observer identifies the object as a Sy1 galaxy, otherwise, the object is classified as a Sy2 galaxy (**Antonucci, 1993**).

Besides the broad and narrow emission lines, the spectra of some Seyfert galaxies display forbidden emission lines of high ionization states of atoms such as Fe, Ne, and Si. By high ionization, we mean ions with an ionization potential equal to or larger than 100 eV. These emission lines are called coronal lines (CLs), which arise from fine-structure forbidden transitions of excited states coming from highly ionized chemical species (**Gelbord, et al., 2009**). For this reason, CLs are also known as forbidden high-ionization lines (FHILs). The most common examples are [Fe VII] $\lambda\lambda 6087, 5721$, [Ne V] $\lambda 3425$ and [Fe X] $\lambda 6374$. It has been hypothesized that the mechanism required for the ionization of these atoms could be X-ray photoionization coming from an intense energy source, probably emitted by an accretion disk (**Osterbrock, 1969; Cardona & Portilla, 2015**) or, alternatively, the collision between high velocity clouds (**Oke & Sargent, 1968; Viegas-Aldrovandi & Contini, 1989**). In any case, the presence of CLs is considered a direct indicator of AGN activity, and they are not observed in starburst galaxies, or even in galaxies with Low Ionization Nuclear Emission Region (LINER).

Previous studies coincide in highlighting that there are relatively few objects presenting clear and detectable emission of CLs in Seyfert galaxies (**Murayama & Taniguchi**, 1998a; **Gelbord, et al.**, 2009). It is well known that CLs are observed in both types of galaxies (**Koski**, 1978), although the Sy1 type ones have a higher probability of emission (**Penston, et al.**, 1984; **Murayama & Taniguchi**, 1998a) and intensity (**Crenshaw, et al.**, 1991) compared with the Sy2 type ones. When they are present, in the optical region, weak emission of [Fe VII] $\lambda 6087$ can be observed, usually accompanied by an even weaker emission of [Fe VII] $\lambda 5721$. There are two additional lines emitted by this ion with a lower presence in Seyfert galaxies' spectra: [Fe VII] $\lambda\lambda 3759, 5158$, for which it is quite unusual to find measurable emissions of these lines, this being an unfortunate fact given that their fluxes (along with those of the [Fe VII] $\lambda\lambda 6087, 5721$) allow to estimate ranges of temperature and electronic densities of the emission region by comparing them with the results of theoretical calculations, as we will see next.

Various researchers have studied the range of temperature and electronic density values in the light of some optical lines of Fe⁶⁺ theoretical flux ratios. Such studies set on calculations of collision strengths and emissivity ratios between the transitions within the 3d² ground configuration of Fe VII. In particular, **Nussbaumer & Storey** (1982) presented graphs describing the behavior of flux ratios such as $F_{\lambda 3759}/F_{\lambda 6087}$ and $F_{\lambda 5158}/F_{\lambda 6087}$ when the electronic density ranged from 10² to 10¹⁴ cm⁻³ and the temperature varied from 8000 K to 120000 K. Some years later, **Keenan & Norrington** (1987) made slight modifications to those graphs and shortly later showed similar graphs normalized with respect not to $F_{\lambda 6087}$ but to $F_{\lambda 5721}$ (**Keenan & Norrington**, 1991). Although **Keenan, et al.** (2001) published new estimates of line ratios for the [Fe VII] using improved Einstein A-coefficients and impact excitation rates, some ratio values cast doubts on the validity of their results. Current reliable ratios of emission of Fe VII lines can be found in **Berrington, et al.** (2000) based on the results of computer codes employed in the IRON project (**Dere, et al.**, 1997).

As shown in **figure 1**, the flux ratios, say with respect to $\lambda 5721$, only permit the establishment of T_e and N_e ranges of values and the same occurs regarding $\lambda 6087$. However, if the fluxes of the four lines are known, it is possible to narrow the ranges of these physical values. Hence, it is more convenient to have Seyfert galaxies' spectra emitting simultaneously the four lines. An additional complication is that in Sy1 galaxies, which have a notorious presence of Fe¹⁺ (**Veron-Cetty, et al.**, 2004), the contamination due to [Fe II] $\lambda 5159$ can cause that those ratios including the $\lambda 5158$ line result in unusual values not predicted by the theoretical calculations. On the other hand, contamination of [Fe II] in Sy2 galaxies is smaller or nonexistent.

The region where the [Fe VII] lines are emitted, as well as other high emission lines such as [Fe X] $\lambda 6374$, [Fe XIV] $\lambda 5309$, etc., is known as the Coronal Line Region (CLR). The general consensus situates it between the BLR and the NLR, and some studies have identified the CLR as a region situated in the internal face of the obscuring torus (**Pier & Voit**, 1995), or at least as an important contributor (**Murayama & Taniguchi**, 1998a; **Murayama & Taniguchi**, 1998b) given the intense coronal emission observed in several Sy2 galaxies. In this respect, some observations have detected coronal emission far beyond the standard size of the torus (**Mazzalay, et al.**, 2010; **Rodríguez-Ardila & Fonseca-Faria**, 2020) and theoretical studies have suggested it may happen even beyond (**Korista & Ferland**, 1989; **Ferguson, Korista & Ferland**, 1997). Evidently, the matter is far from being settled and inquiries about the physical conditions in Sy2 galaxies could help to clarify this aspect.

In this context, the main purpose of this study was to establish a uniform sample of optical spectra of Seyfert 2 galaxies with clear emission of Fe⁶⁺ in the four optical lines: [Fe VII] $\lambda\lambda\lambda 3759, 5158, 5721, 6087$, which allows to narrow down the range of values of temperature and electronic density of the coronal emission zone and, thence, to give additional elements to clarify the physical conditions of a coronal gas in these objects.

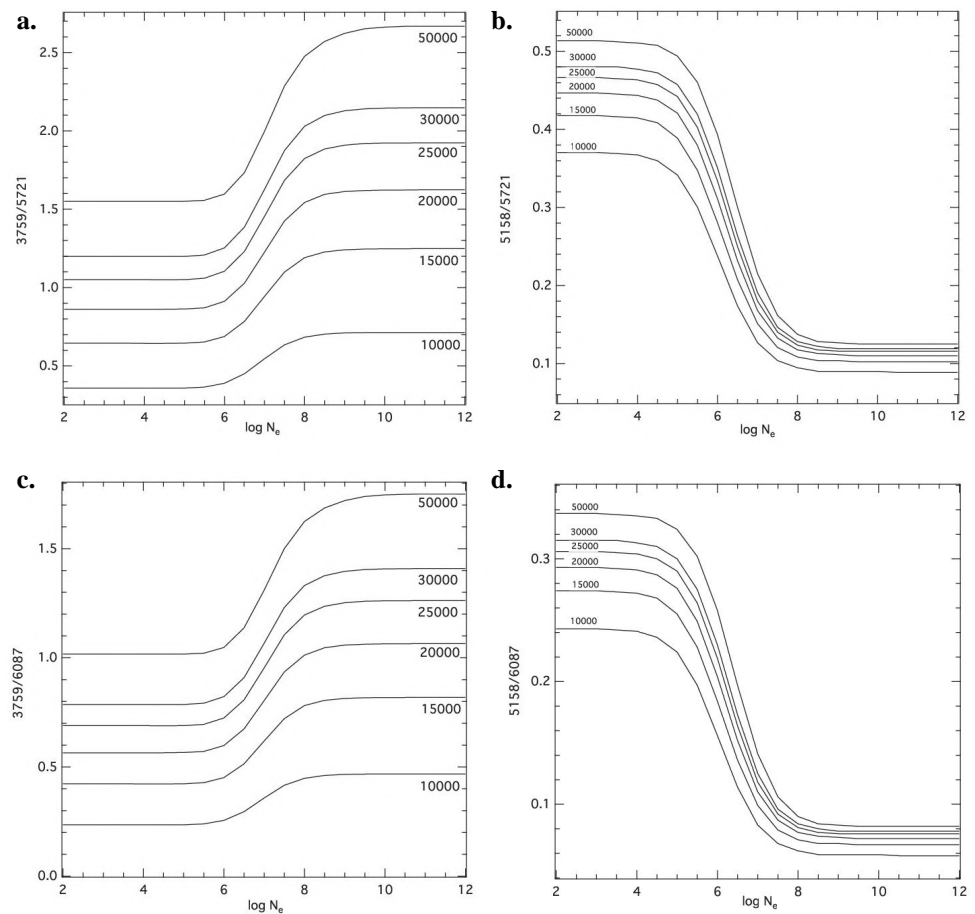


Figure 1. Theoretical ratios with respect to $F_{\lambda} 5721$ (above) and to $F_{\lambda} 6087$ (lower) in function of the temperature and electronic densities. Values from the IRON project (Dere, *et al.*, 1997).

The sample

To construct a robust sample of Seyfert 2 galaxies, we implemented several SQL (Structured Query Language) codes for data release (DR14) query in the SDSS database. Basically, we utilized the following ratios: $[\text{O III}] \lambda 5007/\text{H}\beta > 3$, $[\text{N II}] \lambda 6584/\text{H}\alpha > 1/2$, $([\text{S II}] \lambda 6717 + \lambda 6731)/\text{H}\alpha > 1/3$, and $[\text{O I}] \lambda 6300/\text{H}\alpha > 0.06$.

These values of the ratios are based on the well-known BPT diagnostic diagrams (Baldwin, *et al.*, 1981) that conveniently allowed for selecting Sy2 galaxies from a homogeneous sample constituted by 497 SDSS objects and their spectra. Additional constraints were to pick up spectra with a signal-to-noise ratio higher than 10 and cosmological redshifts with $z > 0.02$ to guarantee the possible existence of the $[\text{Fe VII}] \lambda 3758$ line in the spectral zone.

Then, we subjected the spectra we obtained to several procedures, such as redshift correction and galactic extinction, using the Image Reduction and Analysis Facility-IRAF (distributed by the National Optical Astronomy Observatories operated by the Association of Universities for Research in Astronomy, Inc., under a cooperative agreement with the National Science Foundation). Each spectrum was examined to determine the possible presence of the $[\text{Fe VII}] \lambda 6087$ line, which is the most conspicuous coronal line in the optical part of the electromagnetic spectrum. We observed that whenever this line is present, the $[\text{Fe VII}] \lambda 5721$ line is usually present too, although not so intense. The presence of the $[\text{Fe VII}] \lambda 6087$ was considered positive assuming a 3σ detection level.

Table 1. Sample of galaxies emitting [Fe VII] $\lambda\lambda\lambda\lambda 6087, 5721, 5158, \text{ and } 3758$

Galaxy	RA (J2000) (hh mm ss.ss)	Dec (J2000) (dd mm ss.ss)	z	A_v
2MASX J09452133+1737533	09 45 21.34	17 37 53.29	0.12822	0.074
SDSSJ110012.38+084616.3	11 00 12.38	08 46 16.32	0.10053	0.083
SDSS J114216.87+140359.7	11 42 16.88	14 03 59.75	0.02076	0.117
SDSS J125850.78+523913.0	12 58 50.78	52 39 13.06	0.05520	0.039
IRAS13144+4508	13 16 39.75	44 52 35.05	0.09050	0.048
SDSS J142817.99+571018.4	14 28 17.99	57 10 18.45	0.04284	0.033
TOL1437+030	14 40 12.70	02 47 43.50	0.02975	0.100
MARK 477	14 40 38.09	53 30 15.86	0.03773	0.031
SDSS J145019.04+015205.2	14 50 19.04	01 52 05.28	0.06938	0.128
SDSS J215425.74+113129.4	21 54 25.74	11 31 29.45	0.10915	0.219

From the 497 selected objects, it turns out that 161 (32 %) showed the presence of [Fe VII] $\lambda 6087$, a percentage that almost doubles the presence of Sy2 CL-emitters compared with the sample studied by **Portilla** (2012). We selected those objects with a clear emission of [Fe VII] $\lambda\lambda\lambda\lambda 6087, 5721, 3758, \text{ and } 5158$, this last one being the most difficult to find in the 497 objects.

The number of Sy2 galaxies emitting the four lines of interest is notoriously small. Indeed, they were present only in 10 objects with the right conditions to obtain reliable flux measurements (3σ detection level). Careful visual inspection of each spectrum allowed to confirm the Seyfert 2 type for each object.

The names of the galaxies in our sample are listed in **table 1** with their respective equatorial coordinates, redshifts, and foreground galactic extinction (all values were taken from the NASA/IPAC Extragalactic Database). It should not be surprising that all these galaxies exhibit a well-defined continuum in their spectra with no significant absorption lines due to the stellar population of the host galaxy (**Figure 2**).

We obtained the integrated flux of the lines of interest along with other forbidden and permitted lines assuming Gaussian profiles. We obtained the values of the $H\alpha/H\beta$ ratio first to evaluate if it was necessary to correct by the internal extinction. However, except for the case of SDSS J145019.04+015205.2, this ratio in the sampled galaxies showed values between 3.1 and 4.6 indicating that the sample was not heavily reddened and, therefore, internal correction was not needed.

Results

The emission line fluxes of various forbidden and permitted lines are shown in **table 2** while the values of fluxes for the four forbidden Fe^{+6} emission lines are presented in **table 3**.

From these values, we obtained the required flux ratios for each galaxy. Values of the ratio $F_{\lambda 3759}/F_{\lambda 6087}$ were between 0.5 and 1.1 while the relation $F_{\lambda 5158}/F_{\lambda 6087}$ had a lower dispersion of values, most of them situated between 0.1 and 0.4. Similarly, the ratios $F_{\lambda 3759}/F_{\lambda 5721}$ and $F_{\lambda 5158}/F_{\lambda 5721}$ showed values concentrated between 0.8 and 1.4 for the first case and between 0.2 and 0.7 for the second case.

The values of these ratios were situated in the four theoretical graphs (**Figure 1**). Then, we delimited an electronic temperature and density range for each emitter object to establish the range of T_e and N_e values of the coronal emission region by comparing the values given by the graphs. The values of these physical quantities are shown in **table 4** discriminated when they are found with respect to [Fe VII] $\lambda 5721$ (third column) and [Fe VII] $\lambda 6087$ (fourth column). Except in two or three cases, the range of values of electronic temperature and density were practically the same.

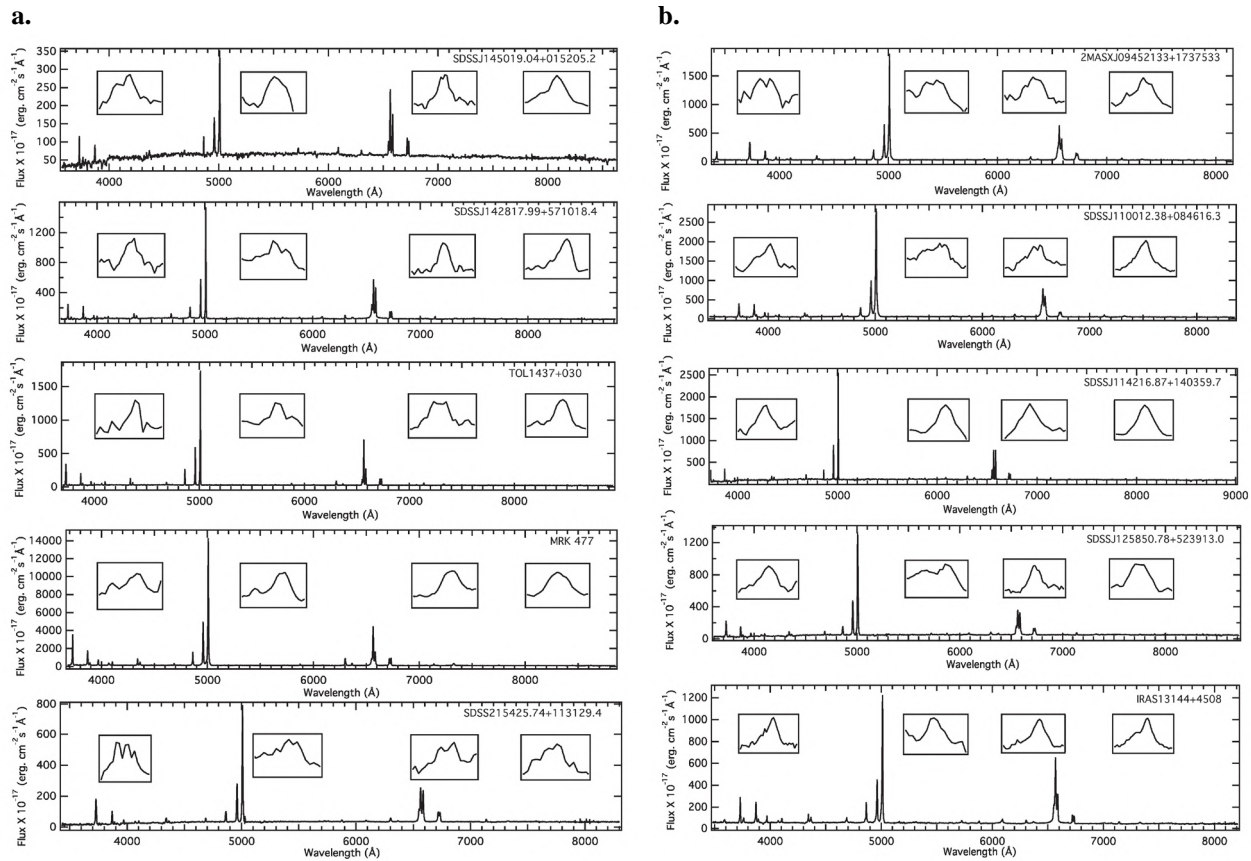


Figure 2. Spectra of the study sample. The insets in each spectrum show zoomed views of the lines of interest. From left to right: [Fe VII] λ 3758, [Fe VII] λ 5158, [Fe VII] λ 5721, and [Fe VII] λ 6088

Regarding the electronic temperature, the Fe^{+6} emission region seemed to be concentrated between 12000 and 30000 K with few objects reaching as high as 55000 K. Unfortunately, values of electronic density for the majority of cases can only be established as upper limits although they seem to be around 10^5 to $10^{7.5} \text{ cm}^{-3}$.

The electronic density and temperature values obtained using this method for Seyfert galaxies are scarce in the literature. This is further aggravated by the fact that these values tend to present wide ranges of uncertainty. **Colina, et al.** (1991) obtained $T_e < 10^5$ K and $N_e < 10^8 \text{ cm}^{-3}$ for IC 5063 (Seyfert 2); **González & Pérez** (1996) found $30000 < T_e < 120000$ K and $10^7 < N_e < 10^9 \text{ cm}^{-3}$ for NGC 4253 (Seyfert 1). Slightly more defined values were reported by **Komossa, et al.** (2009) with electronic temperatures ranging between 15000 and 50000 K and electronic densities in the order of 10^{6-7} cm^{-3} for SDSSJ0952+2143, although it should be noted that the high intensity of coronal emission detected in this object seems to be associated more with a transitory event than with the existence of an AGN itself residing there.

On the other hand, theoretical studies have been conducted to obtain the physical conditions of the coronal emission zone by using photoionization codes. Using CLOUDY, a well-known photoionization code, **Ferguson, et al.** (1997) obtained an ample range of values for the CLR: temperatures between 1.2 and 15×10^4 K and densities between 10^2 - $10^{8.5} \text{ cm}^{-3}$; they obtained these results by using an ionizing continuum typical for a Seyfert galaxy (combination of a UV bump plus an X-ray power law). Utilizing the same code, **Murayama & Taniguchi** (1998b) reported more constrained values with an ionizing continuum consisting only of power laws combinations: a temperature of a few 10^4 K and densities in the order of 10^6 cm^{-3} , which are rather similar to those we report here.

Table 2. Fluxes of various emission lines in units of 10^{-17} erg. $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$

Galaxy	[O III] $\lambda 4363$	H β $\lambda 4861$	[O III] $\lambda 4959$	[O III] $\lambda 5007$	H α $\lambda 6563$	[S II] $\lambda 6717$	[S II] $\lambda 6731$
2MASX J09452133+1737533	156.5±14.0	1509.6±13.8	5492.0±20.3	18505.7±10.7	6092.0±20.7	1083.0±17.9	969.1±14.1
SDSS J110012.38+084616.3	457.9±50.9	2366.8±30.3	10728.3±41.6	33101.9±48.6	9850.0±23.1	1320.0±31.2	1337.0±33.1
SDSS J114216.87+140359.7	258.8±29.4	871.1±12.3	3238.0±26.5	10060.0±17.8	3697.1±19.8	758.3±8.7	643.1±8.2
SDSS J125850.78+523913.0	218.8±39.2	853.8±14.3	3491.2±22.0	11691.3±15.3	3719.4±23.5	826.2±12.6	921.9±11.9
IRAS13144+4508	498.3±25.3	1425.3±22.5	3405.3±17.8	10896.5±20.1	6568.5±16.6	710.0±17.4	599.1±11.3
SDSS J142817.99+571018.4	220.3±20.4	985.1±15.9	2832.9±15.1	8902.4±11.1	4015.6±21.2	658.5±14.8	626.4±7.2
TOL1437+030	155.1±8.3	1023.6±5.8	2777.3±6.6	8781.5±6.1	4056.7±6.3	580.2±9.4	560.7±3.6
MARK 477	2871.0±76.3	9373.2±38.5	42387.1±29.8	115413.0±51.0	37241.8±48.7	6191.1±18.4	6579.2±20.9
SDSS J145019.04+015205.2	113.8±26.7	218.9±10.7	699.4±23.2	2084.4±24.9	1220.5±10.9	284.5±5.7	245.5±8.5
SDSS J215425.74+113129.4	1748.1±42.0	3095.3±24.9	9890.11±51.7	6476.3±12.0	2439.7±13.9	760.2±18.5	760.1±22.6

Table 3. Fluxes of optical emission lines of Fe⁺⁶ in units of 10^{-17} erg. $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$

Galaxy	[Fe VII] $\lambda 3759$	[Fe VII] $\lambda 5158$	[Fe VII] $\lambda 5721$	[Fe VII] $\lambda 6087$
2MASX J09452133+1737533	77.4±26.3	54.4±16.2	80.9±12.0	153.1±15.5
SDSSJ110012.38+084616.3	238.7±29.4	126.8±44.9	292.5±32.7	487.2±37.5
SDSS J114216.87+140359.7	284.9±47.7	89.7±40.4	197.7±23.0	266.3±18.8
SDSS J125850.78+523913.0	118.7±22.5	63.4±19.3	148.5±12.8	212.5±16.3
IRAS13144+4508	438.0±31.3	110.1±25.8	310.4±26.5	723.9±26.7
SDSS J142817.99+571018.4	183.7±34.2	23.4±4.6	143.3±19.0	251.7±16.3
TOL1437+030	53.4±9.0	24.8±8	59.9±10.9	68.7±4.6
MARK 477	612.8±143.7	156.2±65.2	435.4±35.0	629.3±28.5
SDSS J145019.04+015205.2	156.1±26.8	34.2±14.8	135.7±18.8	163.7±18.8
SDSS J215425.74+113129.4	51.9±21.1	27.5±7.3	48.3±13.0	72.0±9.2

In this same sense, in their study of various objects with intense coronal emission, **Rose, et al.** (2015) used the “power law” command in CLOUDY as the ionizing continuum. To explain the observed emission they obtained values of the electronic densities in the range of $10^{4.5}$ to $10^{6.5}$ cm^{-3} , which requires relatively high values of the ionization parameter ($U \sim 10^{-0.5}$ - $10^{-1.0}$) and, hence, distances from the ionizing source ranging from 0.04 to 32 pc.

As we had spectra with flat continuums and good signal-to-noise ratio, and all of them presented the [S II] $\lambda\lambda 6717, 6731$ and [O III] $\lambda\lambda 4363, 4959, 5007$ lines, we calculated the values of electron density and temperature for the NLR gas to examine the relationship between the physical values found for this region and the CLR. We used the FIVEL program (**De Robertis, et al.**, 1987) that determines the physical conditions of nebulae utilizing input flux values of a fair number of emission lines.

For the NLR we obtained values of electronic temperature ranging from 11000 to 30000 K and electronic densities in the range of $10^{2.5}$ to 10^3 cm^{-3} (**Table 4**), which is characteristic for this zone. Compared with those obtained for the CLR, these values are obviously higher, but not significantly, at least as far as the temperature is concerned. The temperature ranges found with the ratio related to the [Fe VII] $\lambda 5721$ line suggest a linear correlation ($r=0,61$) between both values of temperature as shown in **figure 3** (above, left), however, a possible linear correlation for the ratio with respect to [Fe VII] $\lambda 6087$ was no longer so evident ($r=0,10$; above right). Since it is reasonable to assume that the CLR is closer to the source of photoionization, such behavior seems to indicate that, for the same object, the higher the NLR temperature, the higher the CLR one, which is reasonable if a kind of physical connection between both emission zones is assumed.

However, a possible relationship of both regions was not found between the values of the electronic density (**Figure 3**, lower). The CLR electronic density values were around a thousand times greater than that of the NLR, but finding a connection between the values of electronic densities for the two zones is not so direct using these lines given the great difference between the critical densities of these particular emissions: that for [S II] is equal to $3 \times 10^3 \text{ cm}^{-3}$ while for the [Fe VII] is of the order of $10^{7.6}$. The possible correlation that seems to exist between the CLR and the NLR electronic temperatures may be explained by the fact that the critical densities of the [O III] lines are higher (3.3×10^7 for [O III] $\lambda 4363$ and $7 \times 10^5 \text{ cm}^{-3}$ for [O III] $\lambda 5007$) than those of the [S II] ones and, therefore, they do not suffer collisional de-excitation in relatively high-electron density regimes.

Based on the above-mentioned ranges, we suggest that the ionization mechanism dominating the CLs emission in Sy2 galaxies is the photoionization of the gas situated in the NLR inner sectors. This would explain the presence of relatively strong CLs in the spectra of this type of object as the emission of high ionization lines occurs mainly in regions a little beyond the obscuring torus which, in its turn, could explain the observed narrowness of these lines (**Portilla, 2012**). Since there are solid indications that the CLR is

Table 4. Values of temperature and electronic density for the NLR and the CLR

Galaxy	([O III])	([S II])	(/[Fe VII]	(/[Fe VII]	(/[Fe VII]	(/[Fe VII]
	T_e (K)	N_e (cm^{-3})	$\lambda 5721$	$\lambda 5721$	$\lambda 6087$	$\lambda 6087$
			T_e (K)	N_e (cm^{-3})	T_e (K)	N_e (cm^{-3})
2MASX J09452133+1737533	11160±240	370±70	10000-30000	<10 ^{6.2}	10000-25000	<10 ^{6.2}
SDSS J110012.38+084616.3	13100±600	690±140	12000-25000	<10 ^{6.6}	12000-20000	<10 ^{6.4}
SDSS J114216.87+140359.7	17400±1000	320±60	25000-50000	<10 ^{7.3}	20000-50000	<10 ^{7.0}
SDSS J125850.78+523913.0	15100±1200	1100±80	12000-25000	<10 ^{6.4}	12000-25000	<10 ^{6.2}
IRAS13144+4508	25100±1050	360±100	20000-55000	<10 ^{7.0}	15000-20000	10 ^{5.6} -10 ^{7.6}
SDSS J142817.99+571018.4	17100±800	580±100	20000-30000	10 ^{6.2} -10 ^{6.8}	18000-25000	10 ^{6.8} -10 ^{7.2}
TOL1437+030	14400±400	580±60	12000-30000	<10 ^{6.8}	20000-40000	<10 ^{6.2}
MARK 477	16700±300	900±20	22000-50000	<10 ^{7.4}	25000-55000	<10 ^{7.0}
SDSS J145019.04+015205.2	29900±6000	400±140	18000-40000	10 ^{5.4} -10 ^{7.6}	22000-40000	<10 ^{7.4}
SDSS J215425.74+113129.4	11900±800	630±110	8000-20000	10 ^{6.6}	12000-55000	<10 ^{6.4}

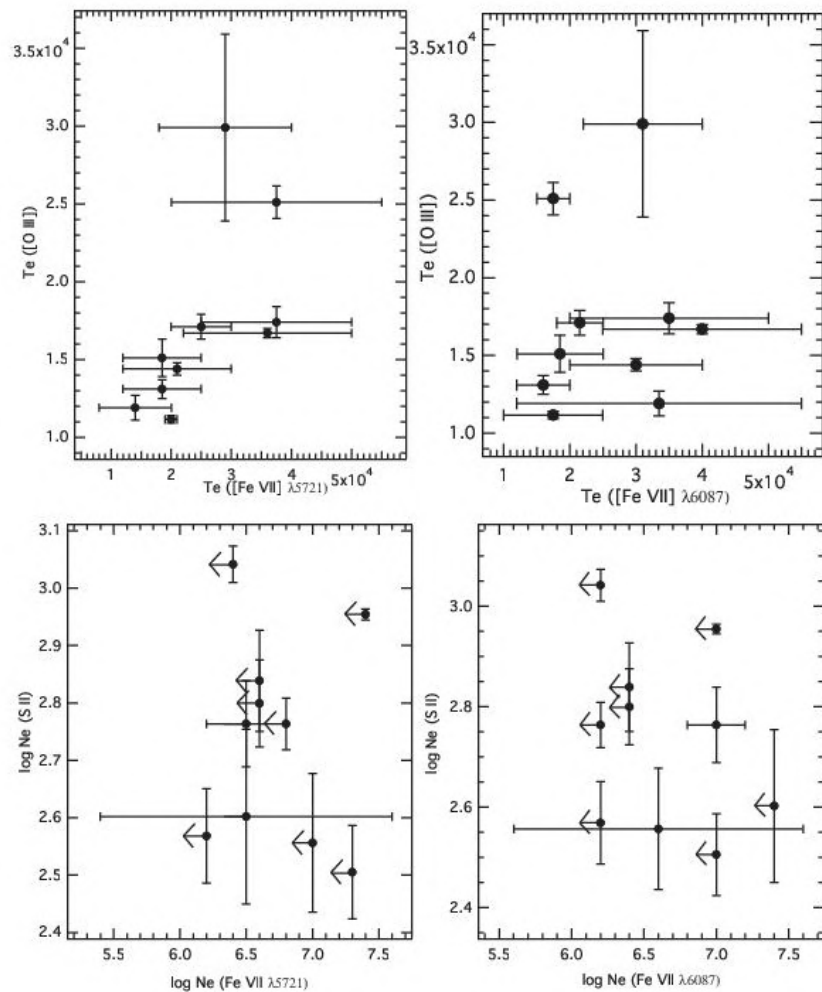


Figure 3. Relation of physical conditions between the NLR (ordinate) and the CLR (abscissa): electronic temperature (above) and electronic density (lower). Error bars for the CLR data correspond to the ranges of the values; dots indicate the mean value.

located in the inner zone of the obscuring torus and it is possible that the same face of the obscuring torus reflects the emission (Rose, *et al.*, 2015; Glidden, *et al.*, 2016), our work supports the idea that Sy1 objects with strong CL emissions are different from Sy2 with similarly strong CL emission, which may be explained by different mechanisms (Rose, *et al.*, 2015).

On the other hand, by placing our objects of study on the BPT diagnostic diagram (Baldwin, *et al.*, 1981), we observed that the Sy2 galaxies with notable coronal emission are located in a defined region, which should not be surprising, as it is a consequence of the search system executed through the SQL sentences, as seen above. The interesting thing is that such galaxies are located in a narrower range between the following intervals: $0.8 < \log [O III] \lambda 5007/H\beta < 1.2$ and $-0.5 < \log [N II] \lambda 6584/H\alpha < 0.0$ (Figure 4), that is, in a region located in the upper left corner that tends to distance itself markedly from the area where most of the Sy2 galaxies are concentrated. A similar behavior, though more noticeable, was observed by Rose, *et al.* (2015) (circles in Figure 4) when studying a sample of seven AGNs which they called Coronal-Line Forest AGN (CLiF AGN) due to their exceptional coronal emission. It is evident that this can be used to improve searches of this type of object that had gone unnoticed until now.

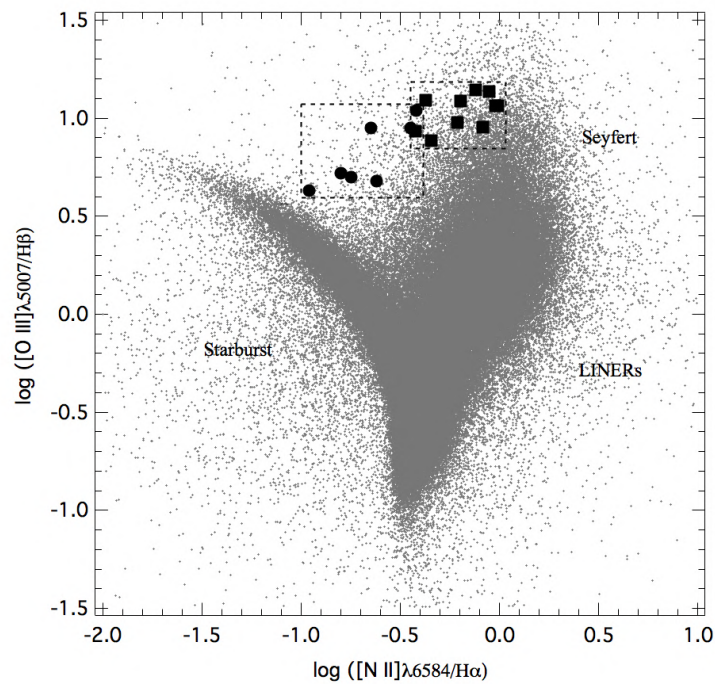


Figure 4. Diagnostic plot of $\log([\text{O III}] \lambda 5007/\text{H}\beta)$ versus $\log([\text{N II}] \lambda 6584/\text{H}\alpha)$. The objects of our sample of Sy2 galaxies are indicated by the squares; compare with the sample of **Rose, et al. (2015)** (circles). Small points represent objects taken from the SDSS-DR11 release.

Conclusions

By implementing SQL statements and based on the regions covered by the BPT diagnostic diagrams, it was possible to select a significant sample of Seyfert 2 galaxies (497 optical spectra) from a homogeneous source. This allowed us to identify and detect the emission of coronal lines and consolidate a spectral sample of 10 Sy2 galaxies (superior to those reported in the literature) where simultaneous emissions from the four lines under study $[\text{Fe VII}] \lambda\lambda\lambda 3759, 5158, 5721, \text{ and } 6087$ were detected; likewise, we determined the values of the fluxes of each line.

By determining the flux ratios: $F_{\lambda 3759}/F_{\lambda 5721}$, $F_{\lambda 3759}/F_{\lambda 6087}$, $F_{\lambda 5158}/F_{\lambda 5721}$, and $F_{\lambda 5158}/F_{\lambda 6087}$, we were able to constrain density and electronic temperature ranges of the coronal emission zone and we observed that the vast majority of objects had a T_e between 12000 and 30000 K and a N_e between 10^5 and $10^{7.5} \text{ cm}^{-3}$. These ranges are consistent with the theoretical value of a photoionized gas and are rather similar to the values that **Murayama & Taniguchi (1998b)** obtained from theoretical models, which set an upper bound of $10^{7.5} \text{ cm}^{-3}$. Our results for electronic densities were more consistent with those of **Rose, et al. (2015)**, whose theoretical values ranged from $10^{4.5}$ to $10^{6.5} \text{ cm}^{-3}$.

On the other hand, there seem to be indications of a possible relationship between the CLR electronic temperature and that of NLR suggesting the existence of a temperature gradient within the emitting gas. We did not observe a similar relationship for the electronic density, but it cannot be ruled out since our study rests on the use of lines ($[\text{S II}]$) with low critical densities. Our results open new research possibilities in terms of the exploration of the physical mechanisms of FHILs production and CLR spatial extension.

Acknowledgments

The authors wish to express their thanks to the two anonymous reviewers for their helpful suggestions and comments.

Conflict of interest

The authors declare they have no conflict of interests regarding the contents of the paper.

Author contributions

AD performed the search of the objects, the subsequent selection of the galaxies, the measurement of the fluxes, the analysis for the determination of the physical conditions, and wrote most of the manuscript. GP performed the calculations of the NLR physical conditions and contributed to the final version of the manuscript.

References

- Abolfathi, B., et al.** (2018). The fourteenth data release of the Sloan Digital Sky Survey: First spectroscopic data from the Extended Baryon Oscillation Spectroscopic Survey and from the second phase of the Apache Point Observatory Galactic Evolution Experiment. *The Astrophysical Journal Supplement Series*. **235**: 1-19. Doi: 10.3847/1538-4365/aa9e8a
- Antonucci, R.** (1993). Unified models for active galactic nuclei and quasars. *Annual review of astronomy and astrophysics*. **31**: 473-521. Doi: 10.1146/annurev.aa.31.090193.002353
- Baldwin, J. A., Phillips, M. M., Terlevich, R.** (1981). Classification parameters for the emission-line spectra of extragalactic objects. *Publications of the Astronomical Society of the Pacific*. **93**: 5-19. Doi: 10.1086/130766
- Berrington, K. A., Nakazaki, S., & Norrington, P. H.** (2000). Atomic data from the IRON Project-XLI. Electron excitation rates among the 3d² fine-structure levels of Ca-like Fe VII. *Astronomy and Astrophysics Supplement Series*. **142**: 313-316. Doi: 10.1051/aas:2000152
- Cardona, G. & Portilla, J. G.** (2015). Líneas prohibidas de alta ionización en una muestra de cúasares. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **152**: 321-327. Doi: 10.18257/raccefyn.224
- Colina, L., Sparks, W. B., Macchetto, F.** (1991). IC 5063: A merger remnant with a hidden luminous active nucleus. *The Astrophysical Journal*. **370**: 102-117. Doi: 10.1086/169795
- Crenshaw, D. M., Peterson, B. M., Korista, K. T., Wagner, R. M., Aufdenberg, J. P.** (1991). Ultraviolet and Optical Spectra of High-ionization Seyfert galaxies with Narrow Lines. *The Astrophysical Journal*. **101**: 1202-1206. Doi: 10.1086/115757
- De Robertis, M. M., Dufour, R. J., Hunt, R. W.** (1987). A five-level program for ions of astrophysical interest. *Journal of the Royal Astronomical Society of Canada*. **81**: 195-220.
- Dere, K. P., Landi, E., Mason, H. E., Massignori Fossi, B. C., Young, P. R.** (1997). CHIANTI-an atomic database for emission lines-I. Wavelengths greater than 50 Å. *Astronomy and Astrophysics Supplement Series*. **125**: 149-173. Doi: 10.1051/AAS:1997368
- Emerson, D.** (1996). *Interpreting astronomical spectra*, Jhon Wiley & Sons, London. p 207.
- Ferguson, J. W., Korista, K. T., Ferland, G. J.** (1997). Physical conditions of the coronal line region in Seyfert galaxies, *The Astrophysical Journal Supplement Series*. **110**: 287-297. Doi: 10.1086/312998
- Gelbord J. Mullaney, J. R., Ward, M. J.** (2009). AGN with strong forbidden high-ionization lines selected from the Sloan Digital Sky Survey. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. **397**: 172-189. Doi: 10.1111/j.1365-2966.2009.14961.x
- Glidden, A., Rose, M., Elvis, M., McDowell, J.** (2016). A model for type 2 coronal line forest (CLiF) AGNs. *The Astrophysical Journal*. **824**: 34-41. Doi: 10.3847/0004-637X/824/1/34
- González R. M. & Pérez, E.** (1996) A spectrophotometric study of the Seyfert 1 Galaxy NGC 4253. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. **278**: 737-748. Doi: 10.1093/mnras/278.3.737
- Khachikian, E. D. & Weedman, D. W.** (1974). An atlas of Seyfert galaxies. *The Astrophysical Journal*. **192**: 581-589. Doi: 10.1086/153093
- Keenan, F. P. & Norrington, P. H.** (1987). Relative emission line strengths for Fe VII in astrophysical plasmas. *Astronomy & Astrophysics*. **181**: 370-372.
- Keenan, F. P. & Norrington, P. H.** (1991). Relative populations for levels in the 3d² ground configuration of Fe VII. *The Astrophysical Journal*. **368**: 486-490. Doi: 10.1086/169713
- Keenan, F. P., Aller, L. H., Ryans, R. S. I., Hyung, S.** (2001). Theoretical emission line ratios for [Fe III] and [Fe VII] applicable to the optical and infrared spectra of gaseous nebulae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **98**: 9476-9477. Doi: 10.1073/pnas.151263098

- Komossa, S., Zhou, H., Rau, A., Dopita, M., Gal-Yam, A., Greiner, J., Zuther, J., Salvato, M., Xu, D., Lu, H., Saxton R., Ajello, M.** (2009). NTT, Spitzer and Chandra spectroscopy of SDSSJ095209.56+214313.3: the most luminous coronal-line supernova ever observed, or a stellar tidal disruption event? *The Astrophysical Journal*. **701**: 105-121. Doi: 10.1088/0004-637X/701/1/105
- Korista, K. & Ferland, G. J.** (1989). The origin of coronal lines in Seyfert galaxies. *The Astrophysical Journal*. **343**: 678-685. Doi: 10.1086/167739
- Koski, A. T.** (1978). Spectrophotometry of Seyfert 2 galaxies and narrow-line radio galaxies. *The Astrophysical Journal*. **223**: 56-73. Doi: 10.1086/156235
- Mazzalay, X., Rodríguez-Ardila, A., Komossa, S.** (2010). Demystifying the coronal-line region of active galactic nuclei: spatially resolved spectroscopy with the Hubble Space Telescope. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. **405**: 1315-1338. Doi: 10.1111/j.1365-2966.2010.16533.x
- Murayama, T. & Taniguchi, Y.** (1998a). Where is the coronal line region in active galactic nuclei? *The Astrophysical Journal Letters*. **497**: L9-L12. Doi: 10.1086/311264
- Murayama, T. & Taniguchi, Y.** (1998b). A New Dual-Component Photoionization Model for the Narrow Emission Line Regions in Active Galactic Nuclei. *The Astrophysical Journal Letters*. **503**: L115-L118. Doi: 10.1086/311554
- Nussbaumer H. & Storey, P. J.** (1982). Forbidden emission lines of Fe VII. *Astronomy & Astrophysics*. **113**: 21-26.
- Oke, J. B. & Sargent, W. L. W.** (1968). The nucleus of the Seyfert Galaxy NGC 4151. *The Astrophysical Journal*. **151**: 807-823.
- Osterbrock, D. E.** (1969). Calculated [Fe X] and [Fe XIV] Line Strengths in a Seyfert Galaxy Model. *Astrophysical Letters*. **4**: 57-59.
- Osterbrock, D. E.** (1993). The nature and structure of active galactic nuclei. *The Astrophysical Journal*. **404**: 551-562. Doi: 10.1086/172307
- Osterbrock, D. E. & Ferland, G. J.** (2006). *Astrophysics of gaseous nebulae and active galactic nuclei*. University Science Books. Sausalito. p. 329.
- Penston, M. V., Fosbury, R. A. E., Bokserberg, A., Waed, M. J., Wilson, A. S.** (1984). The Fe(9+) region in active galactic nuclei. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. **208**: 347-364. Doi: 10.1093/mnras/208.2.347
- Peterson, B. M.** (1997). *An introduction to active galactic nuclei*, Cambridge University Press, Cambridge. p. 21.
- Pier, E. A. & Voit, G. M.** (1995). Photoevaporation of dusty clouds near active galactic nuclei. *The Astrophysical Journal*. **450**: 628-637. Doi: 10.1086/176171
- Portilla, J. G.** (2012). *La región de líneas coronales en galaxias Seyfert 1 y Seyfert 2*, (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de Colombia).
- Rodríguez-Ardila, A. & Fonseca-Faria, M.** (2020). A 700 pc extended coronal gas emission in the Circinus galaxy. *The Astrophysical Journal Letters*. **895**: 1-5. Doi: 10.3847/2041-8213/ab901b
- Rose, M., Elvis, M., Tadhunter, C. N.** (2015). Coronal-line forest AGN: the best view of the inner edge of the AGN torus? *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. **448**: 2900-2920. Doi: 10.1093/mnras/stv113
- Rose, M., Elvis, M., Crenshaw, M., Glidden, A.** (2015). Intermediate inclinations of type 2 coronal-line forest AGN. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. **451**: L11-L15. Doi: 10.1093/mnras/slv056
- Vaona, L., Ciroi, S., Di Mille, F., Cracco, V., La Mura, G., Rafanelli, P.** (2012). Spectral properties of the narrow-line region in Seyfert galaxies selected from the SDSS-DR7. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. **427**: 1266-1283. Doi: 10.1111/j.1365-2966.2012.22060.x
- Veron-Cetty, M. P., Joly, M., Veron, P.** (2004). The unusual emission line spectrum of I Zw 1. *Astronomy & Astrophysics*. **417**: 515-525. Doi: 10.1051/0004-6361:20035714
- Veron-Cetty, M. P. & Veron, P.** (2006). A catalogue of quasars and active nuclei. *Astronomy & Astrophysics*. **455**: 773-777. Doi: 10.1051/0004-6361:20065177
- Viegas-Aldrovandi, S. M. & Contini, M.** (1989). Composite models for the narrow emission-line region of active galactic nuclei. VI-The Fe lines. *Astronomy & Astrophysics*. **215**: 253-261.
- Wang, T-G., Zhou, H-Y., Komossa, S., Wang, H-Y., Yuan, W., Yang, C.** (2012). Extreme coronal line emitters: Tidal disruption of stars by massive black holes in galactic nuclei? *The Astrophysical Journal*. **749** (2): 115-130. Doi: 10.1088/0004-637X/749/2/115

Artículo original

Caracterización estructural de las formaciones coralinas en la región de San Antero, Córdoba, Caribe colombiano

Structural characterization of the coral formations in the San Antero region, Córdoba, Colombian Caribbean

✉ Royerín Ruidíaz-Ruidíaz¹, ✉ Jorge A. Quirós-Rodríguez^{1*}, ✉ Nestor H. Campos-Campos²

¹ Grupo de Investigación Química de los Productos Naturales, PRONAT, Universidad de Córdoba, Montería, Colombia

² CECIMAR, Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe, Isla de San Andrés, Colombia

Resumen

En este estudio se caracterizó el estado de las formaciones coralinas en la región de San Antero, Caribe colombiano, con base en la cobertura de los principales componentes bentónicos: macroalgas, esponjas, zoantídeos, sustrato duro y corales. Para ello, en febrero y agosto de 2014 se muestrearon tres sectores y siete estaciones localizadas en la región. Para determinar la composición y cobertura de cada componente bentónico se empleó el método de fototransecto utilizando el programa Coral Point Count (CPCe.v4.1). Las fotografías fueron tomadas sobre cuadrantes de 0,25 x 0,25 m colocados consecutivamente a lo largo de bandas de 20 x 0,25 m. Se registraron 16 especies de corales (15 escleractinios y un milleporino). El coral fue la categoría más importante en términos de cobertura (45,4 %), seguido de macroalgas (24,3 %) y sustrato abiótico (20,4 %). Los sectores que registraron las mayores coberturas coralinas fueron Punta Bello (51,8 %) y Punta Bolívar (44,4 %), en tanto que la cobertura más baja de coral y mayor dominancia de macroalgas se presentó en Playa Blanca, con 29,3 y 31,5 %, respectivamente. Los resultados indicaron que el estado de las formaciones coralinas en la región de San Antero era bueno, a pesar del bajo número de especies registradas. Además, las formaciones de Punta Bello y Punta Bolívar estaban en mejor estado que la comunidad coralina de Playa Blanca.

Palabras clave: Categorías bentónicas; Cobertura; Composición; Ecosistemas marinos; Formaciones coralinas.

Abstract

We characterized the state of the coral formations in the region of San Antero, Colombian Caribbean, based on the coverage of the main benthic components such as macroalgae, sponges, zoanths, hard substrate, and corals. For this, in February and August 2014, three sectors and seven stations located in the region were sampled. To determine the composition and coverage of each benthic component, we used the phototransect method using the Coral Point Count program (CPCe.v4.1). The photographs were taken on 0.25 x 0.25 m quadrants placed consecutively along 20 x 0.25 m bands. We registered 16 species of corals (15 scleractinians and one milleporin). Coral was the most important category in terms of coverage (45.4%), followed by macroalgae (24.3%) and abiotic substrate (20.4%). The highest coral coverage was registered in Punta Bello (51.8%) and Punta Bolívar (44.4%) while the lowest (29.3%) corresponded to Playa Blanca where also the highest macroalgae dominance occurred (1.5%). Our results indicated that coral formations in the San Antero region were in a good state, despite the low number of registered species, and that the Punta Bello and Punta Bolívar formations were in better condition than the coral community of Playa Blanca.

Keywords: Benthic categories; Composition; Coral formations; Coverage; Marine ecosystems.

Citación: Ruidíaz-Ruidíaz R, Quirós-Rodríguez JA, Campos-Campos NH. Caracterización estructural de las formaciones coralinas en la región de San Antero, Córdoba, Caribe colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):709-720, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1296>

Editor: Jaime Ricardo Cantera

***Correspondencia:**

Jorge A. Quirós Rodríguez;
jquiros@correo.unicordoba.edu.co

Recibido: 31 de agosto de 2020

Aceptado: 3 de mayo de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

La plataforma continental del Caribe colombiano presenta varias áreas con condiciones ambientales favorables para el asentamiento y desarrollo de comunidades coralinas (**Prahl & Erhardt**, 1985; **Díaz, et al.**, 1996; **Díaz, et al.**, 2000a; **López-Victoria & Díaz**, 2000), las cuales se caracterizan por presentar desde coberturas dispersas hasta inmensos complejos arrecifales formadores de islas (**Márquez**, 1996; **Díaz, et al.**, 2000a). El área de mayor extensión arrecifal corresponde a la ubicada en la parte central de la plataforma continental, constituida por un cordón discontinuo de islas y bajos de origen diapírico que se extiende por más de 165 km en la porción sur-central de la plataforma colombiana; también se incluyen en esta zona algunos arrecifes costeros, parches coralinos de escasa profundidad y las formaciones alrededor de las islas del Rosario, San Bernardo, Fuerte y Tortuguilla (**Díaz, et al.**, 1996; **Díaz, et al.**, 2000a; **Díaz, et al.**, 2000b; **López-Victoria & Díaz**, 2000).

En las últimas décadas, se ha producido un deterioro de los ambientes coralinos en todo el mundo, que se ha visto incrementado por la interacción de factores de estrés antropogénico y climático (**Hollock, et al.**, 1993; **Brown**, 1997; **Knowlton**, 2001; **Buddemeier, et al.**, 2004). Las consecuencias incluyen el colapso generalizado de las poblaciones de coral, aumento acelerado de algas marinas, brotes de blanqueamiento y enfermedades de los corales, y su incapacidad de recuperarse de las perturbaciones naturales como los huracanes. En el Caribe colombiano se han visto especialmente afectadas las áreas de San Andrés, las islas del Rosario, las islas de San Bernardo y la región de Santa Marta (**Garzón-Ferreira & Kielman**, 1994; **Garzón-Ferreira**, 1997; **Díaz, et al.**, 2000a; **Garzón-Ferreira, et al.**, 2001; **Garzón-Ferreira & Díaz**, 2003). En esta última región, los cambios en la composición coralina, la mortalidad en masa de los organismos de los arrecifes, la reducción en el número de especies de corales y la cobertura de corales han sido más evidentes a causa de los factores ambientales ya mencionados (**Werding & Sánchez**, 1988; **Martínez & Acosta**, 2005).

En la actualidad, no existe información con respecto a las formaciones coralinas en la región de San Antero; por ello en el presente estudio nos propusimos caracterizar esta comunidad en términos de su diversidad, cobertura coralina y otras categorías ecológicas asociadas, con el fin de recomendar áreas prioritarias para aplicar algunas medidas de manejo y conservación.

Materiales y métodos

La región de San Antero se encuentra en la parte norte del departamento de Córdoba, a orillas del mar Caribe, en la desembocadura del río Sinú, y hace parte de la ecorregión de Morrosquillo (**CVS-INVEMAR**, 2010). Esta región está rodeada por manglares, pastos marinos, macroalgas y litoral rocoso de origen coralino que se distribuyen a lo largo de toda la costa, proporcionando los materiales calcáreos que se encuentran en las playas (**Patiño & Flórez**, 1993; **Molina, et al.**, 1994; **Sánchez, et al.**, 2005). El régimen climático es bimodal biestacional, con una precipitación promedio de 1.337,4 mm y una temperatura anual promedio entre 28 y 32 °C (**Cortés-Castillo & Rangel-Ch**, 2011).

En febrero y agosto de 2014 se muestrearon siete estaciones localizadas en la región de San Antero: dos en las formaciones de Punta Bello (PBEL), dos en Punta Bolívar (PBOL) y una en Playa Blanca (PBLA) (**Figura 1**). Para la selección de los sectores de muestreo se tuvo en cuenta la información sobre la geomorfología y dinámica marina del golfo de Morrosquillo de **Patiño & Flórez** (1993) y de **Molina, et al.** (1994), la ubicación del desarrollo coralino en profundidades entre 2 y 10 m (**Tabla 1**), la localización en zonas expuestas y no expuestas al oleaje durante el período de vientos alisios y la influencia antropogénica (e.g., playas turísticas, centros urbanos, la influencia del río Sinú o de otros afluentes).

Para la caracterización de la composición coralina se utilizó el método de fototransecto (**Hill & Wilkinson**, 2004): en cada estación se evaluó un transecto en banda de 20 m de largo y 0,25 m de ancho (5 m²) utilizando una cámara digital GoPro Hero 3 dentro de una carcasa hasta cubrir toda su área. En cada toma fotográfica la cámara se ubicó sobre un

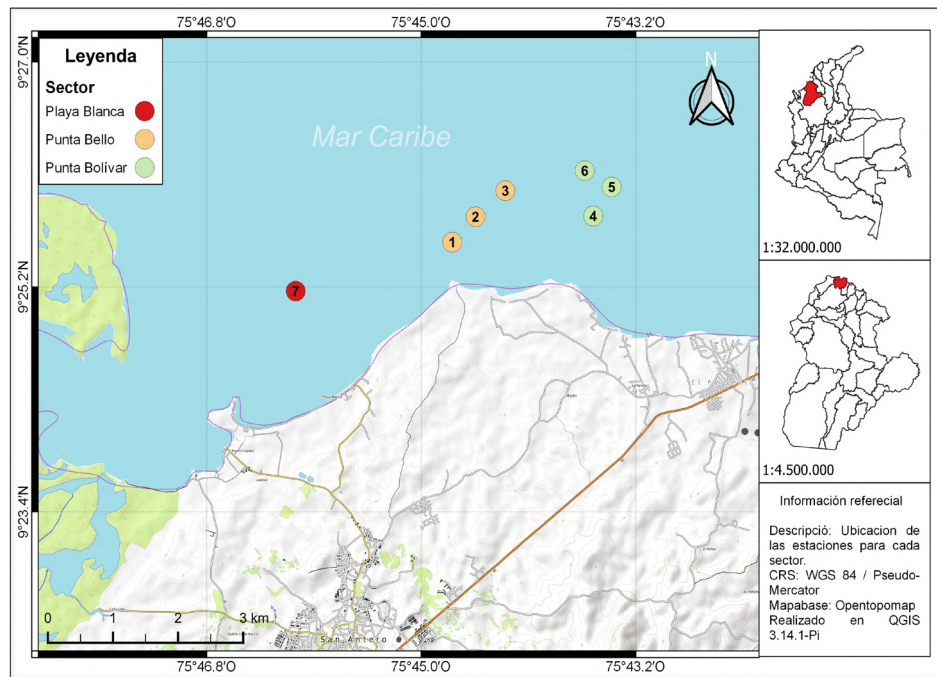


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo en San Antero, Caribe colombiano. Punta Bello: 1, 2 y 3; Punta Bolívar: 4, 5 y 6; Playa Blanca: 7

Tabla 1. Sector y estaciones de muestreo con su respectiva profundidad y posición geográfica

Sector	Sigla	Estación	Profundidad (m)	Coordenadas (GPS)
Punta Bello	PBEL	Est-1	4	9° 25' 33,3" N - 75° 44' 44,3" W
		Est-2	4	9° 25' 45,7" N - 75° 44' 32,6" W
		Est-3	3	9° 25' 58,2" N - 75° 44' 17,6" W
Punta Bolívar	PBOL	Est-4	5	9° 25' 46,0" N - 75° 43' 33,4" W
		Est-5	7	9° 26' 19,1" N - 75° 43' 24,1" W
		Est-6	6	9° 26' 07,8" N - 75° 43' 37,7" W
Playa Blanca	PBLA	Est-7	3	9° 25' 10,0" N - 75° 46' 03,2" W

trípode elaborado con tubos de PVC para proporcionar estabilidad y mantener una distancia fija de 1 m del fondo. La base del trípode era un cuadrado de 0,25 x 0,25 m que se utilizó como área de referencia (Kohler & Gill, 2006). En cada estación se extendió un transecto, se colocaron 80 cuadrantes, se tomaron 160 fotos y se muestrearon 5 m². Todos los muestreos se realizaron a profundidades mayores de 2 m utilizando buceo con equipo SCUBA.

Utilizando el programa Coral Point Count con Excel CPCe.v4.1® (Kohler & Gill, 2006), se escogieron aleatoriamente 25 puntos específicos de cada foto. En cada punto se determinó su correspondencia con un componente de sustrato vivo: coral, macroalgas, esponjas o zoantídeos, o no vivo: arena, cascajo, roca o esqueletos de coral, según lo propuesto por Díaz, *et al.* (1995). Una vez determinado cada componente se digitalizó en el programa y se estimó el promedio de cobertura (%) de cada componente o especie en cada sector de estudio (Kohler & Gill, 2006). La determinación taxonómica de los corales escleractínios e hidrocorales hasta el nivel de especie se basó en la descripción y las ilustraciones proporcionadas por Humann & DeLoach (2002) y Reyes, *et al.* (2010) mediante el programa Coralpedia v 2.0.

Para ordenar espacialmente la comunidad coralina y determinar cuáles especies son responsables de la formación de los grupos de estaciones, se elaboró un dendrograma de doble vía. El análisis se efectuó a partir de la presencia y ausencia de especies, empleando el coeficiente de similitud de Jaccard, la técnica de agrupamiento y el algoritmo de promedio de grupos con el programa PC-ORD.6 (McCune & Mefford, 1999).

Resultados

En la región de San Antero el sustrato vivo estuvo compuesto por coral (escleractínios e hidrocorales), macroalgas (frondosas, filamentosas y costrosas), esponjas (incrustantes y erectas), zoantídeos y otros organismos, en tanto que el sustrato abiótico estuvo conformado por roca, arena, cascajo y coral muerto. El promedio de cobertura de todas las estaciones indicó en la región de San Antero casi la mitad del sustrato estaba cubierto por coral ($45,4 \% \pm 3,16$), seguido de macroalgas ($24,3 \% \pm 3,38$), sustrato abiótico ($20,4 \% \pm 3,86$) y esponjas ($8,8 \% \pm 1,71$), mientras que otros organismos y zoantídeos presentaron coberturas menores al 1 % (Figura 2).

En el componente biótico se identificaron 15 especies de corales escleractínios pertenecientes a 11 géneros y siete familias. La familia más abundante fue Faviidae, con cinco especies, seguida por Poritidae con tres, Meandrinidae y Siderastreidae con dos y Astrocoeniidae, Agariciidae y Montastraeidae con una sola especie cada una. Además, se observó una especie de hidrocoral perteneciente a la familia Milleporidae (Tabla 2). Las especies de corales duros más abundantes en términos de cobertura fueron *Siderastrea siderea* ($61,8 \% \pm 2,77$), *Porites astreoides* ($12 \% \pm 3,01$), *S. radians* ($5,7 \% \pm 0,62$) y *Pseudodiploria clivosa* ($4 \% \pm 0,99$). En contraste, seis especies registraron coberturas inferiores al 1 % (Figura 3).

Al comparar los componentes del sustrato entre sectores, los valores de cobertura coralina fluctuaron entre 29,3 % (PBLA) y 51,8 % (PBEL). Este último valor se determinó por la presencia de coberturas extensas de *S. siderea* y *P. astreoides* a lo largo de la mayoría del transecto. Por otra parte, la cobertura de las macroalgas alcanzó un valor mínimo de 18,9 % (PBEL) y uno máximo de 31,5 % (PBLA). En cuanto al sustrato abiótico, las estaciones PBLA y PBEL mostraron las mayores coberturas, con 32,5 % y 23,6 %, respectivamente, en tanto que PBOL registró la menor, con 13,1 %. Las esponjas alcanzaron un valor mínimo de cobertura de 5,4 % en la estación PBEL, mientras el

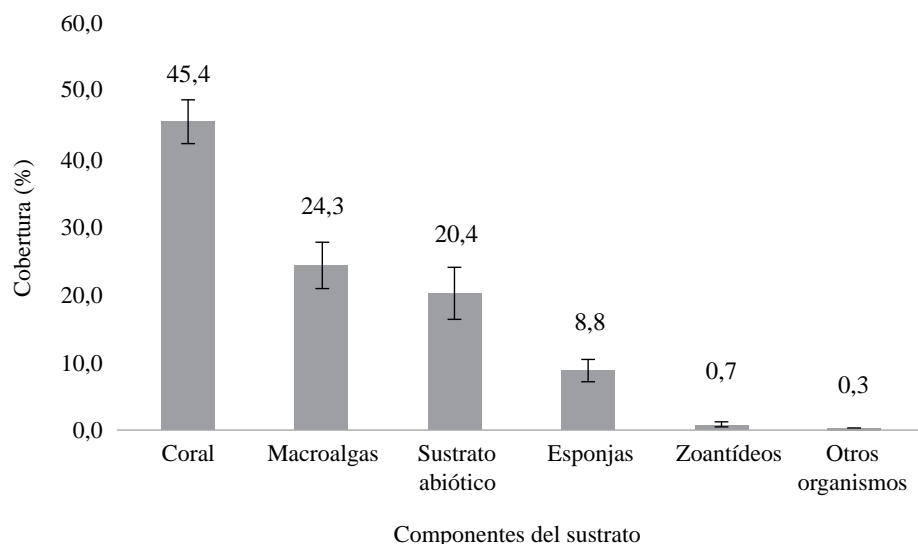


Figura 2. Promedio y error estándar de la cobertura de los principales componentes del sustrato en la región de San Antero

Tabla 2. Lista de corales escleractinios y milleporinos registrados en la región de San Antero (Caribe colombiano)

Familia	Especie	Formaciones coralinas de San Antero		
		Punta Bello	Punta Bolívar	Playa Blanca
Milleporidae	<i>Millepora squarrosa</i> (Lamarck, 1816)	1	1	
Agariciidae	<i>Agaricia tenuifolia</i> (Dana, 1846)	1	1	
Siderastreaidae	<i>Siderastrea radians</i> (Pallas, 1766)	1	1	1
	<i>Siderastrea siderea</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	1
Montastraeidae	<i>Montastraea cavernosa</i> (Linnaeus, 1767)		1	
Astrocoeniidae	<i>Stephanocoenia intersepta</i> (Esper, 1795)	1	1	1
Meandrinidae	<i>Dichocoenia stokesii</i> (Milne Edwards & Haime, 1849)		1	
	<i>Meandrina meandrites</i> (Linnaeus, 1758)		1	
Poritidae	<i>Porites astreoides</i> (Lamarck, 1816)	1	1	1
	<i>Porites divaricata</i> (Le Sueur, 1820)	1	1	1
	<i>Porites furcata</i> (Lamarck, 1816)	1	1	
Faviidae	<i>Favia fragum</i> (Esper, 1795)	1	1	
	<i>Diploria labyrinthiformis</i> (Linnaeus, 1758)	1		
	<i>Pseudodiploria clivosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	
	<i>Pseudodiploria strigosa</i> (Dana, 1846)		1	
	<i>Isophyllia sinuosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	
Total		12	15	5

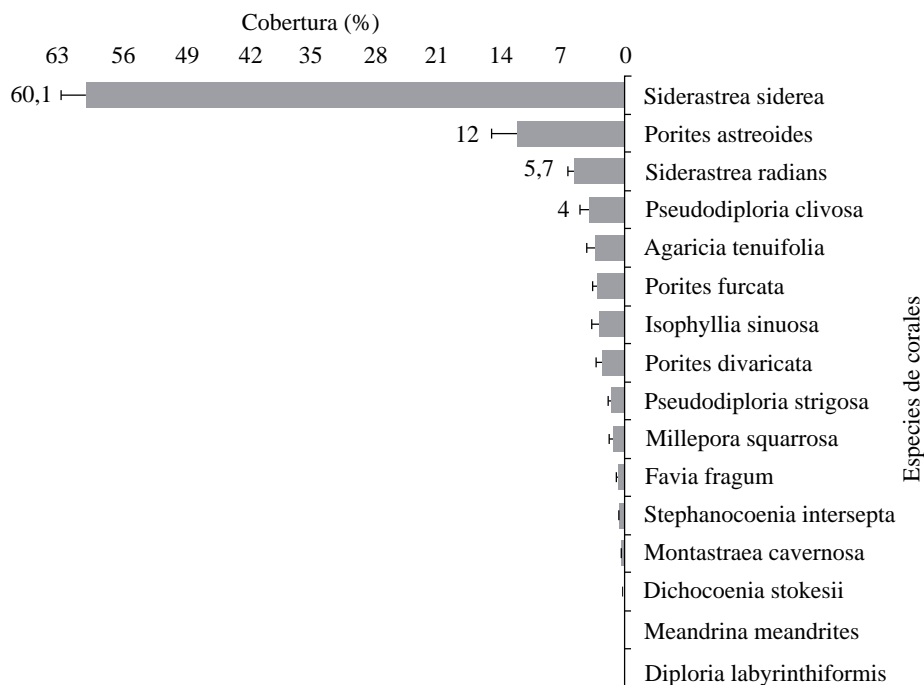


Figura 3. Promedio y error estándar de la cobertura de las especies de corales registradas en el área de estudio

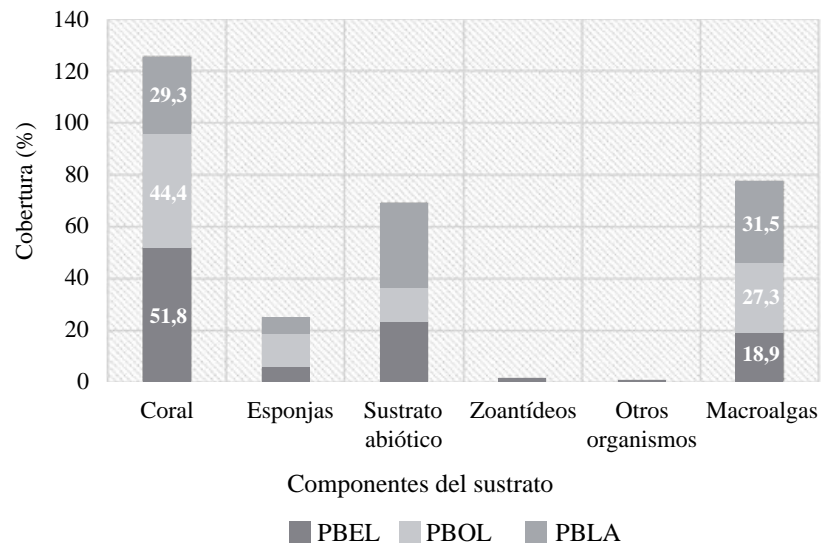


Figura 4. Porcentaje de cobertura promedio de los principales componentes del sustrato en el área de estudio. PBEL: Punta Bello, PBOL: Punta Bolívar, PBLA; Playa Blanca

valor máximo se presentó en PBOL (12,9 %). Se observaron dos especies de zoantídeos, *Palythoa caribaeorum* (72,8 %) y *Parazoanthus* sp. (27,2 %). No se registró la presencia de zoantídeos en las estaciones PBEL y PBLA, y su cobertura máxima se observó en PBOL (1,7 %) (**Figura 4**).

El dendrograma de dos vías permitió definir en los muestreos la formación de dos grupos: uno conformado por las localidades de PBEL y PBOL, y otro correspondiente a PBLA. En el grupo (PBEL-PBOL) las especies características fueron siete (7): *Agaricia tenuifolia*, *P. clivosa*, *Porites furcata*, *Isophyllia sinuosa*, *Favia fragum* y el hidrocoral *Millepora squarrosa*, registrando el rango de distribución coralina más amplio en la región. El grupo de (PBLA) compartió cinco especies con el resto de localidades: *S. radians*, *S. siderea*, *P. divaricata*, *P. astreoides* y *Stephanocoenia intersepta*. Por otro lado, se registraron especies exclusivas como *Pseudodiploria strigosa*, *Dichocoenia stokesii*, *Meandrina meandrites* y *Montastraea cavernosa* en Punta Bolívar, en tanto que *Diploria labyrinthiformis* lo fue para PBEL (**Figura 5**).

Discusión

Los resultados indican que en la región de San Antero se registraron 15 de las 57 especies de corales escleractinios reportadas en el Caribe colombiano (**Figura 6**), según la recopilación de **Reyes, et al.** (2010). El reducido número de especies de corales obtenido (15 escleractinios y un milleporino) puede ser el resultado de la turbidez del agua y, quizás, de la elevada tasa de sedimentación proveniente del río Sinú durante la mayor parte del año, lo que restringiría la fijación de las larvas y el crecimiento y desarrollo de los corales (**Pinzón, et al., 1998; López-Victoria, et al., 2000a; Birrell, et al., 2005**). No obstante, en estudios realizados en otras áreas coralinas de la plataforma continental del Caribe colombiano se ha registrado una riqueza similar o ligeramente mayor: 14 especies en Isla Arena (**Pinzón, et al., 1998**), 19 en Bahía Portete (**Solano, 1994**), 21 en Isla de Barú (**Solano, et al., 1995**), 21 en Isla Tortuguilla (**López-Victoria, et al., 2000b**) y 27 Isla Fuerte (**Díaz, et al., 1996**).

Los datos de cobertura obtenidos muestran que en el momento del estudio el coral vivo y las macroalgas eran los componentes de mayor importancia en el área de estudio. Este patrón coincide con los resultados de varios estudios realizados en la última década en otras áreas del Caribe colombiano (**Rodríguez-Ramírez & Garzón-Ferreira, 2003**;

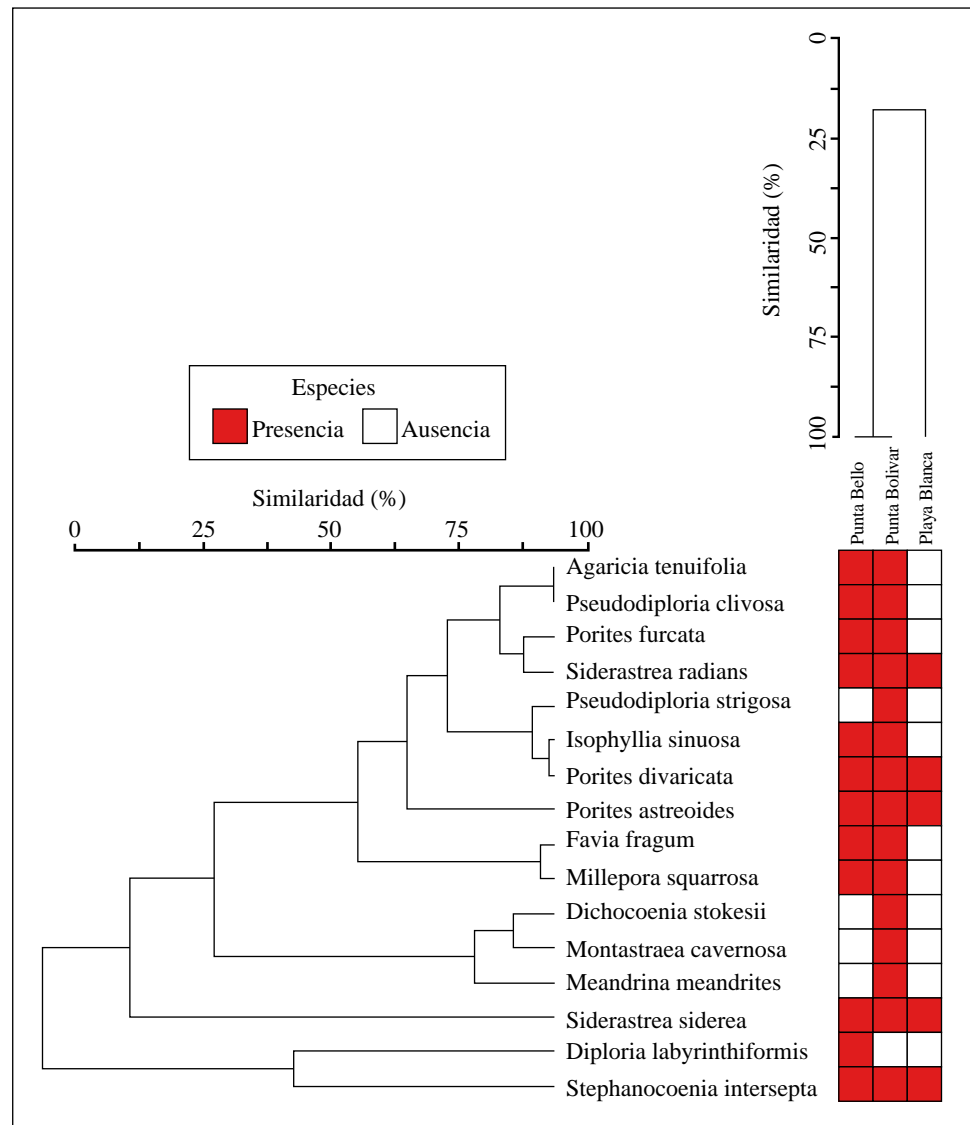


Figura 5. Dendrograma de doble vía relacionando los tres sectores con las especies coralinas registradas en la región de San Antero (Caribe colombiano)

Martínez & Acosta, 2005; Vega-Sequeda, *et al.*, 2008). Las macroalgas se catalogan como un componente importante en el fondo marino de la región, con un promedio de cobertura de 24,3 %, y se encontraron por debajo de los valores obtenidos en otros estudios (entre 46 y 60 %) (Martínez & Acosta, 2005; Vega-Sequeda, *et al.*, 2008). Teniendo en cuenta que los factores de estrés coralino presentes en la región, como la contaminación, sedimentación y reducción de herbívoros, pueden favorecer el desarrollo macroalgal (Carpenter, 1986; McCook, 1999), se prevé que la cobertura de macroalgas aumente con el tiempo.

En cuanto a las estaciones, las macroalgas alcanzaron el valor más bajo en PBEL, la cual está alejada de la costa y tiene un menor grado de afectación antropogénica. En contraste, el valor más alto de esta categoría en PBLA probablemente esté asociado con la influencia del turismo local y la urbanización, lo que sugeriría que el alto porcentaje de cobertura macroalgal se relaciona con las actividades humanas y el aporte de nutrientes provenientes de las descargas de aguas continentales y, quizás, con el deterioro del coral

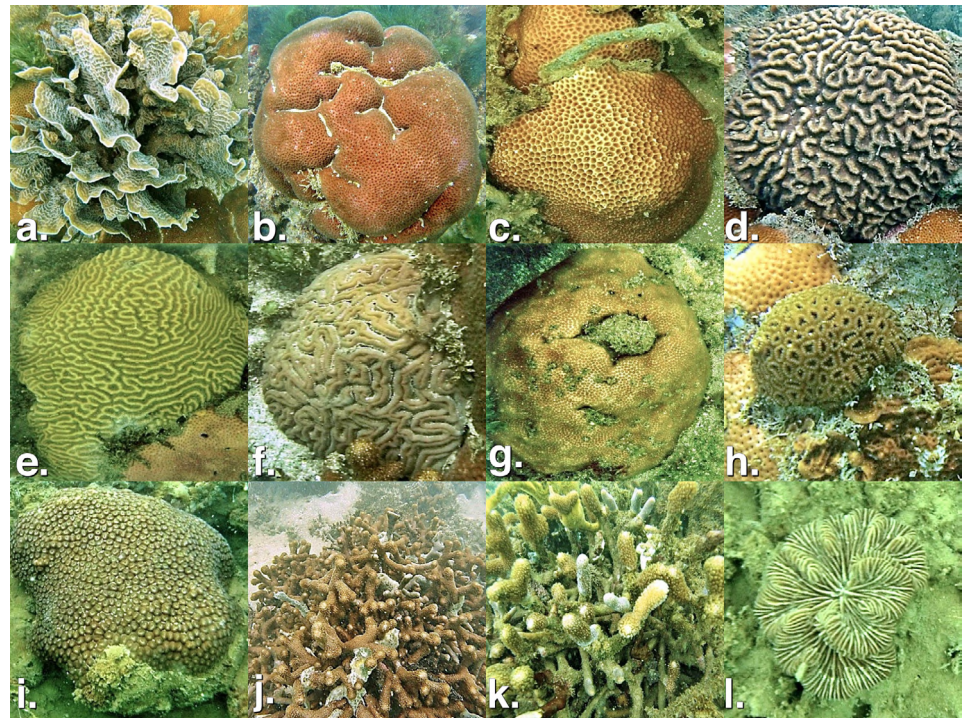


Figura 6. Algunos corales escleractinios de la región de San Antero. a. *Agaricia tenuifolia*. b. *Siderastrea siderea*. c. *Siderastrea radians*. d. *Isophyllia sinuosa*. e. *Diploria strigosa*. f. *Diploria labyrinthiformis*. g. *Stephanocoenia intersepta*. h. *Flavia fragum*. i. *Montastraea cavernosa*. j. *Porites divaricata*. k. *Porites furcata*. l. *Meandrina meandrites*

en este último sector. Autores como **Zea** (1994), **Martínez & Acosta** (2005) y **Vega-Sequeda, et al.** (2008) han registrado alteraciones en las formaciones coralinas de la región de Santa Marta que implican mortalidad coralina y reemplazo de los corales por algas y esponjas como resultado de las condiciones de estrés, principalmente en aquellas formaciones cercanas a centros urbanos.

En el presente estudio se registró un promedio de cobertura coralina de $45,4 \% \pm 3,16$, resultado que se encuentra por encima de lo descrito por otros autores como **Garzón-Ferreira, et al.** (2002), **Martínez & Acosta** (2005), **Vega-Sequeda, et al.** (2008) y **Acevedo** (2010) en otras áreas coralinas del Caribe colombiano a nivel somero: Islas del Rosario (estaciones Tesoro y Pavitos), Islas de San Bernardo (estaciones Ceycén y Minalta), Urabá chocono (estación Cabo Tiburón) y la región de Santa Marta (estaciones Santa Marta, Punta de Betín y Morro de Santa Marta) (**Tabla 3**). Por lo tanto, debe prestarse especial atención al manejo y protección de estos sectores, ya que podrían ser claves en el mantenimiento de las comunidades coralinas y organismos asociados en esta región cordobesa.

En la formación coralina de San Antero, al igual que en otras áreas de condiciones semejantes en el Caribe colombiano (**Díaz, et al.,** 1996; **Pinzón, et al.,** 1998; **López-Victoria, et al.,** 2000a), los corales han desarrollado diversos mecanismos para contrarrestar el estrés producido por las condiciones adversas. *S. siderea* forma extensos parches con colonias de gran tamaño y aspecto globoso. Este tipo de crecimiento se muestra como una estrategia importante para contrarrestar la acumulación de sedimentos (**Cortés & Risk,** 1984; **De la Guardia, et al.,** 2001). Asimismo, la especie se considera colonizadora de espacios libres y presenta varios ciclos reproductivos por año, amplio rango de dispersión y altas tasas de fecundidad. *P. clivosa* y *P. astreoides* desarrollan colonias en forma de costras recubrentes que son capaces de eliminar sedimentos acumulados mediante la producción de altas cantidades de mucus, además de limpiar sus colonias (**Sullivan, et al.,** 1994).

Tabla 3. Lista de algunos valores de porcentaje de cobertura coralina registrados para el Caribe colombiano a nivel somero

Fuente / Coral vivo (%)	Región de San Antero			Islas del Rosario		Islas de San Bernardo		Urabá Chocoano			Región de Santa Marta			
	PBEL	PBOL	PBLA	TES	PAV	CEY	MIN	CTIB	AGU	STM	PBT	MSM	MRO	PYBL
Garzón-Ferreira, <i>et al.</i> (2002)				45	31	37	33	36	47					
Martínez y Acosta (2005)											14,3	15,3		
Vega-Sequeda, <i>et al.</i> (2008)											4	10,7	18,5	27,5
Acevedo-Valencia (2010)										21,5				
Presente estudio*	51,8	44,4	29,3											

Región de San Antero; PBEL: Punta Bello, PBOL: Punta Bolívar, PBLA: Playa Blanca. Isla de Rosario; TES: Isla Tesoro, PAV: Isla Pavitos. Islas de San Bernardo; CES: Isla Ceycén, MIN: Bajo Minalta. Urabá chocoano; CTIB: Cabo Tiburón, AGU: Ensenada El Aguacate. Región de Santa Marta; STM: Santa Marta, PBT: Punta Betún, MSM: Morro Santa Marta, MRO: Morro Rodadero, PYBL: Playa Blanca

Según **Bak & Elgershuizen** (1976), este tipo de crecimiento se considera fundamental para aprovechar la escasa energía lumínica en condiciones de alta sedimentación y turbidez. Por último, *A. tenuifolia* con un crecimiento en forma de láminas verticales, representa una estrategia eficiente para evitar la acumulación de sedimentos de sus colonias, lo que explica su presencia, especialmente en los sectores de Punta Bello y Punta Bolívar.

La configuración espacial de las formaciones coralinas de San Antero parece responder a la dirección de los vientos alisios y la intensidad del oleaje y las corrientes, que relega esta comunidad en forma de parches discontinuos a profundidades entre 3 y 8 m. Según **Sheppard** (1982), la distribución de las especies está condicionada por varios factores, entre los que se destacan la sedimentación, la disponibilidad de luz, y el movimiento del agua, entre otros. El análisis de clasificación de doble vía generó el agrupamiento de los sectores de acuerdo a la composición de las especies, las cuales son favorecidas o limitadas por las condiciones del entorno. La asociación de PBEL, PBOL y PBLA se dio porque todas ellas comparten un predominio de *S. intersepta*, *S. siderea*, *S. radians*, *P. divaricata* y *P. astreoides*, especies que han sido caracterizadas como resistentes frente a los procesos de sedimentación y asociadas a ambientes someros con influencia continental (**Díaz, et al.**, 2000b). De otro lado, PBOL se caracterizó por la presencia de especies exclusivas como *M. cavernosa*, *M. meandrites* y *D. stokesii*, las cuales se han reportado frecuentemente en zonas por debajo de los 5 m de profundidad con elevada sedimentación y baja intensidad lumínica (**Garzón & Cano**, 1991; **Pinzón, et al.**, 1998), características provocadas en este sector por el oleaje y la cercanía a descargas continentales. En PBEL se registró como especie exclusiva *D. labyrinthiformis*, que se ha asociada a ambientes someros, con oleaje medio y esqueletos de coral (**Díaz, et al.**, 2000b), condiciones que prevalecen en este sector y que seguramente permiten el establecimiento y desarrollo de este coral.

Conclusiones

Los resultados del presente estudio indicaron que el estado de las formaciones coralinas en la región de San Antero era bueno, a pesar del bajo número de especies registradas. Asimismo, las formaciones coralinas ubicadas en PBEL y PBOL estaban en mejor estado que la comunidad coralina de PBLA, ya que esta registró un evidente deterioro, probablemente causado por factores antropogénicos y el aporte de nutrientes provenientes del río Sinú. La información que aquí se presenta permite un panorama más completo de los principales componentes arrecifales bentónicos del golfo de Morrosquillo, por lo que se sugiere tener un especial cuidado con las formaciones coralinas de San Antero en el corto plazo, ya que estas pueden estar desempeñando un papel fundamental para el mantenimiento de la biodiversidad marina de la región.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por la Universidad de Córdoba a través de proyecto “Diversidad de invertebrados en Córdoba, Caribe colombiano”, y contó con el apoyo del Instituto de Estudios en Ciencias del Mar, CECIMAR, de la Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe. También agradecemos a la Dra. Clara Sierra Díaz por el apoyo logístico brindado. Por último, hacemos un reconocimiento especial a la Asociación de Caimaneros, ASOCAIMAN, por toda su colaboración y apoyo en la fase de campo. Contribución N.º 329 del Instituto de Estudios en Ciencias del Mar, de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe.

Contribución de los autores

RRR: muestreos, análisis de laboratorio y procesamiento de la información; JAQ y NHC: diseño, análisis y redacción del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Acevedo, D.** (2010). Estado actual de las formaciones coralinas en la región de Santa Marta, Bahía de Gaira y el Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe Colombiano. Trabajo de Grado. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, p. 38-57.
- Bak, R. P. & Elgershuizen, J. H. B. W.** (1976). Patterns of oil-sediment rejections in corals. *Marine Biology*. **37**: 105-113.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L.** (2005). Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bulletin*. **51**: 408-414.
- Brown, B. E.** (1997). Disturbances to reefs in recent times. En: C. Birkeland (Ed.). *Life and death of coral reefs* (p. 354-379). Nueva York, Estados Unidos: Chapman and Hall. p. 536.
- Buddemeier, R., Kleypas, J., Aronson, J.** (2004). Coral reefs and global climate change: Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. Arlington, Estados Unidos: Pew Center on Global Climate Change. p. 56.
- Carpenter, R.** (1986). Partitioning herbivory and its effects on coral reefs algal communities. *Ecological Monographs*. **56** (4): 345-363.
- Cortés, J. & Risk, M.J.** (1984). El arrecife coralino del Parque Nacional Cahuita, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*. **32**: 109-121.
- Cortés-Castillo, D.V. & Rangel-Ch, J.O.** (2011). Los bosques de mangle en un gradiente de salinidad en la bahía de Cispatá - Boca tinajones, departamento de Córdoba - Colombia. *Caldasia*. **33** (1): 155-176.
- CVS-INVEMAR.** (2010). Plan integral de manejo del Distrito de Manejo Integrado (DMI) bahía de Cispatá - La Balsa - Tinajones y sectores aledaños del delta estuarino del río Sinú, departamento de Córdoba. Santa Marta, Colombia: INVEMAR, serie de publicaciones especiales No. 18.
- De la Guardia, E, González-Díaz, P., Trelles, J.** (2001). Macrobentos del arrecife coralino adyacente al Río Almendares, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*. **22** (3): 167-178.
- Díaz, J. M., Barrios, L. M., Cendales, M. H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., Ospina, D.H., Parra-Velandia, F., Pinzón, J., Vargas-Angel, B., Zapata, F.A., Zea, S.** (2000a). Áreas coralinas de Colombia. Santa Marta, Colombia: INVEMAR, serie publicaciones especiales No 5. p. 176.
- Díaz, J. M., Díaz-Pulido, G., Sánchez, J. A.** (2000b). Distribution and structure of the southernmost Caribbean coral reef: Golfo de Uraba, Colombia. *Scientia Marina*. **64** (3): 327-336.
- Díaz, J. M., Garzón-Ferreira, J., Zea, S.** (1995). Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. Bogotá, Colombia: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales. p. 147.
- Díaz, J. M., Sánchez, J. A., Díaz-Pulido, G.** (1996). Geomorfología y formaciones arrecifales recientes de Isla Fuerte y Bajo Bushnell, plataforma continental del Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **25**: 87-105.

- Garzón-Ferreira, J.** (1997). Arrecifes coralinos: ¿Un tesoro camino a la extinción? *Ciencia y Tecnología*. **15** (1): 11-19.
- Garzón-Ferreira, J. & Cano, M.** (1991). Tipos, distribución, extensión y estado de conservación de los ecosistemas marinos del Parque Nacional Natural Tayrona. Santa Marta, Colombia: Fondo FEN. p. 82.
- Garzón-Ferreira, J. & Díaz, J. M.** (2003). The Caribbean coral reefs of Colombia. En: J. Cortés (Ed.). *Latin American Coral Reefs (275-301)*. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science Publisher B.V. p. 509.
- Garzón-Ferreira, J. & Kielman, M.** (1994). Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades. En: R. N. Ginsburg (Ed.). *Proceedings of the Colloquium on Global Aspect of Coral Reefs. Health, Hazards and History*. Miami, Estados Unidos: RSMAS, University of Miami. p. 420.
- Garzón-Ferreira, J., Gil-Agudelo, D., Barrios, L., Zea, S.** (2001). Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs. *Hydrobiología*. **460**: 65-69.
- Garzón-Ferreira, J., Reyes-Nivia, M. C., Rodríguez-Ramírez, A.** (2002). Manual de métodos del SIMAC: Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia. Santa Marta, Colombia: INVEMAR. p. 57.
- Hill, J. & Wilkinson, C.** (2004). *Methods for Ecological Monitoring for Coral Reefs. A Resource for Managers*. Global Coral Reef Monitoring Network. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science. p. 117.
- Hollock, P., Müller-Karger, F. E., Halas, J. C.** (1993). Coral Reef Decline -Anthropogenic Nutrients and the Degradation of Western Atlantic and Caribbean Coral Reefs. *Research and Exploration*. **9** (3): 358-378.
- Humann, P. & DeLoach, N.** (2002). Reef coral identification Florida, Caribbean, Bahamas. Florida, Estados Unidos: New World Publications. p. 276.
- Knowlton, N.** (2001). The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **98** (10): 5419-5425.
- Kohler, K. E. & Gill, S. M.** (2006). Coral point count with Excel extensions (CPCE): a visual basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences*. **32**: 1259-1269.
- López-Victoria, M. & Díaz, J.** (2000a). Morfología y estructura de las formaciones coralinas del Archipiélago de San Bernardo, Caribe Colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **24** (91): 219-230.
- López-Victoria, M., Díaz, J., Márquez, J. C.** (2000b). Las formaciones coralinas de Isla Tortuguilla (Caribe Colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **29**: 51-58.
- Márquez, G.** (1996). Ecosistemas estratégicos y otros estudios de ecología ambiental. Bogotá, Colombia: Fondo FEN. p. 211.
- Martínez, S. & Acosta, A.** (2005). Cambio temporal en la estructura de la comunidad coralina del área de Santa Marta - Parque Nacional Natural Tayrona (Caribe Colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **34**: 161-191.
- McCook, L.** (1999). Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: Scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. **18** (4): 357-367.
- McCune, B. & Mefford, M. J.** (1999). *Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.0*. Oregon (Glenden Beach), Estados Unidos: MJM Software Design. p. 237.
- Molina, A., Molina, C., Giraldo, L., Parra, C., Chevillot, P.** (1994). Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del Golfo de Morrosquillo. *Boletín Científico CIOH*. **14**: 93-112.
- Patiño, F. & Flórez, F.** (1993). Estudio ecológico del golfo de Morrosquillo. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia y Fondo FEN. p. 109.
- Pinzón, J., Perdomo, A., Díaz, J.** (1998). Isla arena, una formación coralina saludable en el área de influencia de la pluma del río Magdalena, plataforma continental del Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **27**: 21-27.
- Prahl, H. & Erhardt, H.** (1985). Colombia. Corales y Arrecifes Coralinos. Bogotá, Colombia: Fondo FEN. p. 295.
- Reyes, J., Santodomingo, N., Flórez, P.** (2010). Corales escleractinios de Colombia. Santa Marta, Colombia: INVEMAR, serie de publicaciones especiales No. 14. p. 246.
- Rodríguez-Ramírez, A. & Garzón-Ferreira, J.** (2003). Monitoreo de arrecifes coralinos, pastos marinos y manglares en la bahía de Chengue (Caribe colombiano):1993-1999. Santa Marta, Colombia: INVEMAR, serie de Publicaciones especiales No. 8. p. 170.

- Sánchez-Páez, H., Ulloa, H., Tavera, H., Gil, W.** (2005). Plan de manejo integral de los manglares de la zona de usos sostenible del sector estuarino de la bahía de Cispatá, departamento de Córdoba - Colombia. Bogotá, Colombia: Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge (CVS) y Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal (CONIF). p. 202.
- Sheppard, C. R. C.** (1982) Coral populations on reef slopes and their major controls. *Marine Ecology Progress Series*. **7**: 83-115.
- Solano, O. D.** (1994). Corales, formaciones arrecifales y blanqueamiento de 1987 en Bahía Portete (Guajira, Colombia). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. **23**: 149-163.
- Solano, O. D., Guzmán, A., Navas, G., Camargo, T.** (1995). Caracterización rápida de comunidades ícticas y coralinas (Isla Barú, Caribe colombiano). *Boletín Ecotrópica*. **29**: 21-40.
- Sullivan, K. M., Chiappone, M., Lott, C.** (1994). Abundance patterns of stony corals on platform margin reef of the Caicos Bank. *Bahamas Journal of Science*. **1** (3): 1-12
- Vega-Sequeda, J., Rodríguez-Ramírez, A., Reyes-Nivia, M. C., Navas-Camacho, R.** (2008). Formaciones coralinas del área de Santa Marta: Estados y patrones de distribución espacial de la comunidad bentónica. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **37** (2): 87-105.
- Werding, B. & Sánchez, H.** (1988). Deterioro observado en las formaciones coralinas de la bahía de Santa Marta, Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. **18**: 9-16.
- Zea, S.** (1994). Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean. En: R. van Soest, T. van Kempen & J. Braekman. (Eds.). *Sponges in Time and Space: Biology, Chemistry, Paleontology*. (p. 257-264). Rotterdam, Netherlands: Balkema. p. 515.

Artículo original

Optimización del ensayo de inhibición de la nicotinamida/nicotinato mononucleótido adenililtransferasa de *Leishmania braziliensis*

Optimization of the nicotinamide/nicotinate mononucleotide adenylyltransferase inhibition assay from *Leishmania braziliensis*

✉ Carmen Giovana Granados-Ramírez¹, ✉ Luis Ernesto Contreras-Rodríguez²,
✉ María Helena Ramírez-Hernández^{3,*}

¹Laboratorio de Investigaciones Básicas en Bioquímica - LIBBIQ, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

²Departamento de Química, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

³Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Resumen

La nicotinamida/nicotinato mononucleótido adenililtransferasa (NMNAT, EC 2.7.7.1/18) desempeña una función central en la síntesis del dinucleótido de adenina y nicotinamida (NAD) debido a que en esta enzima confluyen las rutas de síntesis *de novo* y de reciclaje. El NAD es una molécula trascendental en el metabolismo de todos los seres vivos, principalmente en el metabolismo redox. En este estudio se presenta una nueva estrategia metodológica para la evaluación de posibles inhibidores de la NMNAT de *Leishmania braziliensis* (LbNMNAT). El método suprime la actividad inhibitoria cruzada con la enzima acoplada al ensayo de detección, la alcohol dehidrogenasa (ADH, EC 1.1.1.1). Experimentalmente se introdujo un paso intermedio de extracción en fase sólida de los inhibidores antes de la ejecución del sistema enzimático de detección. La implementación del paso de extracción posibilitó la evaluación específica de la enzima de interés, la LbNMNAT, sin afectar la enzima acoplada ADH. El nuevo método permitió estudiar el efecto inhibitorio de la galotanina, producto natural de especies del género *Rhus* (*Rhus chinensis*), en la actividad de la LbNMNAT.

Palabras clave: Ensayo de actividad; Nicotinamida/nicotinato mononucleótido adenilil transferasa (NMNAT); Inhibidores enzimáticos; *Leishmania*; Galotanina.

Abstract

The enzyme nicotinamide/nicotinate mononucleotide adenylyltransferase (NMNAT, EC 2.7.7.1/18) plays a central role in the nicotinamide and adenine dinucleotide (NAD) synthesis as its *de novo* and salvage pathways converge in it. NAD is a crucial molecule in the metabolism of all living beings, mainly in redox metabolism. Here we describe a new methodological strategy for the evaluation of possible inhibitors of *Leishmania braziliensis* NMNAT (LbNMNAT). Our method suppresses the cross inhibitory activity of the enzyme alcohol dehydrogenase (ADH, EC 1.1.1.1) coupled to the detection assay. We improved the specificity of the coupled enzymatic system, by introducing an additional solid-phase extraction step of the inhibitors prior to the execution of the coupled detection system. This step enabled the differentiated evaluation of the LbNMNAT activity without interfering in the coupled ADH enzyme, as well as the assessment of the inhibitory activity of gallotannin, an inhibitor found in *Rhus chinensis*, on LbNMNAT.

Keywords: Activity assay; Nicotinamide/nicotinate mononucleotide adenylyltransferase (NMNAT); Enzyme inhibitors; *Leishmania*; Gallotannin.

Citación: Granados-Ramírez CG, Contreras-Rodríguez LE, Ramírez-Hernández MH. Optimización del ensayo de inhibición de la nicotinamida/nicotinato mononucleótido adenililtransferasa de *Leishmania braziliensis*. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):721-730, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1272>

Editor: Luis Fernando Echeverri

***Correspondencia:**

María Helena Ramírez-Hernández;
mhramirez@unal.edu.co

Recibido: 22 de junio de 2020

Aceptado: 7 de mayo de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

El dinucleótido de adenina y nicotinamida (NAD) y su análogo fosforilado (NADP) están involucrados en una gran diversidad de procesos biológicos en los que actúan como cofactores en reacciones de oxidación-reducción (redox) y como sustratos en procesos relacionados con la expresión genética, la reparación de ADN y la muerte celular, entre muchos otros. Según la información indexada en la *Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes* (KEGG), el NAD está involucrado en 997 reacciones y el NADH (su forma reducida) en 981, en las cuales están implicadas 601 y 586 enzimas, respectivamente. El NAD no solo es una coenzima que actúa como uno de los aceptores principales de iones hidruro de la célula, involucrado en muchas de las reacciones del metabolismo redox, sino que también actúa como sustrato (Katsyuba, *et al.*, 2020) en procesos de señalización celular (Cantó & Auwerx, 2011). La modulación de las rutas y las enzimas en las que está involucrado el NAD permite controlar procesos esenciales como el metabolismo energético, la reparación del ADN, y el crecimiento y la muerte celulares tanto en seres vivos superiores o a nivel de microorganismos patógenos (Singhal & Cheng, 2019).

El conocer los mecanismos mediante los cuales los seres vivos obtienen NAD es particularmente importante para comprender la relación entre su metabolismo y las alteraciones que conducen a enfermedades (Berger, *et al.*, 2004). Las perturbaciones en la regulación de la síntesis del NAD derivan en deficiencias fatales para el organismo (Dolle, *et al.*, 2013; Mao, *et al.*, 2016; Padiadpu, *et al.*, 2016; Sauve, 2008). Además, las particularidades de las rutas bioquímicas que involucran el NAD en organismos patógenos pueden considerarse como posibles blancos terapéuticos contra enfermedades infecciosas.

Uno de los pasos fundamentales de la biosíntesis del NAD es la reacción del mononucleótido de ácido nicotínico (NaMN) o de la nicotinamida (NNM) con el ATP para sintetizar NaAD o NAD, respectivamente (Berger, *et al.*, 2004). Esta reacción es catalizada por la enzima nicotinamida/nicotinato mononucleótido adenililtransferasa (NMNAT, EC 2.7.7.1/18), objeto de estudio del presente trabajo (Figura 1A).

En el diseño experimental de los protocolos de evaluación de la actividad de una enzima deben hallarse las condiciones bajo las cuales se puede obtener la mayor cantidad de información libre de interferencias que afecten el resultado final y conduzcan a

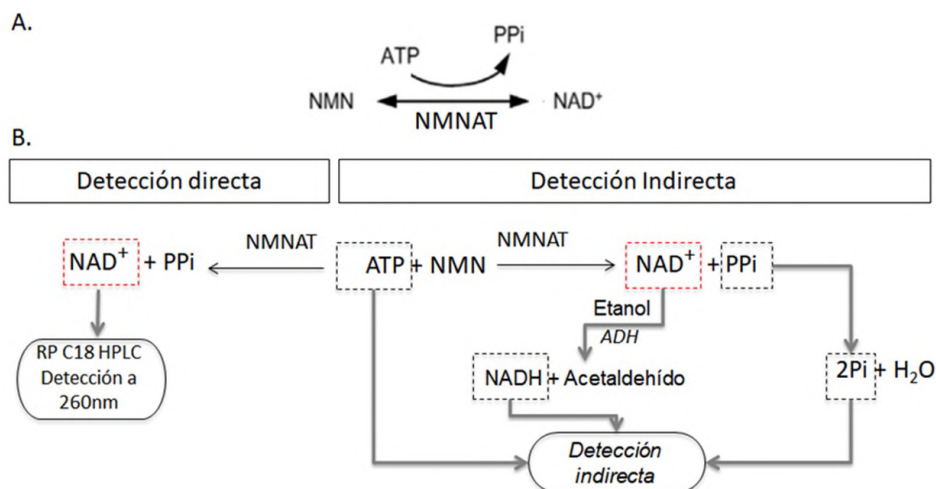


Figura 1. Reacción enzimática de la NMNAT y sus estrategias de detección.

A. La NMNAT está involucrada tanto en la biosíntesis de NAD como de NaAD.

B. Detección directa del producto NAD mediante RP-HPLC. La determinación indirecta se completa mediante tres rutas: 1) Análisis de subproducto (Pi, fosfato inorgánico; PPi, pirofosfato). 2) Obtención de NADH por medio de una reacción acoplada catalizada por la alcohol deshidrogenasa (ADH). 3) Consumo de ATP generado en la reacción reversa de la NMNAT.

malinterpretaciones. La actividad enzimática de las NMNAT se puede evaluar mediante la detección directa del producto o, de manera indirecta, mediante la reducción del NAD a NADH por acople con la enzima alcohol deshidrogenasa (ADH). El método directo se basa en la detección cromatográfica del NAD producido utilizando patrones estándar en el análisis (Balducci, *et al.*, 1995). Sin embargo, no es fácil hacer el cribado de alto rendimiento de posibles candidatos a inhibidores (*high-throughput screening*, HTS) de grandes colecciones de moléculas usando esta estrategia, principalmente por los costos y el tiempo de obtención de resultados y su posterior análisis.

Por otro lado, se han propuesto tres estrategias indirectas, dos de ellas basadas en los productos de la reacción (NAD y pirofosfato inorgánico, PPi) y una tercera basada en la determinación del ATP producido por la NMNAT en su reacción reversa (Figura 2). El NAD se puede reducir enzimáticamente generando NADH, el cual se detecta directamente por fluorescencia o absorción a 340 nm (Balducci, *et al.*, 1995). Asimismo, el NAD se puede determinar colorimétricamente por la conversión del reactivo WST-1 a formazán, el cual absorbe a 450 nm. El pirofosfato se detecta con verde de malaquita a 620 nm después de su conversión en ortofosfato por medio de una pirofosfatasa. Los métodos de detección de la actividad de la NMNAT a 450 nm y 620 nm (Rodionova, *et al.*, 2015; Sorci, *et al.*, 2009), se han implementado para la búsqueda de inhibidores de las NMNAT de procariotas (*Bacillus anthracis*, *Escherichia coli* y *Mycobacterium tuberculosis*). Recientemente, se ha propuesto la detección del ATP mediante una reacción acoplada con la luciferasa de *Photinus pyralis* dependiente de ATP. Este ensayo permite la identificación de nuevos moduladores de la actividad de la NMNAT mediante luminiscencia (Haubrich, *et al.*, 2020).

Los métodos espectroscópicos permiten el análisis de grandes colecciones de compuestos al escalar el número de pruebas paralelas en multiplacas y realizar numerosos ensayos simultáneamente. Sin embargo, el uso de la reacción acoplada para la detección de la actividad de la NMNAT es susceptible de reaccionar de forma cruzada con la enzima acoplada ADH, lo que afecta los resultados. Esta limitación reduce las colecciones de compuestos que podrían ser analizados como posibles inhibidores.

Por otra parte, la leishmaniasis, perteneciente al grupo de enfermedades denominadas por la Organización Mundial de la Salud (OMS) como enfermedades tropicales desatendidas, afecta zonas tropicales, subtropicales y de la cuenca del Mediterráneo. Aunque es pequeña la proporción de personas infectadas que desarrollan la enfermedad, se estima que cada año se producen un millón de nuevos casos (World Health Organization, 2017).

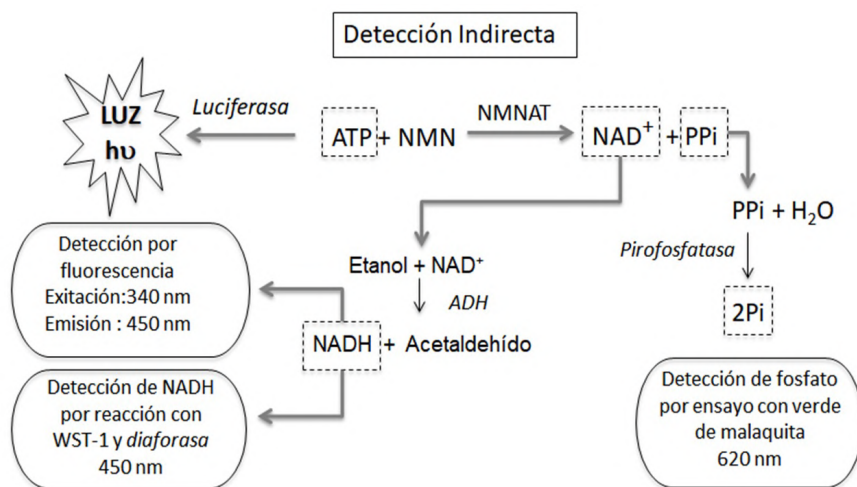


Figura 2. Detección indirecta de la actividad de la LbNMNAT.

En línea discontinua se identifican los analitos que permiten la determinación indirecta de NAD. En letra cursiva se indican las enzimas que se usan para catalizar las transformaciones necesarias para los análisis de detección.

No se dispone de una vacuna contra la leishmaniasis en humanos y su tratamiento requiere medicamentos altamente tóxicos, cuyo uso ha generado resistencia según algunos reportes (Gillespie, *et al.*, 2016). Nuestro grupo de investigación identificó y caracterizó la NMNAT de *L. braziliensis* (LbNMNAT) (Contreras, *et al.*, 2015), que representa un interesante blanco terapéutico contra la enfermedad dadas las diferencias cinéticas y estructurales que exhibe con respecto a las isoenzimas humanas (HsNMNAT 1-3). Dichas diferencias se relacionan con la organización oligomérica, los parámetros cinéticos, las inserciones exclusivas de regiones en la estructura primaria de la enzima del parásito y la localización intracelular de las proteínas en mención (Contreras, *et al.*, 2015).

Basados en antecedentes que demuestran que polifenoles como la galotanina, presente en las bellotas de *R. chinensis* inhiben las isoenzimas humanas HsNMNAT 1-3, se utilizó este compuesto para evaluar y estandarizar un método indirecto de evaluación de la inhibición enzimática. Se observó que la galotanina inhibe tanto la LbNMNAT como la enzima acoplada ADH. Para superar esta limitación, se propuso una estrategia que evita el efecto de la actividad inhibitoria cruzada con el sistema acoplado de detección. Dicho método recurre a la extracción en fase sólida de los inhibidores utilizados en la primera etapa del sistema para inhibir específicamente la proteína de interés (LbNMNAT) sin afectar la ADH, posibilitando así la evaluación selectiva de la actividad de la LbNMNAT. Además, con los resultados obtenidos se comprobó el efecto inhibitorio de la galotanina sobre la NMNAT de un parásito protozoario de interés como *L. braziliensis*.

Materiales y métodos

Obtención de la proteína recombinante 6xHis-LbNMNAT

Se transformaron células competentes de *E. coli* M15 con el vector pQE30-LbNMNAT construido previamente (Contreras, *et al.*, 2015). Las células se indujeron con 0,1 mM de isopropil- β -D-1-tiogalactopiranosido (IPTG) cuando alcanzaron una absorbancia (OD_{600} nm) de 0,7. El lisado de las células se realizó por ultrasonido en solución reguladora con pH 8,0 (50 mM de PBS, 300 mM de NaCl, 10 mM de imidazol, 1 mM de $MgCl_2$) suplementada con 1mg/mL de lisozima e inhibidores de proteasas (Sigma P8340). Las células se lisaron a 4 °C aplicando ciclos de 15 segundos de ultrasonido y 15 segundos de reposo, completando 5 minutos de sonicación a 50 % de amplitud (VibraCell™, Sonics®, 130 watts, 20 kHz). La identificación de la proteína recombinante 6xHis-LbNMNAT se hizo por electroforesis sobre geles de poliacrilamida al 12 % en condiciones desnaturalizantes (SDS-PAGE), acoplando su identificación a experimentos de electrotransferencia sobre membranas de nitrocelulosa e inmunodetección (*Western blot*) con el anticuerpo primario anti-6xHis.

Purificación de la proteína recombinante 6xHis-LbNMNAT

La proteína recombinante se expresa fusionada a una etiqueta de hexa-histidinas (6xHis), razón por la cual se purificó usando un soporte de agarosa funcionalizado con níquel (ProBond™, Thermo Fisher Scientific). Las proteínas se eluyeron con solución reguladora de pH 8,0 (50 mM de PBS, 300 mM de NaCl y 200 mM de imidazol). Después de analizar los pasos de purificación de la proteína por SDS-PAGE, esta se cuantificó usando el método de Bradford con albúmina de suero bovino (BSA) como patrón de concentración. Para optimizar la purificación se utilizó la cromatografía de exclusión molecular usando soportes Sephadex® G150 o Bio-Gel® P100 y solución reguladora con pH 8,0 (50 mM de PBS, 300 mM de NaCl, 0,62 mM de $MgCl_2$ y 1 mM de DTT).

Ensayos de actividad enzimática

La reacción catalizada por la NMNAT para producir NAD a partir de NMN y ATP, se comprobó mediante el método de detección directa del NAD usando HPLC y el método espectrofotométrico indirecto para detectar el NADH, como se describe a continuación.

Ensayo directo de actividad enzimática

Este ensayo analiza la síntesis de NAD a partir de la reacción entre NMN y ATP después de separar los productos de los sustratos a través de una columna de cromatografía RP C18. Con 25 μL de tampón (100 mM de HEPES, 40 mM de MgCl_2 , pH 7,4) se adicionaron 3 μL de NMN (50 mM en agua), 42 μL de agua y 20 μL de la enzima (1,25-12,5 mM). Esta solución se incubó a 37 °C durante 10 minutos, tras lo cual se inició la reacción agregando 10 μL de ATP (12,5 mM en tampón con 100 mM de HEPES y pH 7,4). Esta mezcla se incubó durante 20 minutos a 37 °C. Luego, a 100 μL de reacción se adicionaron 50 μL de 1,2 mM de HClO_4 para detener la reacción. Esta suspensión se incubó durante 10 minutos sobre hielo y se centrifugó a 6.000 rpm a 4 °C. Del sobrenadante resultante se tomaron 130 μL y se neutralizaron con 35 μL de 1 M de NaHCO_3 , mezcla que se incubó 15 minutos sobre hielo y se centrifugó a 12.000 rpm durante 5 minutos. Se utilizaron 100 μL del sobrenadante para el análisis por HPLC en el equipo Agilent Technologies de la serie 1260®, equipado con una bomba cuaternaria (Quaternary Pump VL, G1311C), un muestreador automático (ALS, G1329B), un compartimiento de columna termostatazado (TCC, G1316A) y un detector de onda variable (VWD VL, G1314B), controlado por el programa OpenLAB CDS ChemStation Edition. Para la separación cromatográfica se usó una columna Kinetex® de Phenomenex (5,0 μm C18 100 Å, 100 x 4,6 mm). Como sistema de solventes se usaron: a) PBS con pH 6,0 y b) metanol. El programa cromatográfico constó de las siguientes etapas: 2 minutos con 100 % de a; 2 minutos de 0 al 20 % de b; 1,5 minutos de 20 a 25 % de b; 1,5 minutos de 25 % de b; 3,5 minutos de 25-0 % de b, y 2 min de 100 % de a.

Ensayo directo de inhibición enzimática de la LbNMNAT

Se aplicó el protocolo descrito en la sección anterior reemplazando el volumen correspondiente de agua por el inhibidor bajo estudio (galotanina) en diferentes concentraciones finales (0,05, 2,5 y 10 μM).

Ensayo indirecto de actividad enzimática

La enzima LbNMNAT se diluyó hasta una concentración final de 2 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ en el tampón del ensayo. La mezcla inicial se preparó sin ATP en tampón HEPES (200 μL , 100 mM de HEPES, 40 mM de MgCl_2 , y pH 7,5), NMN (16 μL , 50 mM en agua), ADH (Sigma-Aldrich, A7011, 4 μL correspondientes a 2 U), etanol (8 μL , 1 % final), LbNMNAT (50 μL) y agua hasta completar 800 μL de volumen final. Cada medida se realizó por triplicado adicionando 180 μL de esta solución por pozo. La reacción se inició adicionando la solución de ATP (20 μL , 100 mM en agua). Se incluyeron reacciones sin sustratos o sin enzima como controles. La absorbancia se midió a 340 nm durante 5 minutos a 25 °C. Los datos se obtuvieron en el lector de placas BIORAD xMark® con el programa Microplate Manager®, v 6.3. Las soluciones de partida de ATP y NMN se prepararon usando su coeficiente de absortividad a 260 nm, 4,2 $\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ y 15,4 $\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$, respectivamente.

Ensayo indirecto de inhibición enzimática de la LbNMNAT

Se aplicó el protocolo descrito en la sección anterior reemplazando el volumen correspondiente de agua por el inhibidor bajo estudio (galotanina) en diferentes concentraciones finales (0,05, 2,5 y 10 μM). Cada ensayo se realizó por triplicado con los respectivos controles.

Ensayo indirecto de inhibición de la LbNMNAT modificado

Este ensayo se hizo en dos etapas, en la primera se ejecutó la reacción entre NMN y ATP en presencia de la enzima LbNMNAT, en tanto que en la segunda el NAD producido se redujo mediante la reacción catalizada por la enzima ADH en presencia de etanol. A la reacción inicial se adicionó solución amortiguadora (200 μL , 100 mM de HEPES, 40 mM de MgCl_2 , y pH 7,5), NMN (16 μL , 50 mM en agua), NMNAT (50 μL , 0,5 ng/ μL), inhibidor (concentraciones de estudio) y agua hasta completar 800 μL de volumen final. La reacción se inició adicionando ATP (25 μL , 100 mM en agua) en 230 μL de

la mezcla anterior. Después de incubar a 25 °C durante 30 minutos, se adicionaron 50 mg del soporte sólido de extracción de fase reversa (Supelco® 18 Silica gel, malla de 200-400, volumen de poro de 0,7-0,9 cm³/g, tamaño de poro 70 Å). Se incubó durante 5 minutos a temperatura ambiente y después la solución se filtró a través de unidades de centrifugación Ultrafree-MC con membrana microporosa (Merck) en tubos de 1,5 mL a 2.000 rpm durante 5 minutos. A la solución filtrada se adicionó ADH (5 µL, 2 correspondientes a 2U), se homogenizó con pipeteo suave y 190 µL de esta mezcla se pasaron a placas de 96 pozos. Antes de obtener los datos en el lector de placas se adicionó etanol (10 µL) para iniciar la reacción.

Resultados y discusión

Una vez obtenida la proteína 6xHis-LbNMNAT purificada por cromatografía de afinidad a níquel, su actividad enzimática se verificó con el método directo de detección. Este ensayo de actividad mide la síntesis de NAD a partir de la reacción entre NMN y ATP después de separar los productos de los sustratos a través de una columna de cromatografía RP C18. Como se observa en la **figura 3**, en presencia de galotanina disminuyó o desapareció la señal correspondiente al NAD. La curva de inhibición demostró que bajo las condiciones experimentales se alcanzó la inhibición total de la actividad enzimática con 10 µM del inhibidor. Estos resultados permitieron confirmar que se obtuvo una enzima activa para comparar los diferentes métodos indirectos de inhibición enzimática propuestos.

Posteriormente, se hizo el ensayo de actividad acoplado (indirecto), mediante el cual se puede seguir la formación de NAD detectando el NADH formado a expensas de la oxidación de etanol a acetaldehído por la enzima ADH. Esta enzima usa como cofactor el NAD y lo reduce a NADH, el cual se detecta específicamente a 340 nm. Este ensayo permite la paralelización en placas multipozo, lo que lo hace ventajoso como método de evaluación de numerosos candidatos a inhibidores de la NMNAT. No obstante, uno de los problemas de la optimización de métodos enzimáticos indirectos es la posibilidad de reacciones cruzadas entre las enzimas acopladas. Esto se observó claramente en el proceso de optimización del ensayo, dado que la ADH puede inhibirse con altas concentraciones de imidazol y de galotanina, esta última un conocido inhibidor de las NMNAT (**Petrelli, et al.**,

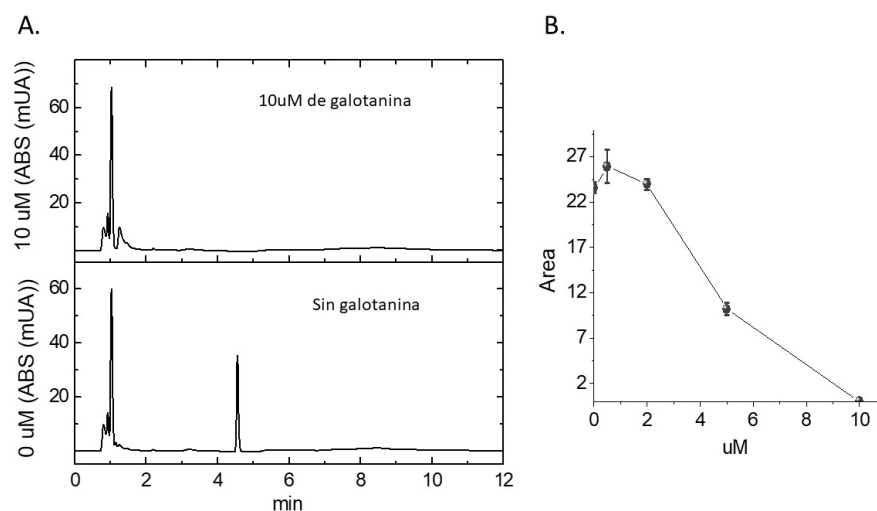


Figura 3. Detección directa de la actividad de la LbNMNAT inhibida por la galotanina.

A. Cromatogramas de los ensayos de actividad de la enzima LbNMNAT por determinación directa de NAD en presencia y ausencia de 10 µM de galotanina. Los analitos se monitorearon a 260 nm. El pico correspondiente al NAD se detectó a los 4,6 minutos de retención.

B. Curva de inhibición de la LbNMNAT. Se indica el área bajo el pico del NAD detectado por HPLC para ensayos enzimáticos ejecutados en presencia de diferentes concentraciones de galotanina

2011). Este efecto probablemente se relaciona con la similitud topológica entre la ADH y las NMNAT, dado que comparten un plegamiento tipo Rossmann de unión a nucleótidos. Dicha similitud favorece que algunos de los inhibidores de la NMNAT interactúen con el sitio de unión del NAD propio de la ADH, afectando la actividad de ambas enzimas y resultando en la sumatoria de la inhibición de las dos reacciones (**Figura 4**).

La **figura 5** muestra las estructuras tridimensionales de algunas de las enzimas que actualmente se acoplan en los ensayos enzimáticos indirectos de las NMNAT, como la ADH, la diaforasa y la PPASE. En todos los casos se observa un plegamiento Rossmann de unión a NAD, el cual es similar entre estas enzimas acopladas y la propia NMNAT. Esta

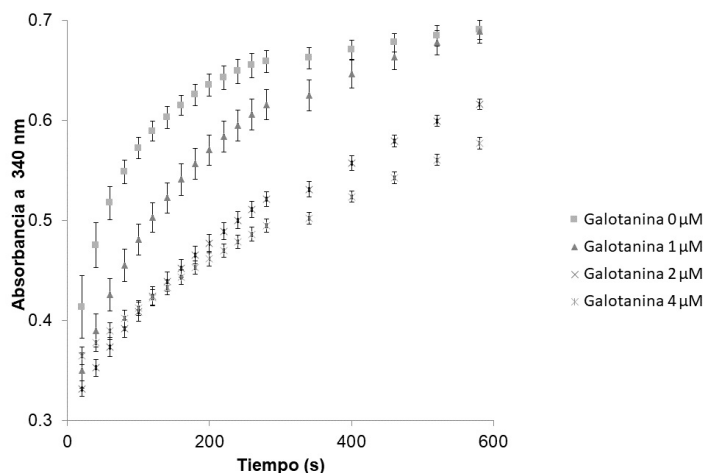


Figura 4. Interferencia del sistema acoplado en ensayos de inhibición.

La galotanina inhibió la enzima ADH que se utiliza en el sistema enzimático acoplado. En presencia de 2,5 mM de NAD se observó el efecto inhibitorio de la galotanina sobre la actividad de la ADH bajo condiciones idénticas al ensayo indirecto de actividad de las NMNAT. Los datos se muestran como promedios \pm la desviación estándar

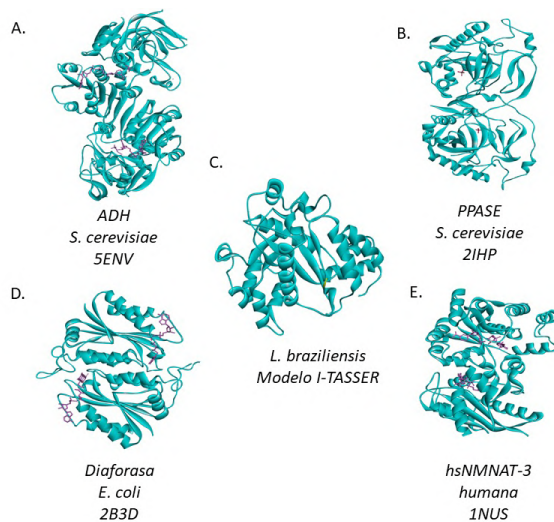


Figura 5. Estructura tridimensional de la NMNAT comparada con algunas de las enzimas usadas en los ensayos de detección indirecta.

A. ADH de levadura (PDB: 5ENV). **B.** Pirofosfatasa de levadura (PPASE, PDB: 2IHP). **C.** NMNAT de *L. braziliensis*, modelo tridimensional generado con I-TASSER. **D.** Diaforasa de *E. coli* (PDB: 2B3D). **E.** NMNAT humana III (PDB: 1NUS). La agrupación de hojas paralelas rodeadas de hélices corresponde al plegamiento Rossmann de unión a nucleótidos

evidencia estructural supone que la probabilidad de reacciones cruzadas con inhibidores candidatos es plausible. En general, los métodos de detección indirectos ostentan ventajas en cuanto a sensibilidad y costos. Aunque es difícil estandarizar una estrategia de análisis perfecta, lo ideal es establecer un diseño experimental con el menor riesgo de obtener falsos negativos o positivos (Acker & Auld, 2014). El máximo control de los parámetros experimentales permite disminuir las interferencias inherentes del ensayo de actividad *in vitro*, reduciendo el número de resultados no reproducibles en condiciones reales de la acción de la enzima de interés en el sistema biológico (Thorne, *et al.*, 2010).

Aunque se han ensayado numerosos compuestos inhibitorios con métodos indirectos, nuestro resultado sugiere que los posibles inhibidores de la NMNAT también inhiben las enzimas acopladas para medir su actividad (Genomics, 2012). En estudios de gran escala se han cribado hasta 362.388 compuestos candidatos a inhibidores, y se reportaron aproximadamente 3.000 posibles inhibidores de la NMNAT de *S. aureus* en un ensayo basado en la pirofosfatasa (PPASE) como enzima de detección. Aunque en este caso se detectó la actividad de NMNAT mediante el seguimiento de la producción de PPI, también las dos enzimas tienen en común los sitios de unión a fosfatos. De todas maneras, el alto potencial para escalar el número de ensayos de estos métodos revela su importancia en el cribado paralelo de miles de compuestos. Para intentar solventar este inconveniente en el ensayo de actividad enzimática de la NMNAT, en este estudio se propuso un método que implementa la ADH como método indirecto de detección, pero de forma desacoplada, separando ambas reacciones para así evitar la reacción cruzada y obtener datos de la actividad enzimática específica de la LbNMNAT en presencia o ausencia de candidatos a inhibidores.

Para evitar la interacción cruzada entre las enzimas se introdujo un paso intermedio en el protocolo del ensayo de actividad. La nueva estrategia separa los dos procesos enzimáticos en el ensayo: en una primera etapa la reacción enzimática de la LbNMNAT se hace en presencia del inhibidor. Posteriormente, se separa el NAD producido por extracción en fase sólida usando como soporte sílica-C18 (Supelco®). Después de la extracción de los inhibidores utilizados en la primera reacción, la fracción líquida no retenida en el soporte, es decir, el producto NAD, se utiliza en la reacción de detección en presencia de etanol y ADH, en la cual se reduce el NAD obtenido a NADH. La producción de NADH se mide a partir de su absorbancia a 340 nm. La separación de las reacciones enzimáticas mejoró notablemente la medición, ya que se eliminó la posibilidad de reacción cruzada de la enzima analizada (LbNMNAT) y la usada en el método de detección (ADH) (Figura 6).

Como se observa en la figura 6, la reacción del inhibidor en el sistema de detección indirecto acoplado produjo curvas de reacción que se saturan rápidamente, lo que indica una actividad inhibitoria mayor de la galotanina, sobreestimando el efecto de inhibición.

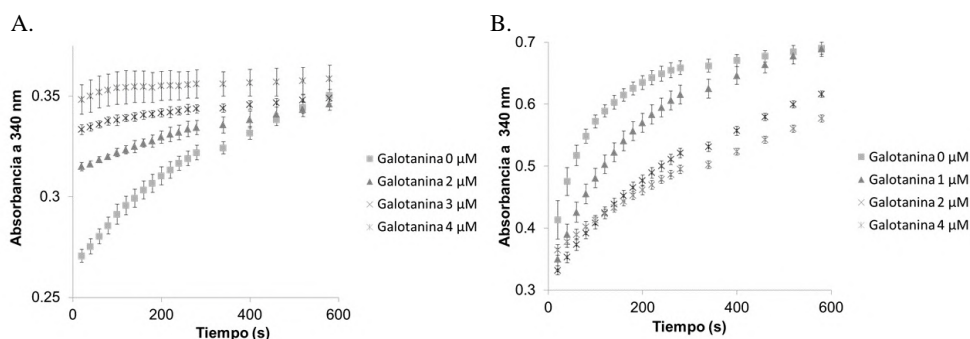


Figura 6. Detección indirecta de la actividad de la LbNMNAT inhibida por la galotanina.

A. Ensayo acoplado ejecutado en presencia simultánea de las enzimas LbNMNAT y ADH junto con el inhibidor (0,2,3,4 μM). **B.** Ensayo desacoplado en el cual se realizó la reacción de la LbNMNAT en presencia del inhibidor, seguida por la extracción del NAD y su adición a los reactivos de la reacción catalizada por la ADH

En las curvas obtenidas en el método indirecto desacoplado que proponemos se evidenció que correspondían solo a una reacción enzimática, la reacción catalizada por la enzima de detección ADH. El NAD producido en la primera reacción con la LbNMNAT se usó como agente oxidante al catalizar la producción de acetaldehído a partir de etanol. Por lo tanto, el efecto de inhibición de la galatonina solo afectó la producción del NAD catalizado por la NMNAT. La introducción de un paso adicional en el método es aún paralelizable usando multiplacas filtrantes que permiten el cribado farmacológico de alto rendimiento (HTS).

La introducción de un paso de filtración adicional en el ensayo aumenta los costos del análisis y su tiempo de realización ligeramente. Sin embargo, exhibe la gran ventaja de eliminar la incertidumbre debida a falsos positivos o reacciones inespecíficas en la reacción enzimática, asegurando un resultado fehaciente que lo hace útil para el cribado de grandes quimiotecas de compuestos.

Conclusión

La semejanza estructural de la enzima de estudio LbNMNAT y la enzima ADH acoplada al sistema de detección puede explicar la reactividad inhibitoria cruzada de la galotonina en el ensayo de actividad acoplado. La adición de un paso de separación de los inhibidores utilizados en la primera reacción permitió aislar la reacción acoplada, evitando dicha inhibición cruzada. El método propuesto en este estudio, aunque implica mayor tiempo de ejecución, permitiría evaluar diferentes inhibidores con mayor certidumbre en caso de que las enzimas usadas en los métodos de detección acoplados exhiban semejanzas estructurales de los sitios de unión de los candidatos analizados. En último término, la selección de candidatos específicos a inhibidores de la LbNMNAT podría conducir al desarrollo de nuevas terapias antimicrobianas contra enfermedades parasitarias como la leishmaniasis.

Agradecimientos

Agradecemos a la beca programa “Tiempo de Volver” de Colciencias 2014 y a la Universidad Nacional de Colombia por el financiamiento del proyecto.

Contribución de los autores

MHRH: coordinación general del estudio y análisis de resultados; CGGR: ejecución de experimentos, análisis de resultados y redacción del manuscrito; LECR: análisis de resultados y redacción del manuscrito

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Acker, M. G. & Auld, D. S. (2014). Considerations for the design and reporting of enzyme assays in high-throughput screening applications. *Perspectives in Science*. **1** (1): 56-73. Doi: 10.1016/j.pisc.2013.12.001
- Balducci, E., Emanuelli, M., Raffaelli, N., Ruggieri, S., Amici, A., Magni, G., Natalini, P. (1995). Assay Methods for Nicotinamide Mononucleotide Adenylyltransferase of Wide Applicability. *Anal Biochem*. **228** (1): 64-68. Doi: 10.1006/abio.1995.1315
- Berger, F., Ramírez-Hernández, M. a. H., Ziegler, M. (2004). The new life of a centenarian: signalling functions of NAD(P). *Trends in Biochemical Sciences*. **29** (3): 111-118. Doi: 10.1016/j.tibs.2004.01.007
- Cantó, C., & Auwerx, J. (2011). NAD+ as a signaling molecule modulating metabolism. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*. **76**: 291-298. doi: 10.1101/sqb.2012.76.010439
- Contreras, L. E., Neme, R., Ramírez, M. H. (2015). Identification and functional evaluation of *Leishmania braziliensis* nicotinamide mononucleotide adenylyltransferase. *Protein Expression and Purification*. **115**: 26-33. doi: 10.1016/j.pep.2015.08.022
- Chiarugi, A., Dölle, C., Felici, R., Ziegler, M. (2012). The NAD metabolome--a key determinant of cancer cell biology. *Nat Rev Cancer*. **12** (11): 741-752. doi: 10.1038/nrc3340

- Dolle, C., Skoge, R. H., Vanlinden, M. R., Ziegler, M.** (2013). NAD biosynthesis in humans--enzymes, metabolites and therapeutic aspects. *Curr Top Med Chem.* **13** (23): 2907-2917.
- Genomics, B. C. f. C.** (2012). Summary assay for small molecule inhibitors of NadD, of hypothetical protein SA1422 (*Staphylococcus aureus* subsp. *aureus* N315)) from PubChem Database. <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/bioassay/602419#section=Protocol>
- Gillespie, P. M., Beaumier, C. M., Strych, U., Hayward, T., Hotez, P. J., & Bottazzi, M. E.** (2016). Status of vaccine research and development of vaccines for leishmaniasis. *Vaccine.* **34** (26): 2992-2995. doi: 10.1016/j.vaccine.2015.12.071
- Haubrich, B. A., Ramesha, C., Swinney, D. C.** (2020). Development of a Bioluminescent High-Throughput Screening Assay for Nicotinamide Mononucleotide Adenylyltransferase (NMNAT). *SLAS Discov.* **25** (1): 33-42. doi: 10.1177/2472555219879644
- Katsyuba, E., Romani, M., Hofer, D., Auwerx, J.** (2020). NAD(+) homeostasis in health and disease. **2** (1): 9-31. doi: 10.1038/s42255-019-0161-5
- Mao, X. R., Kaufman, D. M., Crowder, C. M.** (2016). Nicotinamide mononucleotide adenylyltransferase promotes hypoxic survival by activating the mitochondrial unfolded protein response. *Cell Death Dis.* **7**: e2113. doi: 10.1038/cddis.2016.5
- Padiadpu, J., Mishra, M., Sharma, E., Mala, U., Somasundaram, K., Chandra, N.** (2016). Probing the Druggability Limits for Enzymes of the NAD Biosynthetic Network in Glioma. *J Chem Inf Model.* **56** (5): 843-853. doi: 10.1021/acs.jcim.5b00733
- Petrelli, R., Felczak, K., Cappellacci, L.** (2011). NMN/NaMN adenylyltransferase (NMNAT) and NAD kinase (NADK) inhibitors: chemistry and potential therapeutic applications. *Curr Med Chem.* **18** (13): 1973-1992. doi: 10.2174/092986711795590048
- Rodionova, I. A., Zuccola, H. J., Sorci, L., Aleshin, A. E., Kazanov, M. D., Ma, C.-T., Osterman, A. L.** (2015). Mycobacterial Nicotinate Mononucleotide Adenylyltransferase: Structure, Mechanism, And Implications For Drug Discovery. *The Journal of Biological Chemistry.* **290** (12): 7693-7706. doi: 10.1074/jbc.M114.628016
- Sauve, A. A.** (2008). NAD+ and Vitamin B3: From Metabolism to Therapies. *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics.* **324** (3): 883-893. doi: 10.1124/jpet.107.120758
- Singhal, A. & Cheng, C. Y.** (2019). Host NAD+ metabolism and infections: therapeutic implications. *Int Immunol.* **31** (2): 59-67. doi: 10.1093/intimm/dxy068
- Sorci, L., Pan, Y., Eyobo, Y., Rodionova, I., Huang, N., Kurnasov, O., Osterman, A. L.** (2009). Targeting NAD biosynthesis in bacterial pathogens. Structure-based development of inhibitors of nicotinate mononucleotide adenylyltransferase NadD. *Chemistry & biology.* **16** (8): 849-861. doi: 10.1016/j.chembiol.2009.07.006
- Thorne, N., Auld, D. S., Inglese, J.** (2010). Apparent activity in high-throughput screening: origins of compound-dependent assay interference. *Curr Opin Chem Biol.* **14** (3): 315-324. doi: 10.1016/j.cbpa.2010.03.020
- World Health Organization-WHO.** (2017). Neglected tropical diseases. Fecha de consulta: 4 de mayo de 2021. Disponible en: http://www.who.int/neglected_diseases/en/

Artículo original

Densidad poblacional del toro de monte (*Pyroderus scutatus*) en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya, Colombia

Population density of the red-ruffed fruitcrow (*Pyroderus scutatus*) in the Otún Quimbaya Wildlife Sanctuary, Colombia

✉ María Girleza Ramírez-González¹, ✉ Sandy Pestaña², ✉ Juan Manuel Hoyos-Abad¹,
✉ Néstor Roncancio-Duque^{2,*}

¹ Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya, Parques Nacionales Naturales de Colombia, Quindío, Colombia

² Dirección Territorial Andes Occidentales, Parques Nacionales Naturales de Colombia, Medellín, Colombia

Resumen

La estimación de la abundancia de una especie aporta directamente a la comprensión de su estado de conservación. La medición de este parámetro en un primer momento (T0) es un referente para entender la dinámica de las poblaciones y poder inferir su viabilidad en paisajes transformados. Los bosques andinos y subandinos en Colombia han sido altamente intervenidos, pero la cuenca del río Otún es una de las zonas que aún tiene bosques extensos y relativamente continuos. Además, existen allí varias áreas protegidas de carácter nacional, regional y privado. En este territorio se encuentra una de las únicas poblaciones aparentemente abundantes del toro de monte (*Pyroderus scutatus*), especie en riesgo de extinción en Colombia (categoría vulnerable) por la reducción y fragmentación de su hábitat. Con el objetivo de generar información de base para determinar el estado de conservación de la especie, especialmente en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (SFFOQ), estimamos su densidad poblacional con el método de muestreo por distancia con transectos lineales. Calculamos la densidad poblacional de *P. scutatus* para el área protegida del SFFOQ en 64,48 individuos/km² (IC_{95%}: 39,74 – 104,61, CV=24,23 %), con una abundancia total de 315 individuos (IC_{95%}: 194 - 512). Allí el tipo de ecosistema encontrado se extiende fuera de sus límites, hasta 12.000 ha relativamente continuas, que podrían hacer parte del área usada por esta población; no obstante, se necesitan registros de su presencia y mediciones de abundancia en toda la zona para estimar su área de ocupación en ella.

Palabras clave: Densidad poblacional; Especies amenazadas y raras; *Pyroderus scutatus*.

Abstract

The estimation of the abundance of a species contributes directly to the understanding of its conservation status. Measuring this parameter for the first time (T0) serves as a reference to understand population dynamics and infer its viability in transformed landscapes. The Andean and Sub-Andean forests in Colombia have been highly transformed. The Otún River basin is one of the areas that still has large and relatively continuous forests. Besides, there are several national, regional, and private protected areas in the region. Apparently, this territory harbors an abundant population of the red-ruffed fruitcrow (*Pyroderus scutatus*), a species at risk of extinction in Colombia (vulnerable category) due to the reduction and fragmentation of its habitat. We estimated the population density using the distance sampling line transect method to generate baseline information for determining its conservation status, particularly in the *Otún Quimbaya* Wildlife Sanctuary. The population density of *P. scutatus* in this Sanctuary was 64,48 individuals/km² (CI_{95%}: 39,74 – 104,61, CV=24,23%) with a population size of 315 individuals (CI_{95%}: 194 - 512) for the protected area. The ecosystem type found in the Sanctuary extends out of the protected area up to 12,000 relatively continuous hectares that may be part of the area used by this bird population; however, more occurrence records and abundance measurements are required to estimate its occupation area in this landscape.

Keywords: Population density; *Pyroderus scutatus*; Threatened and rare species.

Citación: Ramírez-González MG, Pestaña S, Hoyos-Abad JM, Roncancio-Duque N. Densidad poblacional del toro de monte (*Pyroderus scutatus*) en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):731-737, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1395>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Néstor Javier Roncancio Duque;
nroncanciod@gmail.com

Recibido: 14 de febrero de 2021

Aceptado: 18 de mayo de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

La estimación de la densidad poblacional como indicador de la abundancia es una medida de referencia básica que, junto con otros factores y estimaciones (parámetros demográficos, historia natural, ubicación, intensidad y reversibilidad de las amenazas), permite inferir el estado de conservación de las poblaciones. Además, los estudios comparativos de densidades calculadas con metodologías estandarizadas permiten entender mejor la relación entre las causas de amenaza y la abundancia del objeto de conservación y proveen información para resolver los posibles problemas de manejo mediante diferentes mecanismos de conservación, incluida la declaración de áreas protegidas (Witmer, 2005). En ese sentido, las mediciones de abundancia con adecuados niveles de precisión y exactitud son claves para la evaluación periódica del riesgo de extinción de las especies, especialmente en escenarios de transformación (Gibbs, *et al.*, 1998; Gibbs, *et al.*, 1999; Legg & Nagy, 2006; Lindenmayer, *et al.*, 2011; Lyons, *et al.*, 2008; Ringold, *et al.*, 1996; Renjifo & Amaya-Villarreal, 2017).

El toro de monte (*Pyroderus scutatus*) es una especie en riesgo de extinción en Colombia categorizada como vulnerable (VU; C2a(i)), con una distribución discontinua en un hábitat que se ha reducido al menos en un 56,4 % y con poblaciones localizadas (Renjifo, *et al.*, 2014). Por lo tanto, se la considera una especie altamente susceptible a la fragmentación, situación que la ha llevado incluso a extinciones regionales (Renjifo & Nieto, 2014). Aunque algunas localidades de su área de distribución tienen un hábitat aparentemente idóneo, solo hay escasos registros en las vertientes occidentales de las cordilleras Occidental y Oriental y en la vertiente oriental de la cordillera Central (Renjifo & Nieto, 2014). La cuenca alta del río Otún, en donde se encuentra el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (SFFOQ), se caracteriza por una vegetación representativa de los bosques andinos húmedos (Ideam, 2017) y es la única localidad con poblaciones aparentemente abundantes del toro de monte. No obstante, hasta ahora no se habían hecho estimaciones empíricas de su densidad en esta localidad (Renjifo & Nieto, 2014). Otros registros en zonas relativamente cercanas al SFFOQ se han obtenido en cañadas arborizadas en la cuenca del río Quindío, municipio de Salento (López & Torres, 2006), y en límites de los departamentos de Caldas y Risaralda, en la cuenca del río Campoalegre (Cultid, *et al.*, 2007), lugares que podrían ser los límites de la distribución de esta especie en la zona que incluye al SFFOQ y la cuenca del río Otún.

En el marco de la implementación del programa de monitoreo del SFFOQ, enfocado en el mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*) y la pava caucana (*Penelope perspicax*), para lo cual se emplea un método y un diseño de muestreo estándar, se registraron las ocasiones de detección del toro de monte, pues aunque no se la considera un valor objeto de conservación del área protegida (elemento sustituto para orientar el manejo contemplado en el Plan de Manejo Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya) (Parques Nacionales Naturales, 2018), se reconoce el vacío de información en torno a la estimación poblacional de esta especie amenazada.

El objetivo del presente artículo es presentar la primera estimación de la densidad y abundancia del toro de monte, *Pyroderus scutatus*, en el SFFOQ, con el fin de establecer un programa de monitoreo que se espera extender a localidades adyacentes en la cuenca del río Otún en el marco de la gestión de información del Sistema Regional de Áreas Protegidas del Eje Cafetero. Además, el estudio puede servir de base para avanzar en el diagnóstico cuantitativo de su estado de conservación y tendencias, como referente para estudios en otras localidades.

Materiales y métodos

Área de estudio

El SFFOQ está ubicado en el flanco occidental de la cordillera Central, en jurisdicción del corregimiento de La Florida, municipio de Pereira, Risaralda (4,72865 N-75,57703 O). Con un área de 489 ha, se encuentra entre los 1.750 y los 2.276 m s.n.m. y tiene una

temperatura media anual de 16,8 °C y una precipitación media de 2.638,5 mm/año (**Figura 1**). En la actualidad el SFFOQ es un mosaico de coberturas vegetales dominado por vegetación en diferentes estados de sucesión y bosques maduros, principalmente en la parte alta del área protegida. La mayor proporción de la parte baja y media está plantada en diferentes arreglos con especies como el pino pátula (*Pinus patula*), el pino oocarpa (*Pinus oocarpa*), el roble (*Quercus humboldtii*), el urapán (*Fraxinus chinensis*) y el ciprés (*Cupressus lusitanica*), establecidos desde la década de los 70 con fines de reforestación en el Plan de Manejo del Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (**Parques Nacionales Naturales, 2018**).

Recolección de datos

El muestreo para estimar la densidad poblacional de *P. scutatus* se llevó a cabo entre enero y noviembre del 2016 mediante el método de muestreo por distancia con transectos lineales, el cual consiste en recorrer una línea de transecto registrando la distancia perpendicular y, en el caso de especies gregarias, el tamaño de grupo observado en cada detección visual (**Buckland, et al., 2001**). Para llevar a cabo los conteos se trazaron 28 transectos con una longitud total de 11,47 km y un promedio de 383 m ($DE \pm 40,14$ m). La mayoría de los transectos se ubicaron sistemáticamente con respecto al espacio, es decir, trazados con rumbo y distancias constantes y perpendiculares al gradiente de elevación, pero aleatoriamente con respecto a la posición de las aves, buscando abarcar la mayor cantidad de área posible (**Figura 1**). Algunos transectos fueron ubicados en caminos ya establecidos siempre que se pudiera satisfacer el supuesto de que a 0 metros de distancia perpendicular la probabilidad de detección debe ser del 100 %, y el de independencia de las observaciones, es decir, que no hubiera probabilidad de contar el mismo individuo más de una vez en un mismo recorrido (rectitud del transecto) o de contar el mismo grupo o individuo en dos transectos distintos en muestreos simultáneos.

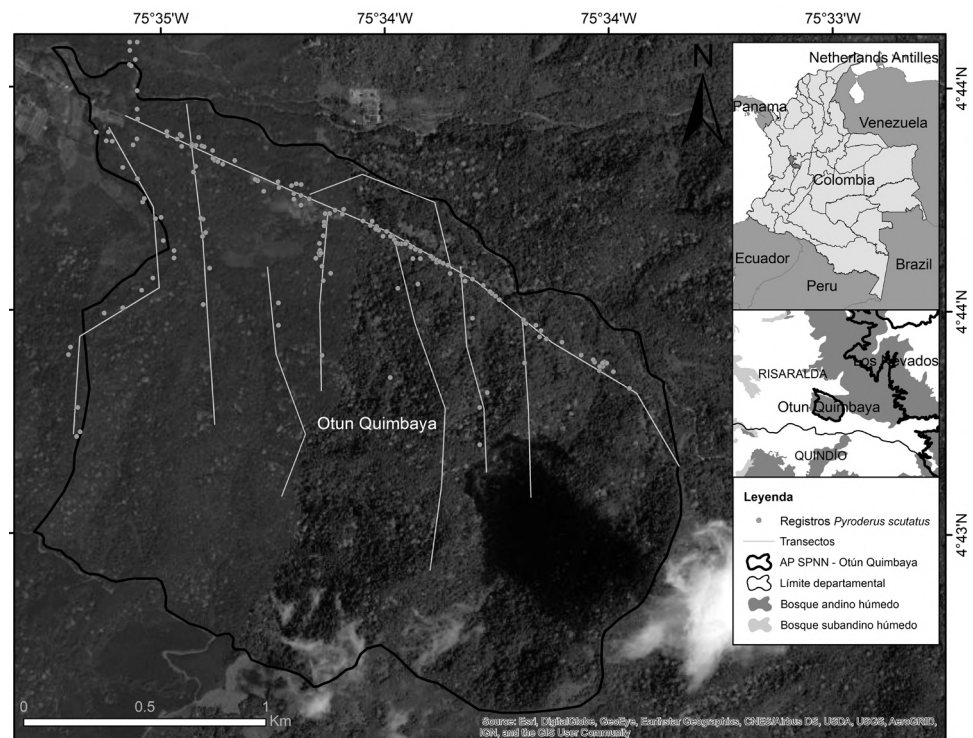


Figura 1. Área de estudio, transectos y registros de *Pyroderus scutatus* en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya

Cada transecto se recorrió en promedio 17 veces, acumulando un esfuerzo de muestreo de 186,48 km. Los muestreos se llevaban a cabo tres o cuatro veces a la semana y se hicieron conteos simultáneos con un observador por transecto. Los transectos se recorrían entre las 7:20 y las 16:40 horas. En los muestreos solo se incluyeron los registros visuales. El recorrido de los transectos y la hora en que se efectuó se distribuyeron proporcionalmente entre los observadores para eliminar posibles sesgos asociados a un observador en su recorrido repetido de un mismo transecto o a la misma hora (Roncancio, *et al.*, 2009). Los transectos se recorrieron en silencio escrutando la vegetación a una velocidad promedio de 370 m/h; se mantuvo la misma velocidad para garantizar la probabilidad constante de detección a lo largo de un transecto. Una vez detectada la especie, el observador permanecía hasta 10 minutos en el lugar de detección. Cada vez que se localizaba un individuo o grupo, se registraba la hora, el número de individuos, la distancia perpendicular al transecto, las coordenadas y la altitud.

Análisis de datos

El análisis de los datos se hizo en el programa Distance 7,1, versión 1 (Thomas, *et al.*, 2010). El objetivo del análisis fue ajustar una función de detección de las distancias perpendiculares de las observaciones para estimar la proporción de objetos que no se detectaron en el muestreo (Buckland, *et al.*, 2001; Buckland, *et al.*, 2007). Para hallar la función de detección que mejor se ajustara a los datos observados, se comparó la distribución de frecuencias de las distancias perpendiculares con seis modelos: 1. *Half normal* con serie de expansión coseno, 2. *Half normal* con polinomios de Hermite, 3. Uniforme con coseno, 4. Uniforme con polinomios simples, 5. *Hazard rate* con coseno, y 6. *Hazard rate* con polinomios simples. De dichos modelos se eligió el que presentó el menor valor en el criterio de información de Akaike (AIC). El AIC es un método cuantitativo para la selección del modelo que mejor se ajusta a los datos y que emplea el menor número de parámetros (Buckland, *et al.*, 2001; Buckland, *et al.*, 2007). En el análisis exploratorio se usaron filtros de datos (ej: truncamiento a la derecha > 30 m) para evaluar si se obtenían modelos más parsimoniosos, pero ningún filtro mejoró los modelos al emplear todos los datos.

Resultados y discusión

Durante los conteos se obtuvieron 178 registros visuales de *P. scutatus*. La distribución de frecuencias de las distancias perpendiculares presentó un mejor ajuste al modelo *Hazard rate* sin términos de ajuste, con un ancho efectivo de detección de 10,4 m (IC_{95%}: 8,77 – 12,33) y una probabilidad de detección de 0,17 (IC_{95%}: 0,146 – 0,205). La densidad poblacional resultante de *P. scutatus* en el SFFOQ fue de 64,48 individuos/km² (IC_{95%}: 39,74 – 104,61) y de 45,90 grupos/km² (IC_{95%}: 28,41 – 74,14), con coeficientes de variación del 24,23 % y 23,97 %, respectivamente. El tamaño de grupo promedio al considerar todas las detecciones en el muestreo fue de 1,40 individuos (IC_{95%}: 1,31 – 1,51). Con esta densidad se estimó una abundancia total para el santuario de 315 individuos (IC_{95%}: 194 – 512). El componente que más aportó al coeficiente de variación de la densidad fue la tasa de encuentro, con un 85,1 %, seguido de la probabilidad de detección, con un 12,7 %, y el tamaño de grupo, con un 2,1 %.

A pesar del diseño de muestreo con 28 transectos y la acumulación de un esfuerzo de muestreo que permitió obtener más de 170 registros, el coeficiente de variación resultante (precisión) únicamente permitió detectar cambios (potencia estadística) cuando la densidad aumentó o disminuyó en 11,70 ind/km² (18,14 %), con una confianza de 0,95 ($\alpha=0,05$) y una potencia de 0,8 ($\beta=0,8$) (análisis de potencia hecho por los autores). Esta imprecisión en el estimador se vio afectada principalmente por la tasa de encuentro, lo que refleja que la especie hace un uso diferencial del hábitat, o, por lo menos, que así lo hizo durante el tiempo de muestreo. El sector con mayor abundancia relativa de registros está en el área de las plantaciones de urapán (*F. chinensis*) y roble (*Q. humboldtii*). Es probable, como en el caso de la pava caucana (*P. perpicax*) (Ríos, *et al.*, 2008), que el urapán esté ofreciendo

algún tipo de recurso para esta especie, al menos de forma temporal. En este sector los autores han registrado *ad libitum* la presencia de nidos, forrajeo de invertebrados y *lek*. Sin embargo, determinar cómo esta especie está haciendo uso de tales plantaciones demanda esfuerzos adicionales de muestreo sistemático orientado a medir áreas de dominio vital, dieta, estratos de forrajeo y otros aspectos de historia natural que no se contemplaron en este estudio.

Es probable que *P. scutatus* tenga requerimientos ecológicos específicos que aún no se conocen y limitan su uso del hábitat, y que darían para calificarla como una especie rara (Rabinowitz, *et al.*, 1986; Gaston, 1994, Ridgely & Greenfield, 2001). La población en el SFFOQ se calcula en alrededor de 315 individuos, sin embargo, el hábitat de bosque húmedo del interior del santuario está conectado estructuralmente con el bosque que está fuera de los límites del santuario y que abarca alrededor de 12.000 ha (Ideam, 2017). Dado el uso de hábitat diferencial de la especie constatado en este estudio, y que el hábitat idóneo para la especie es el bosque subandino (Renjifo & Nieto, 2014), no se puede inferir que toda esa extensión esté efectivamente ocupada por ella, o que esté presente con densidades similares. No obstante, se han obtenido registros en los extremos sur y norte de las 12.000 ha mencionadas en la cuenca del río Quindío, municipio de Salento, departamento de Quindío (López & Torres, 2006) y en la cuenca del río Campoalegre, municipio de Villamaría, departamento de Caldas (Cultid, *et al.*, 2007), por lo que, incluso considerando el menor valor del límite del intervalo de confianza de la densidad, 39,7 ind/km², y las 12.000 ha (120 km²) de hábitat continuo, la población podría llegar a superar los 4.700 individuos. Esta cifra es producto de una extrapolación y no debe considerarse como definitiva, pues se trata de una hipótesis cuya falsabilidad debe verificarse. En el marco de la gestión conjunta de la autoridades ambientales y de la cooperación académica (por ejemplo, el Sistema Regional de Áreas Protegidas del Eje Cafetero), debe ampliarse el esfuerzo de muestreo bajo un diseño de muestreo regional, con el fin de verificar estas cifras y generar la información necesaria (fecundidad, tasa de supervivencia, de crecimiento, etc.) para llevar a cabo los análisis de viabilidad poblacional adecuados e inferir con confianza el estado y la tendencia de la población.

La densidad de población de *P. scutatus* en el SFFOQ es mayor a la documentada para otras especies de cotingas, excepto para *Phytotoma raimondii*, con un estimado de 105 ind/km² (Devenish, *et al.*, 2017). Otros estimados para *P. raimondii* están entre 1,8 y 30 ind/km² (Devenish, *et al.*, 2017, Devenish & Piana, 2019). Para *Procnias nudicollis* se han estimado densidades entre 35,7 y 56,1 ind/km², similares a la de este estudio (Oliveira, 2012). Con base en los cálculos del tamaño poblacional y la extensión del área de presencia de las especies, 24 especies de cotingas presentan densidades globales por debajo de 1 ind/km² (Birdlife International, 2021) y solo hay una aproximación cualitativa de la abundancia de las restantes 39: “bastante común” (13 especies), “común” (1), “poco común” (24), “rara o poco común” (1) (Stotz, *et al.*, 1996), pero sin un referente cuantitativo para obtener la densidad aproximada. Es probable que con *P. scutatus* se esté presentando un fenómeno similar al de *P. perspicax*, especie que también está presente en el santuario con una densidad poblacional mayor comparada con la de otras localidades y otras especies de la familia (Kattan, *et al.*, 2014).

Agradecimientos

A Gloria Teresita Serna, jefe del área protegida, por la orientación y respaldo en la gestión de información necesaria para el manejo del área protegida y la coordinación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Al equipo del SFFOQ y a los guardaparques voluntarios Diego Monsalve, Daniela Buitrago, Juliana Guerrero, Lina Marcela Ángel, Héctor Sánchez, Carolina Castaño, Raúl Pacheco, María Camila Gonzáles, Saray Gómez y Juan Miguel Arévalo, por su ayuda en la recolección de los datos. A la evaluadora anónima por sus comentarios equilibrados y relevantes para mejorar la calidad del documento.

Contribución de los autores

MGRG: planteó la idea y apoyó la formulación de la propuesta, coordinó y apoyó la toma de los datos. SP: apoyó la elaboración del manuscrito. JMHA: responsable de la toma de los datos. NRD: formuló la metodología y diseño de muestreo, hizo el análisis de datos y apoyó la elaboración del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores manifestamos que no tenemos ningún conflicto de intereses vinculado al contenido del presente documento.

Referencias

- BirdLife International.** (2021). IUCN Red List for birds. Fecha de consulta: 13 de febrero de 2021. Disponible en: <http://www.birdlife.org> on 13/02/2021
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., Thomas, L. J.** (2001). An Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations. Oxford, UK: Oxford University Press. 448 p.
- Buckland, S. T., Stephen, T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Thomas, L.** (2007). Advanced Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations. Oxford, UK: Oxford University Press. 416 p.
- Cultid, C. A., Martínez, E. J., Toro, Y. A., Cardona, W.** (2007). Inventario de flora y fauna en dos fragmentos de bosque de los departamentos de Caldas y Risaralda. En WCS-Ecoandina. Estudios de diversidad en la Cuenca del río Campoalegre, departamentos de Caldas y Risaralda. Manuscrito no publicado. Cali, Colombia: Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Corporación Autónoma Regional de Caldas, Parques Nacionales Naturales.
- Devenish, C.** (2017). Developing tools for improved population and range estimation in support of extinction risk assessments for Neotropical birds (Doctoral dissertation, Manchester Metropolitan University).
- Devenish, C., Piana, R. P.** (2019). Los bosques secos hablan – Conservación de especies de aves amenazadas del noroeste peruano. Las Áreas Naturales Protegidas Informan. Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas-SERNANP, Lima, Perú. 41 p.
- Gaston, K. J.** (1994). Rarity. London, UK: Chapman and Hall. 205 p.
- Gibbs, J. P., Droege, S., Eagle, P.** (1998). Monitoring populations of plants and animals. *BioScience*, **48** (11): 935-940.
- Gibbs, J., Snell, H., Causton, C.** (1999). Effective Monitoring for Adaptive Wildlife Management: Lessons from the Galápagos Islands. *The Journal of Wildlife Management*, **63** (4): 1055-1065.
- Kattan, G. H., Roncancio, N., Banguera, Y., Kessler-Rios, M., Londoño, G. A., Marín, O. H., Muñoz, M. C.** (2014). Spatial variation in population density of an endemic and endangered bird, the Cauca Guan (*Penelope perspicax*). *Tropical Conservation Science*, **7** (1): 161-170.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM.** (2017). Actualización 2017 mapa de ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia (MEC) a escala 1:100.000. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- Legg, C. J. & Nagy, L.** (2006). Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. *Journal of environmental management*, **78** (2): 194-199.
- Lindenmayer, D. B., Likens, G. E., Haywood, A., Miezi, L.** (2011). Adaptive monitoring in the real world: proof of concept. *Trends in Ecology & Evolution*, **26** (12): 641-646.
- López, A. M. & Torre, G.** (2006). Conectividad de las cañadas arborizadas para las aves de los remanentes de bosque de las zonas cafeteras colombianas. Manuscrito no publicado. Manizales, Colombia: Universidad de Caldas.
- Lyons, J. E., Runge, M. C., Laskowski, H. P., Kendall, W. L.** (2008). Monitoring in the context of structured decision-making and adaptive management. *Journal of Wildlife Management*, **72** (8): 1683-1692.
- Oliveira, S. L. D.** (2012). Ciclo reproductivo e densidade populacional da Araçonga (Aves: Cotingidae). Universidade Federal do Paraná programa de Pós-Graduação em Ecologia E Conservação. Curitiba, Brasil. 73 p.
- Parques Nacionales Naturales.** (2018). Plan de Manejo Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya. Bogotá, Colombia. Parques Nacionales Naturales.

- Rabinowitz, D., Cairns, S., Dillon, T.** (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En M.E. Soulé (Ed.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity (182-204). Sunderland, UK: Sinauer Associates. 570 p.
- Renjifo, L. M., Gómez, M. F., Velásquez-Tibatá, J., Amaya-Villarreal, A. M., Kattan, G. H., Amaya-Espinel, J. D., Burbano-Girón, J.** (2014). Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica. Bogotá D.C., Colombia: Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. ^[1]_[5EP]
- Renjifo, L. M. & Amaya-Villarreal A. M.** (2017). Evolución del riesgo de extinción y estado actual de conservación de las aves de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. **41** (161): 490-510.
- Renjifo, L. M. & Nieto, M.** (2014) *Pyroderus scutatus*. En L. M. Renjifo, M. F. Gómez, J. Velásquez-Tibatá, A. M. Amaya-Villarreal, G. H. Kattan, J. D. Amaya-Espinel, y J. Burbano-Girón (Ed.). Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica (256-260). Bogotá D.C., Colombia: Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt.
- Ridgely, R. S. & Greenfield, P. J.** (2001). The birds of Ecuador: status, distribution, and taxonomy (Vol. 1). Cornell University Press. 242 p.
- Ríos, M., Londoño, G., Muñoz, M., Kattan, G.** (2008). Abundance & Endemism in The Cauca Guan (*Penelope perspicax*): ¿Ecology or History? Ornitología Neotropical. **19**: 295-303.
- Roncancio, N., Rojas, W., Estévez-V, J.** (2009). Densidad Poblacional y Tamaño de Grupo de *Saguinus Leucopus* en Parches de Bosque en el Departamento de Caldas, Colombia. Neotropical Primates. **15** (2): 63-67.
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker, T.A., Moskovits, D.K.** (1996). Neotropical Birds, Ecology and Conservation. University of Chicago Press, Chicago & London. 471 p.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R., Marques, T. A., Burnham, K. P.** (2010). Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. Journal of Applied Ecology. **47** (1): 5-14.
- Witmer, G. W.** (2005). Wildlife population monitoring: some practical considerations. Wildlife Research. **32** (3): 259-263.

Artículo original

Nuevos registros de Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) en Colombia

New records of Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) from Colombia

✉ Julián Clavijo-Bustos^{1,*}, ✉ Tito Bacca², ✉ Nelson A. Canal²

¹Semillero de Investigación en Entomología, Universidad del Tolima, Ibagué, Tolima, Colombia

²Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad del Tolima, Ibagué, Tolima, Colombia

Resumen

En este estudio se presentan los resultados de un monitoreo de los escarabajos Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) realizado con una trampa luminosa Pennsylvania-Minnesota con luz UV en el Centro Universitario Regional del Norte de la Universidad del Tolima en Armero Guayabal, Tolima, Colombia. Se recolectaron 21 especies/morfoespecies, cinco de ellas son nuevos registros en Colombia: *Ataeniopsis regulus* (Balthasar, 1947), *Euparia mirabilis* (Balthasar, 1945), *Euparixia isthmia* Gordon & McCleve, 2003, *Lomanoxoides nigrolineatus* (Hinton, 1938) y *Saprositellus santaritae* Stebnicka, 2003. Se obtuvieron registros adicionales en el país de estas especies a partir de la revisión de colecciones entomológicas colombianas. Estos nuevos registros aumentan la riqueza de Aphodiinae en el país a 61 especies y 25 géneros.

Palabras clave: Ampliación de distribución; Escarabajos coprófagos; Valle medio del Magdalena.

Abstract

We present here the results of monitoring activities of the Aphodiinae beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) using a Pennsylvania-Minnesota light trap with UV light in the *Centro Universitario Regional del Norte of the Universidad del Tolima*, Armero Guayabal, Tolima, Colombia. A total of 21 species/morphospecies were collected, five of these are new records from Colombia: *Ataeniopsis regulus* (Balthasar, 1947), *Euparia mirabilis* (Balthasar, 1945), *Euparixia isthmia* Gordon & McCleve, 2003, *Lomanoxoides nigrolineatus* (Hinton, 1938), and *Saprositellus santaritae* Stebnicka, 2003. Additional records of these species for the country were obtained from the revision of Colombian entomological collections. These new records increase the Aphodiinae richness in the country up to 61 species and 25 genera.

Keywords: Range extension; Dung beetles; Middle Magdalena Valley.

Introducción

La subfamilia Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) está compuesta por aproximadamente 3.200 especies distribuidas alrededor del mundo (Stebnicka, 2001). Estos escarabajos se caracterizan por su cuerpo pequeño (2-15 mm), alargado u oval, con antenas de nueve segmentos. Aunque la mayoría de los miembros de la subfamilia incluye desde coprófagos hasta saprófagos (Stebnicka, 2001) y en ocasiones se encuentran en asociación con insectos sociales (Krikken, 1970; Stebnicka, 2009), es poco lo que se sabe de la biología y la ecología de muchas de estas especies.

En el continente americano están presentes nueve de las doce tribus de Aphodiinae descritas a nivel mundial (Skelley, 2008), y seis de ellas tienen presencia en Colombia: Aphodiini, Didactyliini, Eupariini, Odontolochini, Psammodiini y Rhyparini (Pardo-Locarno & Schoolmeesters, 2019). A nivel nacional son pocos los antecedentes sobre estos

Citación: Clavijo-Bustos J, Bacca T, Canal NA. Nuevos registros de Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):738-746, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.1331>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Julián Clavijo-Bustos;
jclavijob@ut.edu.co

Recibido: 22 de octubre de 2020

Aceptado: 31 de mayo de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

escarabajos, con la información concentrada principalmente en revisiones taxonómicas y sistemáticas (Cartwright, 1948; Dellacasa, *et al.*, 2010; Dellacasa, *et al.*, 2012) o en trabajos sobre el gremio de los coprófagos o la superfamilia Scarabaeoidea (Giraldo, *et al.*, 2011; Otavo, *et al.*, 2013). De los trabajos conocidos sobresale el último nuevo reporte de una especie en el país, *Stebnickiella zosterixys* Skelley, 2007 (Arias-Buriticá & Vaz-de-Mello, 2016), y la descripción de un género monotípico aparentemente endémico de Colombia (Skelley, *et al.*, 2009). Recientemente, Pardo-Locarno & Schoolmeesters (2019) elaboraron el primer listado de los Aphodiinae en Colombia registrando 56 especies y 20 géneros.

Al igual que en otros grupos de la superfamilia Scarabaeoidea, Aphodiinae está pobremente representado en colecciones, probablemente debido a su reducido tamaño y a la falta de metodologías de recolección adecuadas que lleva a que se la ignore en los muestreos (Skelley & Vaz-de-Mello, 2020; Smith & Skelley, 2007). Como contribución al conocimiento de Aphodiinae en Colombia, se reportan por primera vez en el país cinco géneros, cada uno representado por una especie.

Materiales y métodos

Las especies reportadas en este documento se recolectaron en el marco de un monitoreo de Scarabaeoidea realizado entre el 19 de mayo de 2017 y el 5 de julio de 2018 en el Centro Universitario Regional del Norte de la Universidad del Tolima (CURN-UT) ubicado en el Valle medio del Río Magdalena en el municipio de Armero Guayabal, Tolima, Colombia (5° 00' 6,24" N; 74° 54' 15,47" O) (Figura 1). El área de recolección corresponde a un parche de bosque seco tropical de 16 ha rodeado por 70 ha de cultivos de maíz, arroz y algodón; la altitud es de 280 m, la temperatura promedio anual de 27 °C, la humedad relativa de 71 % y la precipitación anual de 1.783 mm. Los ejemplares se recolectaron empleando una trampa luminosa Pennsylvania-Minnesota con luz ultravioleta instalada dentro de un establo para caballos activada cada 15 días durante 13 horas (18:00-07:00).

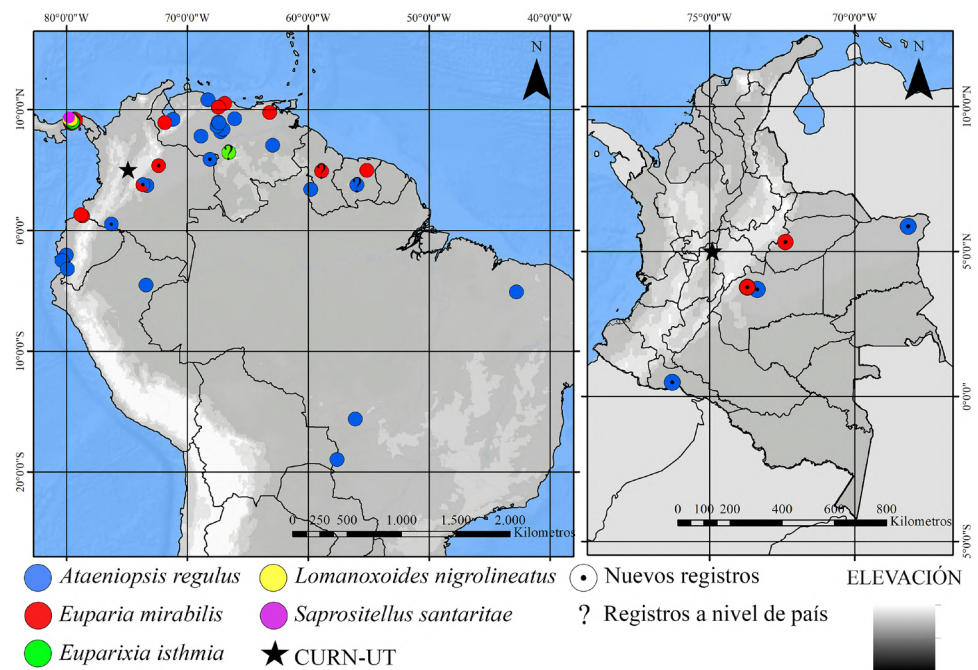


Figura 1. Distribución con énfasis en Colombia de *Ataeniopsis regulus*, *Euparia mirabilis*, *Euparixia isthmia*, *Lomanoxoides nigrolineatus* y *Saprostitellus santaritae*.

La revisión de los ejemplares se hizo en el laboratorio de entomología del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, localizado en Villa de Leyva, Boyacá, Colombia. Para la identificación de las especies se consultaron descripciones originales, diagnosis y claves taxonómicas (Skelley, 2007; Stebnicka, 2003a, 2003b, 2009; Stebnicka & Skelley, 2005); posteriormente, las identificaciones fueron verificadas por Paul E. Skelley (Florida State Collection of Arthropods). Las fotografías de los ejemplares se tomaron con una cámara Leica MC190 HD unida a un estereomicroscopio Leica S8AP0.

El mapa de distribución de las especies fue elaborado en QGIS (QGIS.org, 2019). También se estudiaron ejemplares provenientes de la revisión de las siguientes colecciones entomológicas (el curador aparece en paréntesis): Colección Escarabajos Coprófagos de Colombia - CALT-ECC (Bogotá, D.C., Colombia; colección personal de Alejandro Lopera-Toro), Colección de Entomología del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt - IAvH-E (Villa de Leyva, Boyacá, Colombia; J. C. Neita-Moreno), Museo laboratorio de Entomología de la Universidad del Tolima - MENT-UT (Ibagué, Tolima, Colombia; N. A. Canal).

Resultados

Durante el periodo de monitoreo se recolectaron en total 4.360 especímenes de la superfamilia Scarabaeoidea, de los cuales 3.687 corresponden a 21 especies/morfoespecies de la subfamilia Aphodiinae (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1331/3084>). Eupariini fue la tribu mejor representada, con 16 de estas especies/morfoespecies (12 pertenecientes al género *Ataenius*), seguida por la tribu Aphodiini, con tres especies (dos de ellas introducidas), y finalmente Psammodiini y Odontolochini representadas por una especie cada una.

De las especies de Aphodiinae reportadas en Armero Guayabal, Tolima (CURN-UT), cinco son nuevos registros en el país, cuatro pertenecientes a la tribu Eupariini y una a Odontolochini: *Ataeniopsis regulus* (Balthasar, 1947), representada por 24 ejemplares, *Euparia mirabilis* (Balthasar, 1845), por ocho, *Lomanoxoides nigrolineatus* (Hinton, 1938), por tres, en tanto que las especies *Euparixia isthmia* Gordon & McCleve, 2003 y *Saprositellus santaritae* Stebnicka, 2003, por un único individuo cada una.

Ataeniopsis regulus (Balthasar, 1947), (Scarabaeidae, Aphodiinae, Eupariini) (Figura 2) 24 ejemplares. COLOMBIA, Tolima: Armero Guayabal. CURN-UT. Borde bosque seco, cultivos maíz, arroz, algodón. 5°00'6,24" N 74°54'15,47" W, 280 m. Trampa de luz UV Pennsylvania Minnesota. 21.vii.2017. T. Bacca. (2Indet. CALT-ECC). Mismos

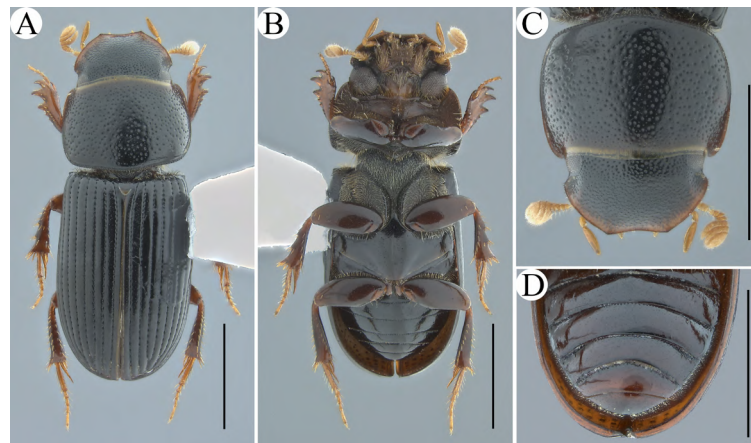


Figura 2. *Ataeniopsis regulus*: A. Dorsal. B. Ventral. C. Cabeza y pronoto. D. Estérnitos abdominales. Barras de escala: 1 mm

datos excepto por: 12.vii.2017 (1♀ MENT-UT); 21.vii.2017 (1♂ IAvH-E-213572; 3♀ IAvH-E-213573, IAvH-E-213574, IAvH-E-213575; 5♀ MENT-UT); 10.viii.2017 (2♀ 1♂ MENT-UT); 15.ix.2017 (2♀ MENT-UT); 12.x.2017 (2♀ MENT-UT); 07.xii.2017 (1Indet. MENT-UT); 02.ii.2018 (1♀ MENT-UT); 16.ii.2018 (2♀ MENT-UT); 18.v.2018 (1♀ IAvH-E-215797)

Material adicional examinado. 9 ejemplares. COLOMBIA, Meta: San Martín, vereda Gualas, camellón de campesinos sin tierras. Casa. 03°40'25.558" N 73°21'10.80" W. 250 m. Atraído a luz, manual. 03-05.i.2019. Clavijo-Bustos, J. (3♀ IAvH-E-215885, IAvH-E-215886, IAvH-E-215887; 2♀ CALT-ECC). COLOMBIA, Meta: San Martín, vda. Alto Rubiano, Fca. La Bendición. Confluencia Potrero, Palma Aceite, bosque galería. 03°45'20" N 73°42'7.55" W WGS84. 450 m. Trampa de luz UV. 29-30.xii.2020. Clavijo-Bustos, J. (1♂ IAvH-E-220264). COLOMBIA, Putumayo: Puerto Asís, Vereda La Lea, Platanillo. Potreros inundables, cerca de bosque secundario. 00°28'36,32" N 76°17'30,07" W. 246 m. Trampa de Luz UV. 10-21.vii.2019. Aguilar- Cano, J. (2♀ IAvH-E-215794, IAvH-E-215795). COLOMBIA, Vichada: Puerto Carreño, Ventana Mi Familia, borde río Bitá. Bosque. 05°51'34.3" N 68°09'27.6" W. 65 m. T.Exc.H. (r72h) #T5.T8. 22.i.2016. Medina, C.A. & Castro, C. (1♀ IAvH-E-172667).

Diagnosis. Esta especie se distingue de otras especies del género *Ataeniopsis* por su lustroso cuerpo de forma paralela; superficie de la cabeza microreticulada y subopaca, clipeo dentado a cada lado de la emarginación media, superficie clipeal con rugosidades transversales finas y contiguas; pronoto con línea marginal basal; superficie del pigidio convexa y lisa (**Stebnicka, 2003a**).

Comentarios. *A. regulus* es la especie común en el norte de Suramérica del género *Ataeniopsis* y presenta una gran variación morfológica entre sus poblaciones (**Stebnicka, 2003a**). Es frecuentemente capturada mediante trampas de luz UV y ha sido reportada en Ecuador, Guyana, Perú, Surinam y Venezuela (**Stebnicka, 2009**), de tal manera que era de esperar su presencia en Colombia (Figura 1). En el país está presente en zonas bajas de la Amazonia, la Orinoquia y el valle del río Magdalena.

Euparia mirabilis (Balthasar, 1945), (**Scarabaeidae, Aphodiinae, Eupariini**) (**Figura 3**)

8 ejemplares. COLOMBIA, Tolima: Armero Guayabal. CURN-UT. Borde bosque seco, cultivos maíz, arroz, y algodón. 5°00'6.24" N 74°54'15.47" W. 280 m. Trampa de luz UV Pennsylvania Minnesota. 21.vii.2017. T. Bacca. (1♂ IAvH-E-213557; 1Indet. MENT-UT). Mismos datos excepto por: 26.ix.2017 (1Indet. MENT-UT); 07.xii.2017 (2Indet. IAvH-E-213316, IAvH-E-213317); 04.v.2018 (1Indet. MENT-UT); 18.v.2018 (2Indet. CALT-ECC).

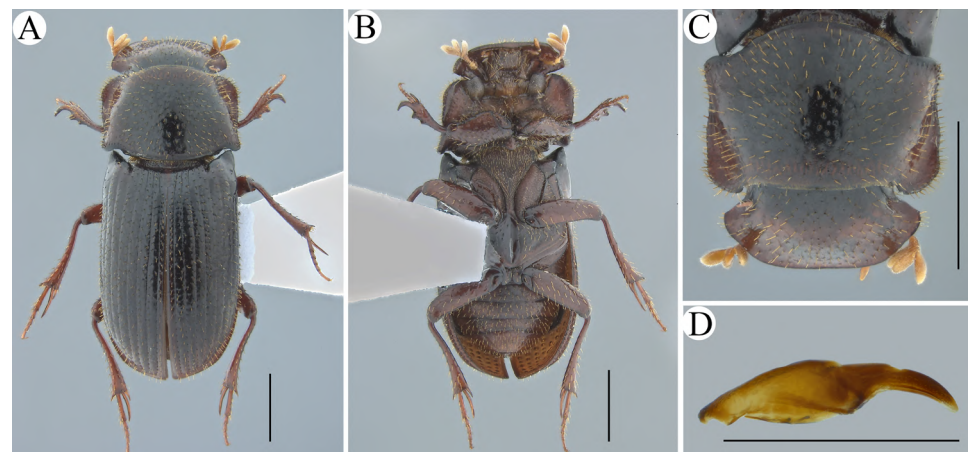


Figura 3. *Euparia mirabilis*: A. Dorsal. B. Ventral. C. Cabeza y pronoto. D. Edeago. Barras de escala: 1 mm

Material adicional examinado. 2 ejemplares. COLOMBIA, Casanare: Yopal, aeropuerto. 400 m. Luz. 31.iii.1996. A. Lopera Col. (1Indet. IAvH-E-100957). COLOMBIA, Meta: San Martín, Vda. Alto Rubiano, Fca. La Bendición. Confluencia potrero, palma aceite, bosque galería. 03°45'20" N 73°42'7,55" W WGS84,450 m. Trampa de luz UV. 29-30. xii.2020. Clavijo-Bustos, J. (1Indet. IAvH-E-220222).

Diagnosis. El género *Euparia* está compuesto por tres especies morfológicamente muy similares, cuya validez ha sido cuestionada por **Stebnicka** (2009). Es necesario un estudio detallado que incluya material de varias localidades para resolver esta situación. *E. mirabilis* se distingue de otras especies del género *Euparia* por ser ligeramente mayor en tamaño, tener superficie dorsal con pilosidades ligeramente más cortas y poseer puntos pronotales superficiales pero distintivos (**Stebnicka**, 2009).

Comentarios. *E. mirabilis* se ha encontrado en asociación con la hormiga del fuego (*Solenopsis* spp.) y es frecuentemente recolectada mediante trampas de luz, así como sucede con las otras dos especies del género *Euparia* (**Stebnicka**, 2009). Esta especie también ha sido reportada en Ecuador, Guyana, Panamá, Surinam y Venezuela (**Stebnicka**, 2009), lo que hacía suponer su presencia en Colombia (Figura 1). En el país está presente en zonas bajas del valle del Magdalena y la Orinoquia.

Euparixia isthmia Gordon & McCleve, 2003, (**Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini**) (Figura 4)

1 ejemplar. COLOMBIA, Tolima: Armero Guayabal. CURN-UT. Borde bosque seco, cultivos maíz, arroz, algodón. 5°00'6,24" N 74°54'15,47" W. 280 m. Trampa de luz UV Pennsylvania Minnesota. 04.v.2018. T. Bacca. (1♀ IAvH-E-213558).

Diagnosis. Esta especie se distingue de otras especies del género *Euparixia* por poseer dientes clipeales bien desarrollados; pronoto más ancho que largo, con márgenes laterales más o menos sinuosos y con un surco longitudinal en el medio hacia la mitad posterior; depresión mesosternal marginada, en los dos tercios anteriores tiene una carina media longitudinal bordeada a cada lado por un surco, el área posterior con 5 a 6 carinas paralelas (**Gordon & McCleve**, 2003; **Stebnicka**, 2009).

Comentarios. Algunas especies del género *Euparixia* se han encontrado en los jardines de hongos de hormigas *Atta* spp. (**Gordon & McCleve**, 2003). *E. isthmia* ha sido recolectada en Panamá y Venezuela (**Stebnicka**, 2009), y su presencia en Colombia ha sido confirmada en la región del valle del Magdalena (Figura 1).

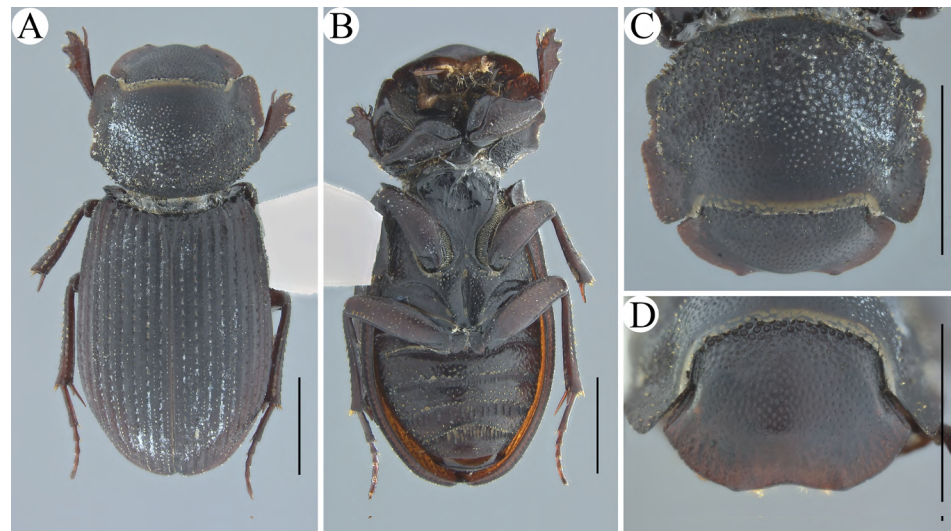


Figura 4. *Euparixia isthmia*: A. Dorsal. B. Ventral. C. Pronoto. D. Cabeza. Barras de escala: 1 mm

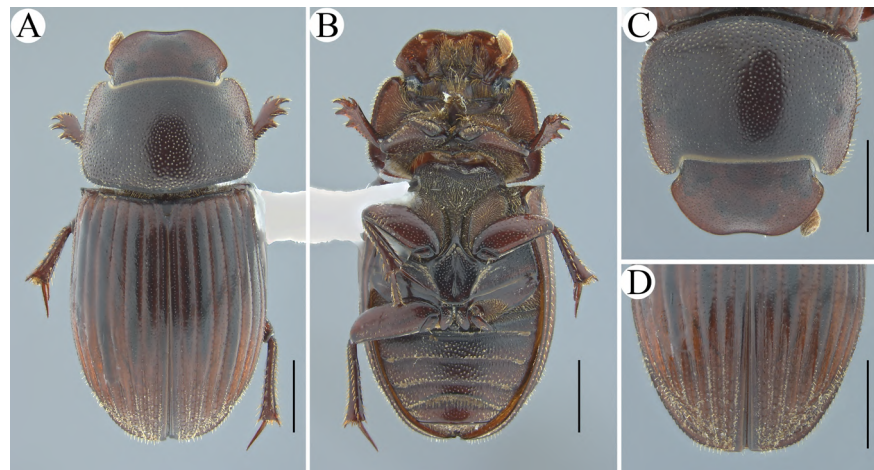


Figura 5. *Lomanoxoides nigrolineatus*: **A.** Dorsal. **B.** Ventral. **C.** Cabeza y pronoto. **D.** Declive apical de los élitros. Barras de escala: 1 mm

Lomanoxoides nigrolineatus (Hinton, 1938), (**Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini**) (**Figura 5**)

3 ejemplares. COLOMBIA, Tolima: Armero Guayabal. CURN-UT. Borde bosque seco, cultivo maíz, arroz, algodón. 5°00'6.24" N 74°54'15.47" W, 280 m. Trampa de luz UV Pennsylvania Minnesota. 28.vi.2017. T. Bacca. (1Indet. CALT-ECC). Mismos datos excepto por: 06.iv.2018. (2Indet. MENT-UT).

Diagnosis. Esta especie se distingue de otras del género *Lomanoxoides* por su tamaño relativamente mayor; pronoto con los lados y la base fuertemente marginados, con una única tumosidad lateral pequeña y puntos uniformemente espaciados; intervalos elitrales oscuros medialmente y carinados en el tercio posterior sobre el declive apical (**Stebnicka & Skelley, 2005**).

Comentarios. *L. nigrolineatus* se ha recolectado en zonas de desecho de hormigas del género *Atta* en Panamá (**Stebnicka, 2009; Stebnicka & Skelley, 2005**). En Colombia está presente en el valle del río Magdalena (Figura 1).

Saprositellus santaritae Stebnicka, 2003, (**Scarabaeidae: Aphodiinae: Odontolochini**) (**Figura 6**)

1 ejemplar. COLOMBIA, Tolima: Armero Guayabal. CURN-UT. Borde bosque seco, cultivos maíz, arroz, algodón. 5°00'6.24" N 74°54'15.47" W, 280 m. Trampa de luz UV Pennsylvania Minnesota. 26.ix.2017. T. Bacca. (1♀ IAvH-E-213559).

Diagnosis. Esta especie se distingue de otras especies del género *Saprositellus* por tener un pronoto subcuadrado con puntos separados por una distancia menor a una vez su diámetro; élitros con un pequeño diente humeral a cada lado, intervalos elitrales carinados y más estrechos que las estrías, las cuales poseen puntos grandes y profundos; borde posterior de los meso y metafémures no lobulados; tarsómero basal de los metatarsos más largo que el segundo (**Skelley, 2007; Stebnicka, 2003b**).

Comentarios. *Saprositellus* es uno de los cuatro géneros neotropicales de la tribu Odontolochini y cuenta con cinco especies distribuidas en el norte de Suramérica y Panamá (**Skelley, 2007**). La hembra reportada en este documento es morfológicamente similar a *Saprositellus santaritae* Stebnicka, 2003, especie descrita a partir de un único ejemplar macho de Panamá (**Stebnicka, 2003b**) (Figura 1). Esta hembra difiere del holotipo en su longitud corporal, siendo 0,2 mm más grande (3,1 mm), y en que los puntos en el pronoto están dispuestos a mayor distancia entre sí (foto del holotipo en **Skelley, 2007**). Sin embargo, es necesario revisar especímenes del sexo opuesto de ambas localidades para confirmar o rectificar la identidad aquí asignada.

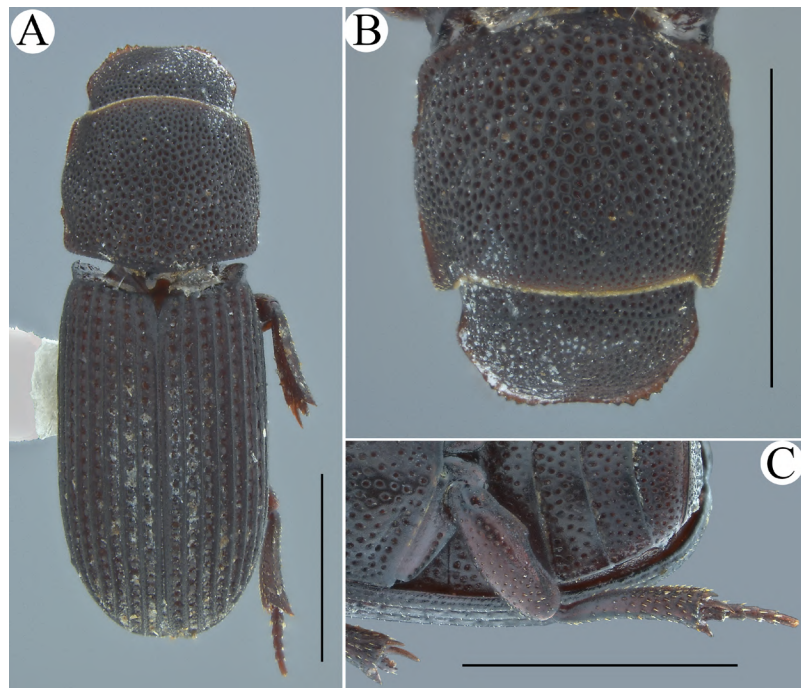


Figura 6. *Saprositellus santaritae*: **A.** Dorsal. **B.** Cabeza y pronoto. **C.** Metaesternón, abdomen y pata posterior. Barras de escala: 1 mm

Discusión

La riqueza y abundancia de la subfamilia Aphodiinae obtenida durante un monitoreo en Armero Guayabal, Tolima (CURN-UT) (Tabla 1S) resalta el potencial del bosque seco tropical como un ecosistema que alberga un elevado número de especies de estos escarabajos, similar a lo que ocurre con los escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae (González-Alvarado & Medina, 2015). En el Neotrópico existen muy pocos antecedentes que involucren la captura de Aphodiinae con trampas de luz; todos presentan un listado de los Scarabaeoidea o los Scarabaeidae con pocas especies de esta subfamilia, identificadas en su mayoría a nivel de género que, en muchos casos, son erróneos para América (*i.e.* *Aphodius* e.g.) (Ronqui & Lopes, 2006). La captura con trampas de luz sugiere que en lo que respecta a esta subfamilia, dicho método de captura puede tener un mejor desempeño que las trampas de caída cebadas con excremento (16 especies/morfoespecies en Cajaiba, *et al.*, 2018). Sin embargo, se requieren estudios con un diseño metodológico adecuado para evaluar este aspecto en los dos métodos. Por otro lado, es evidente la importancia de emplear y combinar diferentes métodos de recolección, como las trampas de luz y el tamizaje de hojarasca y suelo, conjuntamente con la aplicación de muestreos intensivos en el tiempo y el espacio, para caracterizar de mejor manera la diversidad de Aphodiinae.

Los últimos reportes de Aphodiinae en Colombia tienen en común la poca abundancia. Las cinco especies aquí tratadas corresponden al 1 % de los especímenes de Aphodiinae recolectados durante el periodo de monitoreo, en tanto que el último reporte de Aphodiinae en el país fue de *S. zosterixys* y se basó en un único ejemplar (Arias-Buriticá & Vaz-de-Mello, 2016).

Pardo-Locarno & Schoolmeesters (2019) pronostican nuevos reportes en Colombia de especies de Aphodiinae de amplia distribución en el Neotrópico como es el caso de *A. regulus*, *E. mirabilis* y *E. isthmia*. Por el contrario, *L. nigrolineatus* y *S. santaritae* eran conocidas solo en Panamá, de manera que su distribución se amplía notablemente.

Estos nuevos registros aumentan las cifras de riqueza de Aphodiinae en Colombia a 61 especies y 25 géneros, elevando respectivamente a 11 y dos el número de géneros de las tribus Eupariini y Odontolochini en el país. Además, el elevado número de nuevos reportes obtenidos durante el monitoreo destaca la necesidad de estudiar este grupo de escarabajos a lo largo del país y en otros ecosistemas, con el fin de continuar conociendo su riqueza y distribución en el territorio.

Agradecimientos

A la Oficina de Investigaciones de la Universidad del Tolima por financiar las recolecciones realizadas en el marco del proyecto “Carabidae (Insecta: Coleoptera) como bioindicador de la recuperación del bosque seco tropical: asociación de hábitat, especies indicadoras y diversidad funcional”. A Paul E. Skelley por su apoyo en la verificación de las determinaciones y comentarios sobre la identidad de las especies aquí tratadas. A Alejandro Lopera-Toro por sus comentarios que contribuyeron a mejorar versiones previas del documento. A los revisores anónimos por sus observaciones, a los curadores de las colecciones visitadas por permitir la revisión de material y al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colecciones Biológicas, por el préstamo de sus espacios y equipos.

Información suplementaria

Tabla 1S. Listado del las especies/morfoespecies capturadas en el CURN-UT, Armero Guayabal, Tolima, Colombia. Ver tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1331/3084>

Contribución de los autores

JCB identificó, montó y fotografió los ejemplares, elaboró el mapa y visitó otras colecciones. TB recolectó los ejemplares. JCB, TB y NAC conceptualizaron la idea, realizaron y aprobaron la versión final del manuscrito.

Conflictos de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- Arias-Buriticá, J.A., Vaz-de-Mello, F.** (2016). Primer registro de *Stebnickiella zosterixys* Skelley, 2007 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Odontolochini) para Colombia. *Entomotropica*. **31**: 234-236.
- Cajaiba, R.L., Périco, E., Barreto, A., Leote, P., Santos, M.** (2018). Are small dung beetles (Aphodiinae) useful for monitoring neotropical forests' ecological status? Lessons from a preliminary case study in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*. **429**: 115-123.
- Cartwright, O.L.** (1948). The American species of *Pleurophorus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Transactions of the American Entomological Society* (1890-). **74** (3/4): 131-145.
- Dellacasa, M., Dellacasa, G., Skelley, P.E.** (2010). *Neotrichaphodioides*, new genus of Neotropical Aphodiini, with description of a new species from Peru. *Insecta Mundi*. **0133**: 1-12.
- Dellacasa, M., Dellacasa, G., Gordon, R.D.** (2012). Systematic revision of *Gonaphodiellus* taxa, with description of two genera and fourteen new species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*. **0230**: 1-41.
- Giraldo, C., Escobar, F., Chará, J.D., Calle, Z.** (2011). The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. *Insect Conservation and Diversity*. **4** (2): 115-122.
- González-Alvarado, A., Medina, C. A.** (2015). Listado de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosque seco de Colombia. *Biota Colombiana*. **16** (1): 36-44.
- Gordon, R.D., McCleve, S.** (2003). Five new species of *Euparixia* Brown (Coleoptera: Aphodiidae: Eupariinae), with a revised key to species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. **105** (3): 685-697.

- Krikken, J.** (1970). *Termitaxis-holmgreni* gen-nov, sp-nov, a blind, flightless termitophilous scarab from Peru (coleoptera aphodiidae). Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, series c-biological and medical sciences. **73** (5): 469-476.
- Otavo, S.E., Rosselli, Á.P., Noriega, J.A.** (2013). Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico. Revista de Biología Tropical. **61** (2): 735-752.
- Pardo-Locarno, L.C., Schoolmeesters, P.** (2019). Small Dung Beetles of Colombia (Coleoptera Scarabaeoidea Aphodiinae) I: Preliminary Catalog and Key for Registered Species. Boletín Científico Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas. **23** (1): 279-302.
- QGIS.org.** (2019). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Fecha de consulta: octubre de 2019. Disponible en: <http://qgis.org>
- Ronqui, D.C. & Lopes, J.** (2006). Composição e diversidade de Scarabaeoidea (Coleoptera) atraídos por armadilha de luz em área rural no norte do Paraná, Brasil. Iheringia, Sér. Zool. **96** (1): 103-108.
- Skelley, P.E.** (2007). New South American taxa of Odontolochini Stebnicka and Howden (Coleoptera: Scarabaeinae: Aphodiinae). Insecta Mundi. **0022**: 1-15.
- Skelley, P.E.** (2008). Scarabaeidae Aphodiinae in Generic Guide of New World Scarab Beetle. Fecha de consulta: junio de 2019. Disponible en: <http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/>
- Skelley, P.E., Dellacasa, M., Dellacasa, G.** (2009). *Gordonius rhinocerillus*, a new genus and species of Colombian Aphodiini. Insecta Mundi. **67**: 1-6.
- Skelley, P.E. & Vaz-de-Mello, F.Z.** (2020). Review of *Aphotaenius* Cartwright, 1952 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). The Coleopterists Bulletin. **74** (2): 389-403.
- Smith, A.B.T. & Skelley, P.E.** (2007). A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. Zootaxa. **1458**: 1-80.
- Stebnicka, Z.T.** (2001). Aphodiinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). Fauna of New Zealand. **42**: pp.
- Stebnicka, Z.T.** (2003a). Revision and hypothetical phylogenetic analysis of the species of the New World genus *Ataeniopsis* (Coleoptera: Aphodiinae: Eupariini). European Journal of Entomology. **100**: 101-113.
- Stebnicka, Z.T.** (2003b). The genus *Saprositellus* Balthasar, with descriptions of three new Neotropical species (Coleoptera: Scarabaeidae: Odontolochini). The Coleopterists Bulletin. **57** (4): 451-457.
- Stebnicka, Z.T.** (2009). The Tribe Eupariini of New World (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). Iconography II. Kraków, Poland: Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences.
- Stebnicka, Z.T. & Skelley, P.E.** (2005). Review of some New World Aphodiine genera and descriptions of new species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). Acta zoologica cracoviensia. **48B** (1-2): 23-42.

Original article

Composition of the zooplankton community associated with mesophotic corals in “Corales de Profundidad” National Natural Park, Colombian Caribbean

Composición de la comunidad zooplanctónica asociada a arrecifes de corales mesofóticos en el Parque Nacional Corales de Profundidad, Caribe colombiano

✉ Laura Contreras-Vega^{1,*}, ✉ Alejandro Henao-Castro¹, ✉ Gabriel R. Navas-S²

¹ Grupo de Investigación en Biología Descriptiva y Aplicada, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Cartagena, Cartagena, Colombia

² Grupo de Investigación en Hidrobiología, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Cartagena, Cartagena, Colombia

Abstract

Mesophotic coral ecosystems (MCE) are located between 30 and 150 m deep and shelter unique communities. However, they have been poorly studied due to the high cost of the available sampling technologies. Zooplankton are key organisms for the maintenance of the coral colonies as their primary food source because the zooxanthellae in these habitats have a low photosynthetic rate due to the low light incidence. The purpose of this work was to characterize the zooplankton community associated with MCEs. We took 15 samples (three samples per station) by filtering 24 L of seawater (45 µm mesh size) in five stations at Bajo Fríjol with a device designed to collect zooplankton right just above the reef substrate. We determined the taxonomic composition, density, and relative abundance, and we categorized the species according to their trophic level. Crustaceans (especially nauplii and copepods), tintinnids, and foraminifers were the most abundant while tintinnids and radiolarians had the higher species richness. Herbivores dominated in both composition and abundance as usually happens in other pelagic communities. We present here the first reports of planktonic radiolarians and tintinnids from oceanic zones and MCEs in the Colombian Caribbean and the first global list of zooplankton species associated with MCEs.

Keywords: Deep-sea corals; Mesophotic ecosystems; Trophic interactions; Zooplankton community.

Resumen

Los ecosistemas de coral mesofóticos se ubican entre los 30 y los 150 m de profundidad y albergan comunidades únicas. Sin embargo, han sido poco estudiados debido a los altos costos de las tecnologías disponibles para el muestreo. El zooplancton constituye un grupo de organismos clave para el mantenimiento de estos ecosistemas, al ser la fuente de alimento primaria de los corales, ya que las zooxantelas en estos hábitats tienen una baja tasa fotosintética debido a la baja incidencia de la luz. El propósito de este trabajo fue caracterizar la comunidad zooplanctónica asociada a MCEs en Bajo Fríjol. Se tomaron 15 muestras (tres por estación) filtrando 24 L de agua de mar (poro de malla: 45 µm) en cinco estaciones en Bajo Fríjol con un dispositivo diseñado para recolectar zooplancton justo sobre el andamio arrecifal. Se obtuvo la composición taxonómica, la densidad y la abundancia relativa, y se categorizaron las especies según su nivel trófico. Los crustáceos (especialmente nauplios y copépodos), los tintínidos y los foraminíferos fueron los más abundantes, en tanto que tintínidos y radiolarios presentaron la mayor riqueza de especies. Los herbívoros dominaron en composición y abundancia, como es usual en otras comunidades pelágicas. En este artículo se presentan los primeros reportes de radiolarios planctónicos y tintínidos de zonas oceánicas y MCE del Caribe colombiano, así como el primer listado de especies zooplanctónicas asociadas a ecosistemas de coral mesofóticos.

Palabras clave: Corales de profundidad; Ecosistemas mesofóticos; Interacciones tróficas; Comunidad zooplanctónica.

Citation: Contreras-Vega L, Henao-Castro A, Navas-S GR. Composition of the zooplankton community associated with mesophotic corals in “Corales de Profundidad” National Natural Park, Colombian Caribbean. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):747-760, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1396>

Editor: Juan Manuel Díaz Merlano

***Correspondencia:**

Laura Contreras-Vega;
lcontrerasv@unicartagena.edu.co

Received: February 16, 2021

Accepted: June 10, 2021

Published: September 17, 2021



This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.

Introduction

Mesophotic coral ecosystems (MCEs) consist of light-dependent corals usually found 30 m deep from the euphotic zone limit where the light incidence is less than 10%. They are very rich and biodiverse in terms of benthic habitats and constitute communities with unique structures (Kahng, *et al.*, 2014; Laverick, *et al.*, 2017; Enrichetti, *et al.*, 2019). MCEs have shown ecological connectivity as source and receptors of fish larvae from shallow zones during or after perturbations and they act as refuge for a high number of species playing an essential role in the physical and biological interactions of the trophic structure (Semmler, *et al.*, 2017; Shlesinger, *et al.*, 2018). This makes them of interest for research and conservation activities.

MCEs species have adapted to low photosynthetically active radiation. Lesser, *et al.* (2009), Bessell-Browne, *et al.* (2014), and Nir, *et al.* (2014) have suggested that some mesophotic corals change their trophic strategy increasing heterotrophy to counteract the reduction of calcification resulting from the zooxanthellae's low photosynthetic rate due to low availability of light energy. Zooplankton becomes the primary food resource in these ecosystems and, therefore, key for the energy transference within MCEs and to understand the ecological processes that allow the existence of such unique environments.

Zooplankton is formed by a large assemblage of heterotrophic organisms with limited movement capability essential for the maintenance of most marine ecosystems, as a link between primary production and multiple trophic levels, and as part of the biogeochemical cycles and benthic and pelagic recruitment, which explains their great trophic importance (Carrillo-Baltodano & Morales-Ramírez, 2016; Nakajima, *et al.*, 2017; MacKenzie, *et al.*, 2019). These organisms have a wide distribution range in world oceans and belong to a great phyla variety of filter feeders with omnivore habits that can be found in different stages of their life cycles (Baéz-Polo, 2013).

Most of the studies on MCEs have focused on scleractinian corals, octocorals, sponges, and fishes (Kahng, *et al.*, 2014; Scott & Pawlik, 2019) and not so much on zooplankton organisms. Andradi-Brown, *et al.* (2016) recently reported the first comparisons between zooplankton communities associated with mesophotic and shallow reefs, and they mentioned the need for further research to determine the deep gradient pattern of zooplankton communities and their feeding ecology essential to maintaining MCEs.

The “Corales de Profundidad” National Natural Park (PNNCPR) is the first marine deep zone protected area in the country (Alonso, *et al.*, 2015) whose priority focuses on the study and monitoring of zooplankton given its ecological importance. Our purpose here was to characterize and quantify for the first time the zooplanktonic organisms associated with MCEs in Bajo Frijol, Colombian Caribbean.

Materials and methods

Study area

The “Corales de Profundidad” National Natural Park (PNNCPR), with an extension of 142.192 km² and a depth ranging from 34 to 1240 m, is located in the Colombian Caribbean across from the San Bernardo archipelago on the Sinú fold belt tectonic area formed by the interaction of the Caribbean and the South America oceanic plates (Morales, *et al.*, 2017). As our study area inside this marine protected area, we chose the Bajo Frijol seamount (Figure 1).

Bajo Frijol is located at the edge of the Colombian Caribbean continental shelf; it has a mostly flat bottom covered mainly by calcareous rhodoliths. It is part of an extension of the relief defining the Tortuga bank and the Barú peninsula whose origin is related with the Colombian Caribbean margin (Morales, *et al.*, 2017). It is an ellipsoidal formation with a long axis of 8.2 km in the northeast-southwest direction and a short axis of 1.4 km. The relief corresponds to a bank with an elevated platform at 116 m between depths of 34 to 150 m, and the top is a sloping terrace (Morales, *et al.*, 2017). The shallowest depth

is composed of some coral colonies and hard coralline landforms that adjoin with flat zones a little deeper showing some isolated coral and sponge promontories. The zone has a considerable fish abundance (Chasqui & González, 2019).

Sample collection and analysis

We chose five sites from the monitoring stations previously established by the PNNCPR with depths between 35 and 70 m covering most of the Bajo Frijol area (Figure 1). Diurnal samplings were made in August (E1, E5, and E7) and December (E2 and E4) 2016 according to the PNNCPR monitoring schedule. We took three samples from each site (N=15) using a device designed to collect the seawater right on top of the mesophotic reef substrate (Contreras-Vega, 2017; Contreras-Vega, et al., 2020). We filtered 24 L of seawater with a mesh size of 45 µm (Figure 2) and deposited the 250 mL extract in plastic bottles preserved in 4% borax-neutralized formalin.

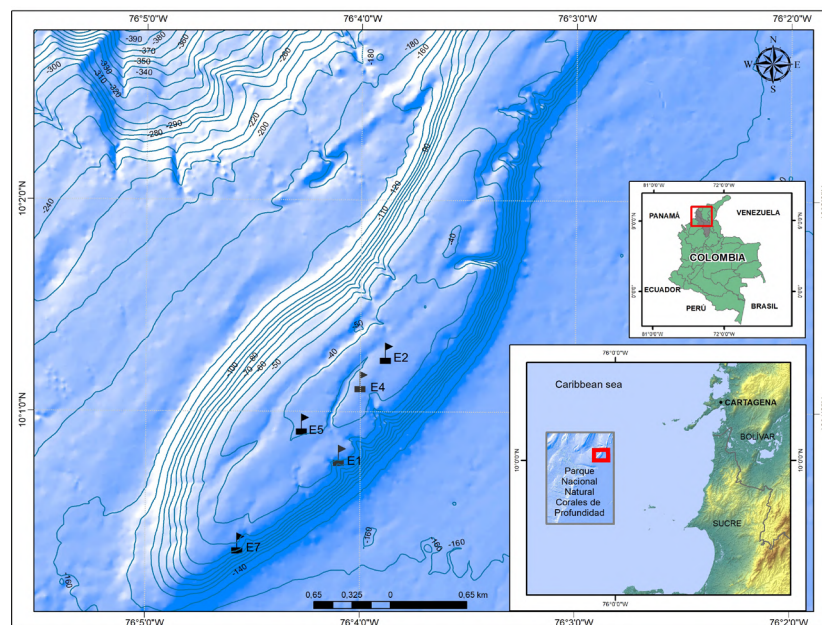


Figure 1. Sampling sites at Bajo Frijol, Colombian Caribbean

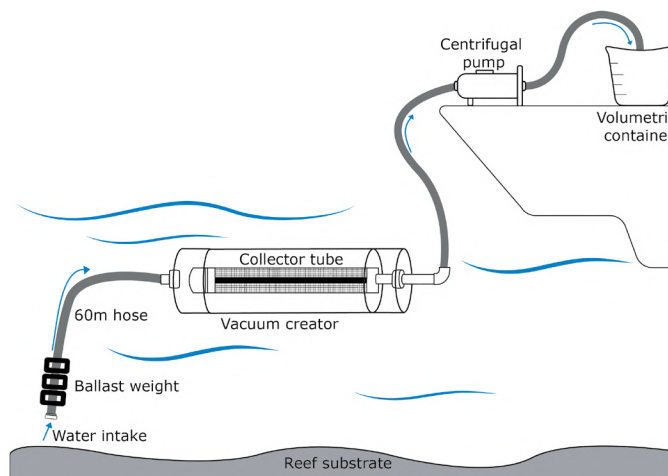


Figure 2. Mesophotic zooplankton collecting device

Each sample was sedimented for 72 hours. A 50 mL extract was used for the observation and taxonomic identification of zooplankton. The individual count was made using an optic microscope with 10x magnification and the whole sample was analyzed by aliquots in a Bogorov plate.

Data analysis

We calculated the total density (ind/m³), the mean density per station, the percentage of abundance, and species richness. For the taxonomic identification of zooplankton, we used the following taxonomic guides: **Boltovskoy** (1981); **Fernandes** (2004); **Johnson & Allen** (2005); **Figueroa, et al.** (2005); **Costa** (2006), and **Riviera** (2006), and the online databases World Register of Marine Species and Radiolaria.org, endorsed at international level.

We inferred the trophic relations between zooplanktonic components based on the information reported in the literature regarding their eating habits; then, we categorized each species according to its trophic group (carnivore, herbivore, omnivore, and non-consumer) and schematized using the graphic editor program Adobe® Illustrator CC 2018.

Results

Community composition and density

We identified 123 taxa (114 species, nine larvae) grouped in 19 zooplanktonic groups: Amphipoda, Appendicularia, Bryozoa, Cnidarian larvae, Copepoda, Doliolida, Echinodermata larvae, Foraminifera, Hydrozoa, Nauplii, Ostracoda, Polychaeta, Protozoa, Pteropoda, Radiolaria, Rotifera, Siphonophora, Tintinida, and Veliger (**Table 1**).

Table 1. List of zooplankton species associated with MCEs in Bajo Frijol

Phylum/ Subphylum	Class/ Subclass	Order/Infraorder	Superfamily/ Family/ Subfamily	Specie
Anelida	Polychaeta			Polychaeta larvae
	Maxillopoda / Copepoda	Calanoida	Arcatidae	<i>Acartia</i> sp
			Calanidae	<i>Calanus</i> sp
			Clausocalanidae	<i>Ctenocalanus</i> sp
			Eucalanidae	<i>Eucalanus</i> sp
			Lucicutia	<i>Lucicutia</i> sp
			Paracalanidae	<i>Calocalanus</i> sp
				<i>Calocalanus pavo</i>
				<i>Paracalanus</i> sp
			Phaenidae	<i>Phaena</i> sp
			Pontellidae	<i>Calanopia americana</i>
			Temoridae	<i>Temora longicornis</i>
				Morphotype 1
			Cyclopoida	Oithonidae
		<i>Oithona setigera</i>		
		<i>Oithona simplex</i>		
		<i>Oithona</i> sp		
		Harpacticoida	Euterpinidae	<i>Euterpina acutifrons</i>
			Ectinosomatidae	<i>Microsetella</i> sp
			Miracidae	<i>Macrosetella</i> sp
	Poecilostomatoida	Corycaeidae	<i>Corycaeus</i> sp	
		Sapphirinidae	<i>Copilia</i> sp	
			<i>Sapphirina</i> sp	
Oncaeidae		<i>Oncaea</i> sp		
		<i>Oncaea conifera</i>		

Anelida	Malacostraca	Amphipoda		Morphotype 2	
		Decapoda/ Bracyura		Protozoa	
	Ostracoda /Podocopa	Podocopida /Cypridocopina	Cadonidae		<i>Cyclocypris</i> sp
				Nauplii	
Bryozoa				Cyphonaute	
Chordata	Thaliacea	Doliolida	Doliolidae	<i>Doliolina</i> sp	
	Appendicularia	Copelata	Fritillariidae	<i>Fritillaria</i> sp	
			Oikopleuridae	<i>Oikopleura</i> sp	
Ciliophora	Spirotrichea	Tintinnida	Codonellidae	<i>Codonella</i> sp	
				<i>Tintinnopsis gracilis</i>	
				<i>Tintinnopsis nitida</i>	
				<i>Tintinnopsis radix</i>	
			Codonellopsidae	<i>Codonellopsis orthoceras</i>	
				<i>Codonellopsis schabi</i>	
				<i>Codonellopsis</i> sp	
			Dictyocystidae	<i>Dictyocysta elegans</i>	
			Epiplocyliidae	<i>Epiplocyliis blanda</i>	
				<i>Epiplocyliis</i> sp	
				<i>Epiplocyliis undella</i>	
			Metacyliidae	<i>Coxiella</i> sp	
			Rhabdonellidae	<i>Protorhabdonella simplex</i>	
				<i>Rhabdonella apophysata</i>	
				<i>Rhabdonella indica</i>	
				<i>Rhabdonella cornucopia</i>	
				<i>Rhabdonella elegans</i>	
				<i>Rhabdonella spiralis</i>	
				<i>Rhabdonella</i> sp	
				Tintinnidae	<i>Amphorides</i> sp
<i>Eutintinnus fraknoi</i>					
<i>Eutintinnus lususundae</i>					
<i>Eutintinnus medius</i>					
<i>Eutintinnus</i> sp					
<i>Leprotintinnus</i> sp					
<i>Salpingella</i> sp					
<i>Steenstrupiella</i> sp					
Undellidae	<i>Undella claparedei</i>				
	<i>Undella globosa</i>				
	<i>Undella hyalina</i>				
	<i>Undella</i> sp				
Xystonellidae	<i>Parundella</i> sp				
	<i>Xystonella treforti</i>				
Cnidaria	Hydrozoa	Siphonophorae		Morphotype 3	
				Medusa	
	Anthozoa				Actinula
					Planula

Echinodermata	Asteroidea		Bipinnaria	
	Ophiuroidea		Ophiopluteus	
	Holothuridea		Auricularia	
Foraminifera	Globothalamea	Rotaliida	Cibicididae	<i>Heterolepa</i> sp
			Glabratellidae	<i>Planoglabratella</i> sp
			Globigerinidae	<i>Globigerina bulloides</i>
				<i>Globigerina</i> sp
				<i>Globigerinoides</i> sp
			Globorotaliidae	<i>Globoquadrina</i> sp
				<i>Globorotalia</i> sp
			Bolivinitoidea/ Bolivinitidae	<i>Bolivina</i> sp
	Pavoninidae	<i>Pavonina flabelliformis</i>		
	Tubothalamea	Miliolida	Rosalinidae	<i>Neoconorbina</i> sp
			Textulariidae	<i>Textularia</i> sp
		Spirillinida	Hauerinidae	<i>Triloculina</i> sp
Spiroloculinidae			<i>Spiroloculina</i> sp	
Mollusca	Bivalvia		Veliger bivalvia	
	Gasteropoda /Heterobranchia		Veliger gasteropoda	
	Pteropoda		Morphotype 4	
	Acantharia		Morphotype 5	
	Radiozoa	Polycystina	Spumellaria	Actinommidae
<i>Actinomma</i> sp				
<i>Cenosphaera</i> sp				
<i>Cladococcus</i> sp				
<i>Echinomma</i> sp				
<i>Heliosphaera</i> sp				
<i>Hexacantium</i> sp				
Coccodiscidae				<i>Didymocirtis</i> sp
Litheliidae				<i>Larcopyle</i> sp
Pyloniidae				<i>Circodiscus microporus</i>
				<i>Plectacantha</i> sp
Nassellaria				Nassellaria
		Plagioniidae	<i>Peromelissa phalacra</i>	
		Plagiacanthidae	<i>Arachnocorallium calvata</i>	
			<i>Arachnocorys</i> sp	
			<i>Clathromitra</i> sp	
			<i>Lithomelissa</i> sp	
			<i>Pseudodictyophimus gracilipes</i>	
		Pterocoryidae	<i>Androcyclas</i> sp	
<i>Anthocyrtidium</i> sp				
<i>Theoconus zancleus</i>				
Spongodiscidae	Spongodiscidae	<i>Euchitonia</i> sp		
		<i>Stylodictya</i> sp		

Radiozoa	Polycystina	Nassellaria	Theoperidae	<i>Cycladophora</i> sp
				<i>Dictyophimus</i> sp
				<i>Eucecryphalus sestrodiscus</i>
				<i>Eucyrtidium</i> sp
			Trissocyclidae	<i>Acanthodesmia</i> sp
				<i>Lophospyris</i> sp
				<i>Phormospyris</i> sp
				<i>Zygocircus</i> sp
Rotifera				Morphotype 6

Tintinnids registered the greatest richness with 33 species followed by radiolarians with 32. Copepods and foraminiferans had 24 and 14 species, respectively, and 11 groups had just one representative species (**Table 2**).

As to the density, we estimated an average of 11728 ind.m⁻³. Nauplii showed the largest abundance with 39.2% (4606 ind.m⁻³±359.20) followed by tintinnids with 16.5% (1933 ind.m⁻³±166,77) (**Table 2**); in the latter *Salpingella* sp stood out with 358 ind.m⁻³ (± 62,29) (**Figure 3**), followed by *Eutintinnus lususundae* and *Eutintinnus medius* with 303 and 278 ind.m⁻³ (±59,83 and 40,62), respectively. Foraminiferans also registered a significant abundance, with 15.1 % (1775 ind.m⁻³±247.13) (**Table 2**), mostly represented by *Globigerina bulloides* (678 ind.m⁻³±79,52), the second most abundant species found in this study (**Figure 3**). Copepods' abundance was 11.2% (1314 ind.m⁻³±116.64), represented especially by Cyclopoid and Poecilostomatoid copepods. The most abundant species from these orders were *Oithona* spp. (322 ind.m⁻³±71.39) and *Oncaea* spp. (255 ind.m⁻³±60.11), respectively.

Composition and abundance per sampling site

The highest richness was registered on E1 with 85 taxa. Radiolarians were the richest group in this sampling site with 23 species. E7 had the highest number of copepods (21) while E4 had the most tintinnids with 20 species. E4, E5, and E7 had similar richness (between 72 and 73 species) and the lowest richness was registered on E2 (71 species) (**Figure 4**).

As to the abundance, again, the highest number of individuals (13,916 ind/m³±419.43) was registered on E1 followed by E5 and E7 with 12,819 and 12,430 ind/m³ (±1503.917 and ±961.14), respectively. E7 had the highest abundance of copepods (1,722 ind/m³±163.85) and foraminiferans (2,930 ind/m³±519.59). Tintinnids were most abundant in E1 (2,652 ind/m³±444.66), as well as radiolarians (1,319 ind/m³±422.31) while Nauplii were most abundant in E5 (6,056 ind/m³±860.94). Nauplii were the most abundant in all the stations, and tintinnids, radiolarians, foraminiferans, and copepods were identified on all of them (**Figure 4**).

Composition and abundance per trophic group

The community was composed of 56% herbivores (3,283 ind.m⁻³±225.28), 36% omnivores (2,111 ind.m⁻³±182.01), 8% carnivores (442 ind.m⁻³±60.83), and <1% non-feeders (19 ind.m⁻³±9.00). Among herbivores, nauplii represented 50% of the individuals followed by tintinnids with 21%; carnivores were mostly copepods representing 81 % of the individuals and radiolarians were the most abundant omnivores with 37% (**Figure 5**).

Regarding species richness, herbivores had 61 taxa: 54% tintinnids and 21% copepods. Omnivores had 50 species of which 81% were radiolarians. Carnivores had nine taxa: 66% of them copepods. Non-feeders were represented only by planula larvae (**Figure 6**).

Trophic interactions inside the zooplankton community

In this community, the energy flowed from the phytoplankton and bacteria to the zooplankton starting from herbivores (tintinnid, nauplii, some foraminifera, and some copepods),

continuing to omnivores (radiolarians, some foraminifera, and some copepods), and then to predators (Polychaeta, cnidarian, some crustaceans, and hydrozoan). The energy finally went to corals and other zooplanktivores (**Figure 7**).

Table 2. Total richness, density and percentage of abundance per zooplanktonic group (S.E= Standard error). N=15

Zooplanktonic group	Richness	Richness (%)	Mean density		Abundance (%)
			(Ind.m-3)	S. E	
Amphipoda	1	0.8	36	15.66	0.3
Apendicularia	2	1.6	522	105.62	4.4
Briozoa	1	0.8	19	13.99	0.2
Cnidarian larvae	2	1.6	72	24.22	0.6
Copepoda	24	20.2	1314	116.64	11.2
Doliolida	1	0.8	3	2.80	0.0
Echinodermata	3	2.4	31	10.33	0.3
Foraminifera	14	11.3	1775	247.13	15.1
Hydrozoa	1	0.8	39	13.13	0.3
Nauplio	1	0.8	4606	359.20	39.2
Ostracoda	1	0.8	203	31.69	1.7
Polychaeta	1	0.8	36	15.66	0.3
Protozoa	1	0.8	6	3.82	0.0
Pteropoda	1	0.8	25	6.82	0.2
Radiolaria	32	25.8	778	119.21	6.6
Rotifera	1	0.8	36	19.02	0.3
Siphonophora	1	0.8	6	3.82	0.0
Tintinida	33	26.6	1933	165.77	16.4
Veliger	2	1.6	305	48.38	2.7

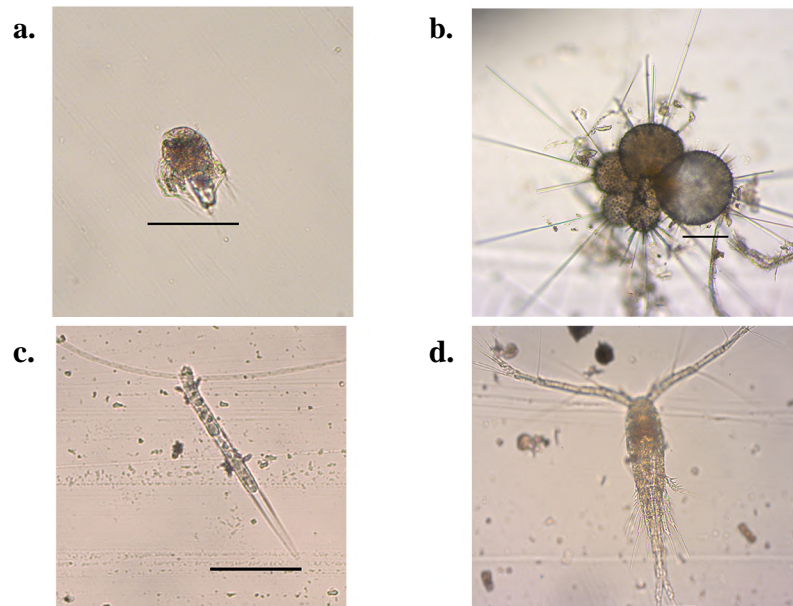


Figure 3. Most abundant species identified (scale bar: 100 μ m) (a) Nauplio; (b) *Globigerina bulloides*; (c) *Salpingella* sp.; (d) *Oitonna* spp.

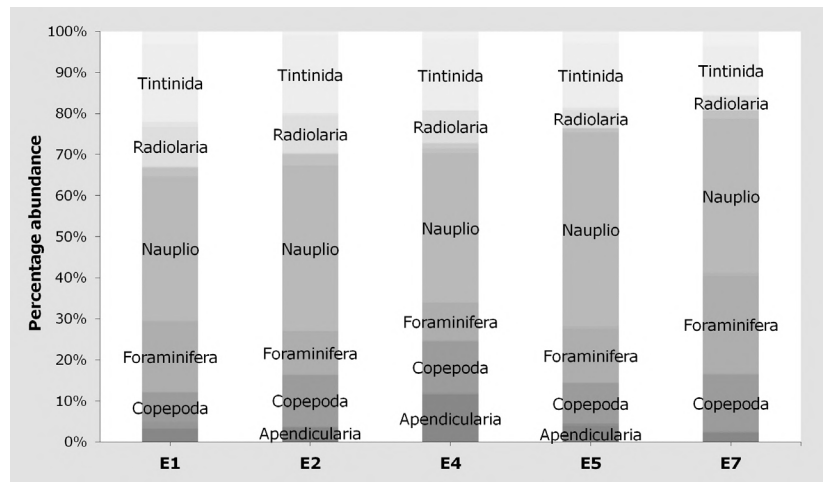


Figure 4. Composition and percentage abundance by sampling site

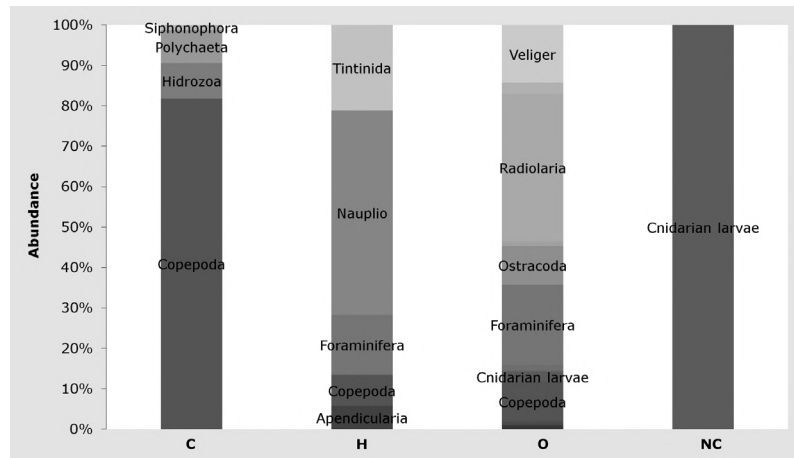


Figure 5. Percentage abundance by trophic group. C: Carnivores, H: Herbivores, O: Omnivores; NC: Non consumers

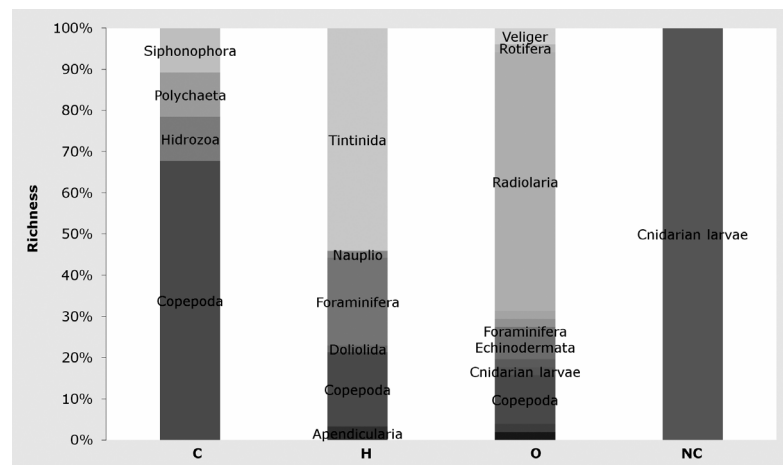


Figure 6. Percentage richness by trophic group. C: Carnivores, H: Herbivores, O: Omnivorous; NC: Non consumers

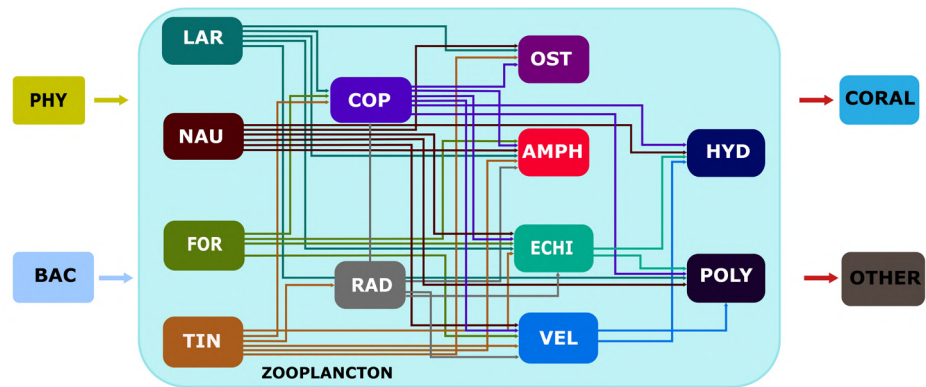


Figure 7. Conceptual model of the trophic interactions within the zooplankton community. PHY=Phytoplankton; BAC= Bacteria; LAR= Larvacea; NAU= Nauplii; FOR= Foraminifera; TIN= Tintinnida; COP= Copepoda; RAD= Radiolaria; OST= Ostracoda; AMPH= Amphipoda; ECHI= Echinodermata larvae; VEL= Molluscan veliger; HYD= Hydrozoa; POLY= Polychaeta larvae

Discussion

Tintinnids had the greatest richness (33 species), as their distribution is cosmopolitan and they are found until 100-m depths (Boltovskoy, 1981; Pierce & Turner, 1993; Thompson, *et al.*, 1999; Thompson, 2001), and radiolarians followed with 32 species; these species show greater diversity in tropical zones with high richness and low abundance, although the latter usually grow in depth (Anderson, 1994; Armstrong & Brasier, 2005).

The large number of nauplii found indicates the continuous reproductive cycles typical in tropical species (Boltovskoy, 1981). These organisms can exceed copepodites and some adult copepods in number, tripling its abundance in some cases (Lang & Ackenhusen-Johns, 1981; Webber & Roff, 1995; Thompson, 2001; Thompson, *et al.*, 2013), just as observed in Bajo Fríjol.

We found a large number of tintinnids in the community, which confirms the assertion by Boltovskoy (1981), Pierce & Turner (1993), Thompson, *et al.* (1999), and Thompson (2001) that they are one of the main microzooplankton groups with a cosmopolitan distribution and an important role in the secondary production taking place in all seas since it is estimated that they consume up to 67% of the carbon produced by phytoplankton and they can regenerate 10 times more phosphate than copepods due to their high metabolic rate and renew nutrients at high rates.

On the other hand, Foraminifera greatly prefer clean waters with no suspended organic matter and salinity levels between 32 and 42 ppm. Besides, they can reach their maximum size when temperature, salinity, and other ecological parameters are optimal (Boltovskoy, 1981), which makes them excellent bioindicators of water quality (Hallock, *et al.*, 2003).

There are no reports on planktonic radiolarians and tintinnids from Colombian Caribbean oceanic zones, mostly because research efforts have focused on the study of mesozooplankton and the net size used for these (>100µm) does not allow the retention of radiolarians and tintinnids (Thompson, 2001; Vanegas & Arregocés, 2015), which also applies to nauplii, as nets of bigger mesh sizes than those used in our study would not allow the retention of early-stage individuals (Thompson, 2001).

Although some authors have suggested that nauplii could become omnivores if resources are available, most of them use phytoplankton (dinoflagellates and diatoms) as their primary feeding source (Anderson, 1994; Blachwiak-Samolyk, *et al.*, 2007). Most of the herbivore species were tintinnids, which was expected because their grazing on phytoplankton can often excel other bigger consumers (Capriulo & Carpenter, 1983; Thompson, 2001). Their trophic spectra include bacteria, flagellates, coccolithophores, and diatoms (Boltovskoy, 1981; Capriulo & Carpenter, 1983; Thompson, 2001). The

dominance of herbivores observed could be related to certain physical and chemical events such as the deep chlorophyll maximum reported for the Colombian Caribbean about 35 m from the sampled area (Gutiérrez, 2010; Navas, *et al.*, 2010).

Radiolarians had the highest number of omnivores. This group has a broad trophic spectrum, including bacteria, detritus, protozoans, and some crustacean fragments (Boltovskoy, 1981; Armstrong & Brasier, 2005). As for carnivores, they were mostly represented by copepods, mainly Cyclopoida (*Oithona*) and Poecilostomatoida (*Oncaea*, *Farranula* and *Corycaeus*) (Boltovskoy, 1981; López, 2008; Gutiérrez, 2010).

The representation of trophic interactions was based on the trophic spectra of the main zooplanktonic groups found in the study. Tintinnids, larvacea, nauplii, and foraminiferans were located in the first place because they feed mostly on phytoplankton and bacteria (Boltovskoy, 1981; Capriulo & Carpenter, 1983; Schiebel, *et al.*, 1997; Thompson, 2001; Wilson & Hayek, 2019). Radiolarians followed in the second level because, even when they feed mostly from bacteria and phytoplankton, depending on the resource availability, they can be considered omnivores consuming other heterotrophs (Boltovskoy, 1981; Anderson, 1994; Capriulo & Carpenter, 1983). Copepods were placed at the same level because they included representatives from all trophic groups (Boltovskoy, 1981; López, 2008). Ostracod, amphipods, and echinoderm and veliger larvae were located in the third place because they included omnivore representatives (Boltovskoy, 1981; Gutiérrez, 2010). Hydrozoans and polychaetes were located at the higher level as they are mainly carnivores (Boltovskoy, 1981, Blachowiak-Samoly, *et al.*, 2007; Gutiérrez, 2010).

The energy transferred from one zooplanktonic group to another finally reaches the coral polyps. Zooplankton becomes the principal feeding source for most organisms in mesophotic environments, such as benthic organisms (octocorals, sponges, and echinoderms, among others) and demersal zooplanktivores like fishes (Lesser, *et al.*, 2009; Kahng, *et al.*, 2010; Bejarano, *et al.*, 2014; Bessell-Browne, *et al.*, 2014; Nir, *et al.*, 2014). Considering the importance of corals' structuring feature, zooplankton plays a key role in maintaining the reef three-dimensionality and, therefore, the species associated with these ecosystems.

Conclusions

Crustaceans (especially nauplii and copepods), tintinnids, and foraminiferans were the most abundant organisms while tintinnids and radiolarians had the greatest species richness. Herbivores dominated both in composition and abundance with 50 and 78%, respectively. The conceptual model we built suggests that the energy flows from the phytoplankton and bacteria to the zooplankton starting in herbivores (tintinnids, nauplii, some foraminiferans, some copepods), continuing to omnivores (radiolarian, some foraminiferans, some copepods), then to predators (polychaetes, cnidarian, some crustaceans, and hydrozoans), finally reaching the corals and other zooplanktivores.

This article offers the first insights regarding the zooplankton associated with MCEs in the Colombian Caribbean, as well as a world list of zooplankton species associated with MCEs, and the first reports of planktonic radiolarians and tintinnids from oceanic zones and MCEs in the Colombian Caribbean.

Acknowledgments

We want to thank the “Corales de Profundidad” National Natural Park for their logistic and funding collaboration, and the staff for their technical support in the making of the collection device prototype and in the sampling; the University of Cartagena for their funding through the *Plan de Fortalecimiento* (Minutes 024-2019), and its Master Program in Marine Sciences. To Engineer Fabian Del Valle for the illustrations and graphic design of the prototype. This research is part of a major project titled “Preliminary study of planktonic and benthic communities of the mesophotic reef in Bajo Frijol of Corales de Profundidad National Natural Park” endorsed by the National Natural Parks of Colombia (memorandum 20152200002063 11-25-15) and directed and implemented by the PNN CPR.

Authors' contributions

LC participated in the conception, design, sampling, sample analysis, data analysis and manuscript writing. AH participated in the conception, design, sampling, and review of the manuscript. GN participated in the conception, design, and review of the manuscript.

Conflict of interests

Authors declare they do not have any conflict of interests.

References

- Alonso, D., Vides, M., Cedeño, C., Marrugo, M., Henao-Castro, A., Sánchez, J., Gómez, M.** (2015). Parque Nacional Natural Corales de Profundidad: descripción de comunidades corallinas y fauna asociada. Santa Marta: Serie de publicaciones generales de Invemar, No 88.
- Anderson, D.** (1994). Barnacles. Structure, function, development and evolution. London: Chapman & Hall. p. 357.
- Andradi-Brown, D., Head, C., Exton, D., Hunt, C., Hendrix, A., Gress, E., Rodgers, A.D.** (2016). Identifying zooplankton community changes between shallow and upper mesophotic reefs on the Mesoamerican Barrier Reef. Caribbean. *PeerJ*. **5**: e2853. Doi: 10.7717/peerj.2853
- Armstrong, H. & Brasier, M.** (2005). *Microfossils* 2d edition. Oxford: Blackwell publishing. p. 304.
- Baéz-Polo, A.** (2013). Manual de métodos de ecosistemas marinos y costeros con miras a establecer impactos ambientales. Convenio para establecer el fortalecimiento de los métodos de investigación marina para actividades costa afuera por parte del sector de Hidrocarburos. Santa Marta: INVEMAR- ANH.
- Bejarano, I., Appeldoorn, R., Nemeth, M.** (2014). Fishes associated with mesophotic coral ecosystems in La Parguera, Puerto Rico. *Coral reefs*. **33**: 313-328. Doi: 10.1007/s00338-014-1125-6
- Bessell-Browne, P., Stat, M., Thomson, D., Clode, P.** (2014). *Coscinaraea marshae* corals that have survived prolonged bleaching exhibit signs of increased heterotrophic feeding. *Coral Reefs*. **33** (3): 795-804.
- Blachwiak-Samolyk, K., Kwasniewski, S., Dmoch, K., Hop, H., Falk-Petersen, S.** (2007). Trophic structure of zooplankton in the Fram Strait in spring and autumn 2003. *Deep- Sea Research*. **54** (2): 2716- 2728.
- Boltovskoy, D.** (1981). Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. INIDEP: Mar del Plata.
- Capriulo, G. & Carpenter, E.** (1983). Abundance, species composition, and feeding impact of tintinnid microzooplankton in central Long Island sound. *Mar. Ecol. Prog.* **8** (10): 277-288.
- Carrillo-Baltodano, A. & Morales-Ramírez, A.** (2016). Changes in abundance and composition of a Caribbean coral reef zooplankton community after 25 years. *Revista de Biología Tropical*. **64** (3): 1029-1040.
- Chasqui, L. & Gonzalez, J.** (2019). Fishes found in mesophotic environments of Bajo Frijol, the shallowest part of Corales de Profundidad National Park, using CCR technical diving. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **48** (1): 89-101. Doi: 10.25268/bimc.invemar.2019.48
- Contreras-Vega, L.** (2017). Composición de la comunidad zooplanctónica asociada a arrecifes coralinos mesofóticos en Bajo Frijol, Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, Mar Caribe colombiano. Undergraduate Thesis, University of Cartagena. Date of access: Between January 2017 and February 2021. Available from: https://www.researchgate.net/publication/348976649_COMPOSICION_DE_LA_COMUNIDAD_ZOOPLANCTONICA_ASOCIADA_A_ARRECIFES_CORALINOS_MESOFOTICOS_EN_BAJO_FRIJOL_PARQUE_NACIONAL_NATURAL_CORALES_DE_PROFUNDIDAD_MAR_CARIBE_COLOMBIANO/
- Contreras-Vega, L., Henao-Castro, A., Navas, G., Criales, M., Marrugo, M.** (2020). Dispositivo de recolección para zooplancton asociado a arrecifes de corales mesofóticos. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **49** (SuplEsp): 243-250.
- Costa, S.** (2006). Atlas de zooplâncton da região central da zona econômica exclusiva brasileira. (Vol. 21). Rio de Janeiro: Museu Nacional.
- Enrichetti, F., Bo, M., Morri, C., Montefalcone, M., Toma, M., Bavestrello, G., Biachi, C.** (2019). Assessing the environmental status of temperate mesophotic reefs: A new integrated methodological approach. *Ecological Indicators*. **102**: 218-229.

- Fernandes, L.** (2004). Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na região Sueste-Sul do Brasil. I. Famílias Codonellidae, Codonellopsidae, Coxiellidae, Cyttarocylidae, Epiplocylidae, Petalotrichidae, Ptychocylidae, Tintinnidae e Undellidae. *Revista Brasileira de Zoologia*. **21** (3): 557-576.
- Fernandes, L.** (2004). Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na região Sueste-Sul do Brasil. II. Famílias Dictyocystidae, Rhabdonellidae, Tintinnidae e Xystonellidae. *Revista Brasileira de Zoologia*. **21** (3): 605-628.
- Figueroa, S., Marchant, M., Giglio, S., Ramírez, M.** (2005). Foraminíferos bentónicos rotalinidos del centro sur de Chile (36°S- 44°S). *Gayana*. **69** (2): 329-363.
- Gutiérrez, J.** (2010). Estructura vertical del zooplancton oceánico del mar Caribe Colombiano. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Date of access: between January 2017 and February 2021. Available from: <http://www.bdigital.unal.edu.co/7184/1/190253.2011.pdf>
- Hallock, P., Lidz, B., Cockey-Burkhard, E., Donnelly, K.** (2003). Foraminifera as bioindicators in coral reef assessment and monitoring: The foram index. *Environmental Monitoring and Assessment*. **81**: 221-238
- Johnson, W. & Allen, D.** (2005). Zooplankton of the Atlantic and Gulf coasts: A guide to their identification and ecology. Baltimore: The John Hopkins University Press. p. 452.
- Kahng, S., Copus, J., Wagner, D.** (2014). Recent advances in the ecology of mesophotic coral ecosystems (MCEs). *Current Opinion in Environmental Sustainability*. **7**: 72-81.
- Kahng, S., García-Sais, J., Spalding, H., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., Toonen, R.** (2010). Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral reef*. **29**: 255-275. Doi: 10.1007/s00338-010-0593-6
- Lang, W. & Ackenhusen-Johns, A.** (1981). Seasonal species composition of barnacle larvae (Cirripedia: Thoracica) in Rhode Island waters, 1977-1978. *Journal of Plankton Research*. **3**: 567- 575.
- Laverick, J., Andradi-Brown, D., Roger, A.** (2017). Using light-dependent Scleractinia to define the upper boundary of mesophotic coral ecosystems on the reefs of Utila, Honduras. *PLoS ONE*. **12** (8): e0183075.
- Lesser, M., Slattery, M., Leichter, J.** (2009). Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Marine Biology and Ecology*. **375**: 1-8.
- López, G.** (2008, 01 01). Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical. Tesis doctoral, Instituto Politécnico Nacional. Date of access: Between January 2017 and December 2020. Available from: <http://www.biblioteca.cicimar.ipn.mx/oasis/Medios/tesis/lopezib2.pdf>
- MacKenzie, K., Roberston, D., Adams, J., Altieri, A., Turner, B.** (2019). Structure and nutrient transfer in a tropical pelagic upwelling food web: From isoscapes to the whole ecosystem. *Progress in Oceanography*. **178**: 102145.
- Morales, D., Rocha, V., Oliva, B.** (2017). Geomorfología de los fondos submarinos del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, mar Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **46**: 73-90.
- Natsir, S. & Subkhan, M.** (2011). The distribution of benthic foraminifera in coral reef community and seagrass bed of Belitung Island based on Foram Index. *Journal of Coastal Development*. **15** (1): 51-58.
- Navas, G., Segura-Quintero, C., Garrido-Linares, M., Benavides-Serrato, M., & Alonso, D.** (2010). Biodiversidad del margen continental del Caribe colombiano. Santa Marta: Serie de publicaciones especiales- Invemar. p. 458.
- Nir, O., Gruber, D., Shemesh, E., Glasser, F., Tchernov, D.** (2014). Seasonal Mesophotic Coral Bleaching of Stylophora pistillata in the Northern Red Sea. *PLoS ONE*. **9** (1): e84968.
- Pierce, R. & Turner, J.** (1993). Global biogeography of marine tintinnids. *Marine Ecology Progress Series*. **94**: 11-26.
- Riviera, D.** (2006). Dinoflagelados e tintinídeos da região central da zona econômica exclusiva brasileira: Guia de identificação. (Vol. 22). Rio de Janeiro: Museu Nacional.
- Schiebel, R., Bijma, J., Hemleben, C.** (1997). Population dynamics of the planktic foraminifer *Globigerina bulloides* from the Eastern North Atlantic. *Deep Sea Research*. **44** (9-10): 1701-1713.
- Scott, A. & Pawlik, J.A.** (2019). Review of the sponge increase hypothesis for Caribbean mesophotic reefs. *Marine Biodiversity*. **49**: 1073-1083.
- Semmler, R., Hoot, W., Reaka, M.** (2017). Are mesophotic coral ecosystems distinct communities and can they serve as refugia for shallow reefs? *Coral Reefs*. **36**: 433-444.

- Shlesinger, T., Grinblat, M., Rapuano, H., Amit, T., Loya, Y.** (2018). Can mesophotic reefs replenish shallow reefs? Reduced coral reproductive performance casts a doubt. *Ecology*. **99**: 421-437.
- Thompson, G.** (2001). Distribución y abundancia del microzooplancton en el Atlántico suroccidental, con especial énfasis en la biogeografía de Tintinnia (Protozoa: Ciliata) Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. Date of access: between January 2017 and February 2021. Available from: https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/tesis/tesis_n3383_Thompson.pdf
- Thompson, G., Alder, V., Boltovskoy, D., Brandini, F.** (1999). Abundance and biogeography of tintinnids (Ciliophora) and associated microplankton in the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Plankton Research*. **21** (7): 1265-1298.
- Thompson, G., Dinofrio, E., Alder, V.** (2013). Structure, abundance and biomass size spectra of copepods and other zooplankton communities in upper waters of the Southwestern Atlantic Ocean during summer. *Journal of Plankton Research*. **35** (3): 610-629.
- Vanegas, M. & Arregocés, L.** (2015). Aportes al conocimiento de la riqueza de los tintínidos (Protozoa, Ciliophora) de aguas superficiales del Caribe colombiano. *Bol. Cient. CIOH*. **33**: 107-121.
- Webber, M. & Roff, J.** (1995). Annual structure of the copepod community and its associated pelagic environment off Discovery bay, Jamaica. *Mar Biol*. **123**: 467-479.
- Wilson, B. & Hayek, L.** (2019). Planktonic foraminifera as indicators of oceanographic complexity on the southern Caribbean Sea continental shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **228**: 106359.
- WORMS Editorial Board.** (2017, 01 01). World Register of Marine Species. Date of access: Between January 2017 and December 2020. Accessed from: www.marinespecies.org

Artículo original

Riqueza, composición florística y estructura de la vegetación silvestre en la zona rural de las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha, Bogotá, Colombia

Richness, floristic composition, and structure of wild vegetation in rural areas of the Yomasa and Fucha stream watersheds (Bogotá, Colombia)

Diego Mauricio Cabrera-Amaya

Subdirección Científica, Jardín Botánico de Bogotá, Colombia

Resumen

La cabecera de las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha abarca amplias zonas de vegetación silvestre, cuya degradación afecta los servicios ecosistémicos que brinda, entre ellos, la fertilidad del suelo, el agua y el aire puro. Para contribuir a su conservación se planteó un análisis de la riqueza, composición y estructura de dichas cuencas. Se delimitaron 22 parcelas de vegetación, se midieron el diámetro del tronco y la altura de individuos de las especies leñosas, y se estimó el porcentaje de cobertura de todas las especies con el método punto-intercepto. Se estimó la riqueza y el esfuerzo de muestreo, y se hicieron análisis de conglomerados y de ordenación con información florística y estructural para evidenciar los estados de desarrollo de la vegetación por comunidad y los parámetros más relacionados con ellos. Se registraron 247 especies, seis comunidades florísticas y siete estados de desarrollo estructural. A pesar de la transformación agropecuaria, los parches de vegetación todavía muestran un patrón de riqueza representativo de la región, con más especies en el bosque altoandino y matorrales y pajonales de páramo. Hubo similitud en la composición y estructura de la vegetación comparada con las montañas circundantes de la sabana de Bogotá. Algunas comunidades florísticas presentaron varios estados de desarrollo estructural (posiblemente debido a perturbaciones), siendo más evidentes en la vegetación boscosa, cuyo nivel de complejidad es mayor. La propuesta metodológica presentada sirve para evidenciar patrones generales de riqueza y composición de la vegetación, así como para profundizar en detalles de la variación estructural claves para su conservación.

Palabras clave: Análisis de conglomerados; Bosque andino; Complejidad estructural; Método de unión de vecinos (*neighbor joining*); Ordenación; páramo.

Abstract

The basin headwaters of Yomasa and Fucha streams encompass large areas of wild vegetation. Its degradation affects the ecosystem services it provides, among them, soil fertility, water, and clean air. As a contribution to its conservation, I conducted richness, composition, and structure analyses in these watersheds establishing 22 vegetation plots to measure trunk diameter and height for woody species and estimate the percentage of coverage of all species using the point-intercept method. I determined the richness and the effort of sampling and carried out cluster and ordination analyses based on the floristic and structural information to evidence vegetation development stages in each community, as well as the parameters most related to them. I registered 247 species in six floristic communities and seven stages of structural development. The vegetation patches still show a representative richness pattern for the region despite the agricultural transformation, with more species in the high Andean Forest, the scrubs, and the *paramo* grasslands. There was similarities in the vegetation composition and structure compared to the surrounding mountains of the Bogotá Savannah. Some floristic communities showed various stages of structural development

Citación: Cabrera-Amaya DM. Riqueza, composición florística y estructura de la vegetación silvestre en la zona rural de las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha, Bogotá, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):761-776, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1255>

Editor: Juan Manuel Díaz Merlano

Correspondencia:

Diego Mauricio Cabrera-Amaya;
dmcabreraa@unal.edu.co

Recibido: 29 de junio de 2020

Aceptado: 17 de junio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

(possibly due to disturbances), which were more evident in the woody vegetation and evidenced the highest level of complexity. This methodological proposal can be used to determine the general patterns of vegetation richness and composition and reveal details of their structural variation key for their conservation.

Keywords: Andean Forest; Cluster analysis; Neighbor joining; Ordination; *paramo*; Structural complexity.

Introducción

La cabecera de las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha abarca amplias zonas de pajonales y matorrales y bosques en el páramo de Cruz Verde, sobre la antigua vía Bogotá–Ubaque, la antigua vía al Llano y el Agroparque Los Soches; en su parte baja estas cuencas presentan una dinámica de urbanización legal e ilegal muy acelerada y desordenada, además de procesos sociales complejos asociados a dichas condiciones (Torres, 2016). Sin embargo, la proporción de las áreas rurales y silvestres sigue siendo mayor que la urbana, por lo que la zona tiene un gran potencial agrícola y turístico para sus comunidades y para Bogotá. Este es el caso del Agroparque Los Soches, el cual desarrolla diferentes actividades de educación ambiental orientadas al agroturismo y la conservación de la diversidad biológica y cultural (García, 2020; Melgarejo, 2009). No obstante, la presión urbana es constante y los proyectos urbanísticos del sector público ya cuentan con áreas destinadas a su desarrollo denominadas “suelo de expansión” (Melgarejo, 2009). Ambas quebradas son fuente importante de agua para los habitantes de la zona, pero una vez entran en contacto con los asentamientos humanos en áreas rurales, periurbanas y urbanas, se convierten en recolectores de aguas residuales (Chavarro & Bernal, 2016; Moreno-Murillo, 2001). Esta degradación, y la introducción de especies exóticas, son una barrera para la conservación de la biodiversidad y para el disfrute de los beneficios o servicios que brinda (fertilidad del suelo, agua y aire puros) por parte de la ciudadanía.

La flora y la vegetación actuales en la sabana de Bogotá y las montañas del Distrito Capital son producto del proceso de transformación debido a las actividades antrópicas (Cleef & Hooghiemstra, 1984; Cortés-S., *et al.*, 1999; Cortés-Sánchez, 2011). La fragmentación y la degradación provocadas por estas actividades influyen en el cambio de las dinámicas naturales de los ecosistemas, reduciendo potencialmente los servicios ambientales que brindan (Aronson, *et al.*, 2007) y generando un panorama desalentador en cuanto a la conservación de los recursos naturales (Moreno-Mateos, *et al.*, 2017). Sin embargo, incluso en los ecosistemas resultantes de toda esta alteración (agroecosistemas, plantaciones y ciudades) es posible mejorar o recuperar los servicios perdidos (Augstburger, *et al.*, 2018; Bolund & Hunhammar, 1999; Chazdon, 2008).

En este contexto, el concepto de sucesión ecológica resulta fundamental para la planificación de acciones de conservación, restauración y manejo de todos estos ecosistemas. El concepto inicial de sucesión se planteó como una secuencia lineal de reemplazo de especies que finaliza en un único clímax o estado ideal, pero actualmente se sabe que pueden existir múltiples clímax o estados estables finales que responden a diferentes condiciones ambientales dentro de una misma área (Gotelli, 2008). En conexión con este han aparecido otras propuestas, como la de estados alternativos estables (Beisner, *et al.*, 2003) o la de vegetación natural potencial múltiple (Somodi, *et al.*, 2017), las cuales son más apropiadas para afrontar los procesos dinámicos de los ecosistemas (Suding & Hobbs, 2009) y abordar paisajes altamente transformados donde hay un amplio rango de comunidades en vez de una única comunidad previa al disturbio (Török, *et al.*, 2018) cuya composición histórica provee una base sólida para planificar acciones de restauración.

Los principales referentes sobre la composición y estructura de la vegetación del sector son los estudios hechos en el páramo de Cruz Verde (Lozano-Contreras & Schnetter, 1976), el páramo de Monserrate (Vargas & Zuluaga, 1985) y el páramo de Chisacá (Pedraza-Peñalosa, *et al.*, 2004), los relacionados con los patrones de vegetación remanente de la Serranía de Chía (Cortés-S., *et al.*, 1999) y la cuenca alta del río Bogotá

(Cortés-S., 2008), así como del municipio de Soacha (Ariza, *et al.*, 2010), con la vegetación de los cerros Orientales de Bogotá en zonas naturales (Cantillo-Higuera & Gracia, 2013) y en zonas bajo procesos de restauración ecológica (Rojas-B., 2017), y con la delimitación del complejo de páramos Sumapaz-Cruz Verde (UDFJC & IAvH, 2015).

En este contexto, es importante generar una línea de base sobre la flora y la vegetación presentes en el sector para planificar la conservación de los ecosistemas en buen estado o la restauración ecológica de los que estén degradados. Por ello el objetivo del presente estudio fue analizar la riqueza, composición y estructura de la vegetación en las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha con base en las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿cuáles son las comunidades presentes y cuál su estado de desarrollo estructural? 2) ¿Cuál es el patrón de riqueza florística en dichas comunidades? 3) ¿Cómo es la composición y la estructura de las comunidades encontradas? Las respectivas hipótesis fueron: 1) hay comunidades florísticas con varios estados de desarrollo o complejidad estructural; 2) la riqueza es mayor en los bosques y arbustales donde hay menor presión antrópica, y 3) la composición es similar a la registrada en las montañas circundantes de la sabana de Bogotá, pero las comunidades identificadas pueden encontrarse en estados de baja complejidad estructural, pues en esta cuenca predomina la actividad agrícola en antiguas zonas de bosques y páramos.

Materiales y métodos

Área de estudio

Las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha se ubican en la localidad de Usme, principalmente en zona rural, y cubren veredas como Los Soches y El Uval en las coordenadas $4^{\circ}27'53.0''N$ $74^{\circ}06'23.2''W$ - $4^{\circ}30'53.6''N$ $74^{\circ}02'59.9''W$ (Figura 1). La temperatura fluctúa entre los $9^{\circ}C$ y los $17^{\circ}C$ y la variación altitudinal entre los 2.800 y los 3.300 m s.n.m. (Chavez & Quiroga, 2017). El clima es húmedo, con un promedio anual

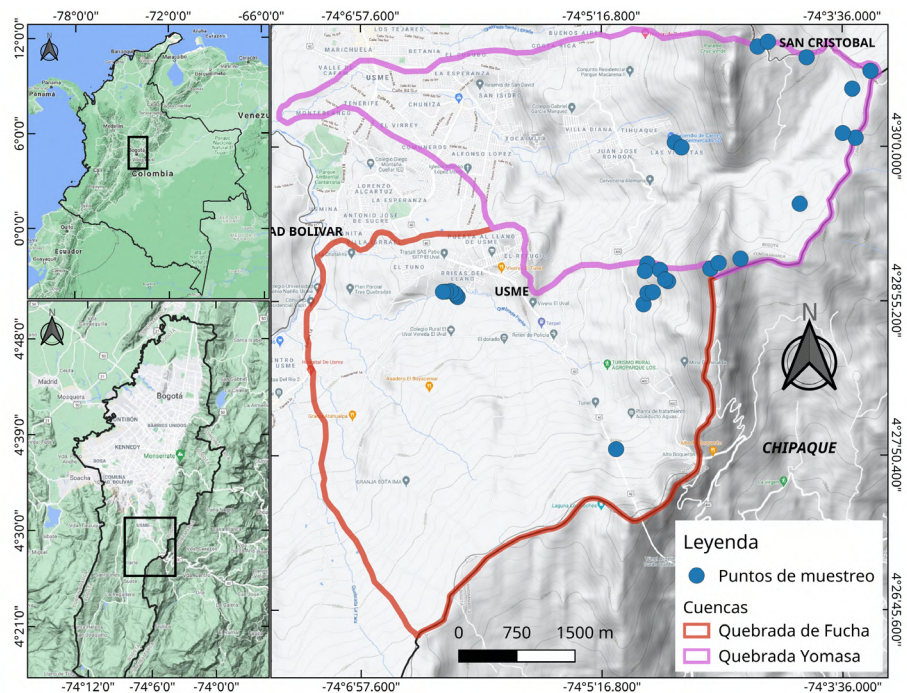


Figura 1. Localización y límites de las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha y ubicación de los puntos de muestreo (Google Maps, 2021). Mapa de terreno de la ciudad de Bogotá, Colombia. <https://www.google.com/maps/place/Bogot%C3%A1/@4.6482837,-74.2478968,11z/data=!3m1!4b1!4m5!3m4!1s0x8e3f9bfd2da6cb29:0x239d635520a33914!8m2!3d4.7109886!4d-74.072092>

de humedad relativa que supera el 70 %, y la precipitación media anual es de 82,58 mm, con un régimen bimodal-tetraestacional cuyos máximos se registran en febrero (105,4 mm) y octubre (105,1 mm) (Cantillo-Higuera & Gracia, 2013). El uso del suelo en la vereda Los Soches es agrícola, ganadero, forestal y de explotación mineral (canteras) (Chavez & Quiroga, 2017; Franco, 2016; Mejía, 2013), aunque aún alberga vegetación nativa de bosque alto andino, subpáramo y páramo asociada al páramo de Cruz Verde, el cual hace parte del complejo de páramos Cruz Verde-Sumapaz (Colorado, 2018). La mayoría del área en la vereda El Uval se dedica a actividades agropecuarias y, en menor medida, a otras producto de la expansión urbana (Beltrán, *et al.*, 2016).

Fase de campo

Los datos en campo se recolectaron a partir del 2015 en el marco del proyecto “Nodos de biodiversidad”, y hasta el 2019 en el de “Caracterización ecológica de la Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá”, ambos desarrollados por el Jardín Botánico de Bogotá. Siguiendo las recomendaciones del proyecto de delimitación de páramos para áreas de muestreo en la alta montaña colombiana (UDFJC & IAvH, 2015), se utilizaron 17 parcelas de 25x2 m (50 m²) para la vegetación herbácea o arbustiva (menos de 5 m de altura) y dos parcelas de 50x2 m (100 m²) para la vegetación arbórea (más de 5 m de altura) (Figura 1).

Se midió el diámetro del tronco y la altura total de los individuos leñosos. Según la metodología para delimitación de páramos (UDFJC & IAvH, 2015), se midió la circunferencia basal del tallo a 30 cm del suelo en pastizales y arbustales (altura < 5 m), y a 1,3 m del suelo (diámetro a la altura del pecho, DAP) en vegetación arbórea como plantaciones y bosques (altura > 5 m). Se utilizó el método punto-intercepto para estimar el porcentaje de cobertura de las especies y los estratos de cada parcela (Brower, *et al.*, 1998; Elzinga, *et al.*, 1998). El método se implementó registrando el contacto vertical de las especies en cada estrato o franja de vegetación. Para la vegetación herbácea o arbustiva esto se hizo cada 50 cm a lo largo de una línea de 25 m dentro del área de 25x2 m de la parcela para un total de 50 puntos, lo que da una precisión mínima de 2 % de cobertura. Para la vegetación arbórea el procedimiento se aplicó cada 100 cm a lo largo de una línea de 50 m dentro del área de 50x2 m de la parcela para un total de 50 puntos, lo que también da una precisión mínima de 2 % de cobertura. Los estratos según su altura fueron: a) rasante (r), de 0 a 10 cm de altura; b) herbáceo (h), de 10 a 50 cm; c) arbustivo bajo (b1), de 50 a 1,5 m; d) arbustivo alto (b2), de 1,5 a 3 m; e) subarbóreo inferior (a1), de 3 a 5 m; subarbóreo superior (a2), de 5 a 12 m; f) arbóreo inferior (s1), entre 12 y 25 m, y arbóreo superior (s2), más de 25 m de altura. Se registraron todas las especies de plantas vasculares en los levantamientos, incluso aquellas no capturadas por el método de medición de la cobertura. Se recolectaron muestras botánicas de todas las especies en estado fértil dentro y fuera de las parcelas (colecciones generales) y se depositaron en el Herbario del Jardín Botánico de Bogotá (JBB).

Análisis de la información

Se hizo un análisis de conglomerados para evaluar la composición o similitud florística entre las parcelas; en el dendrograma resultante se identificaron grupos florísticos que en adelante se denominan “comunidades”. Se utilizó la suma del porcentaje de cobertura por especie como variable de comparación, el índice de Horn como medida de similitud (Brower, *et al.*, 1998), y el método de agrupamiento de unión de vecinos (*neighbor joining*) (Podani, *et al.*, 2000; Saitou & Nei, 1987); para enraizar el dendrograma se utilizó como grupo externo (*outgroup*) una parcela hipotética con valor de cero para todas las especies. Este análisis se hizo con ayuda del programa estadístico PAST 3.04 (Hammer, *et al.*, 2001). Se hizo otro análisis de conglomerados para evaluar la similitud estructural entre las parcelas y en el dendrograma resultante se identificaron grupos estructurales denominados en adelante “estados de desarrollo o complejidad estructural”. También se utilizó el método de *neighbor joining*, pero usando como variables de comparación la suma del porcentaje

de cobertura por estrato y por forma de crecimiento y el porcentaje de suelo desnudo y de hojarasca; la distancia Manhattan se empleó como medida de similitud. Para enraizar el dendrograma se utilizó como grupo externo una parcela hipotética con valor de cero para todas las variables, excepto para el suelo desnudo, en donde el valor fue de 100 %. Las dos matrices de composición y estructura por parcela se unieron y se analizaron mediante un análisis dimensional no métrico (*non-metric multidimensional scaling*, NMDS), con el fin de evidenciar los estados de desarrollo estructural de las comunidades y los parámetros que más se relacionaban con cada uno (**Anexo S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1255/3080>). Este análisis también se hizo con el programa PAST 3.04.

La riqueza esperada y el esfuerzo de muestreo se estimaron para las comunidades florísticas encontradas con ayuda del programa iNEXT (**Chao, et al.**, 2016): se emplearon datos de presencia-ausencia usando los interceptos como unidad muestral y el enfoque no asintótico por interpolación y extrapolación para elaborar las curvas de acumulación correspondientes.

El resultado de los análisis de conglomerados y de ordenación se utilizó para elaborar una clasificación combinada de composición y estructura, de manera que para cada comunidad se presenta una descripción de sus estados de desarrollo o complejidad estructural, así como las especies más abundantes, los taxones con mayor riqueza y el porcentaje de cobertura total del suelo por estrato y por forma de crecimiento.

Resultados

Comunidades florísticas y desarrollo estructural

El análisis de similitud florística arrojó seis comunidades ordenadas con respecto al grupo externo según su composición de especies, y el primer grupo (con una sola comunidad: C1) se denominó “sabana de Bogotá” (por encontrarse en la parte baja de la cuenca y concentrar la mayor extensión de cultivos y zonas de pastoreo, es decir, la matriz agropecuaria), en tanto que el segundo grupo se denominó “alta montaña” (por ocupar la parte alta de la cuenca). Con excepción de una plantación forestal (C2) que alberga especies silvestres de alta montaña en el sotobosque, en este grupo se distinguieron una comunidad de bosque (C3) y varias comunidades de páramo (C4-C6) que comparten las especies *Gaultheria anastomosans*, *Bucquetia glutinosa*, *Hesperomeles obtusifolia* y *Calamagrostis effusa* (**Figura 2A**). El análisis de similitud estructural estableció siete estados de desarrollo o complejidad estructural, que en orden de mayor a menor complejidad se denominaron: E1) bosque alto, E2) bosque bajo, E3) arbustal denso, E4) pastizal arbolado, E5) matorral denso, E6) matorral abierto, y E7) pastizal. Los estados E1 y E2 constituyen la vegetación boscosa, y de E3 a E7 conforman la vegetación abierta (**Figura 2B**).

Teniendo en cuenta la afinidad florística de cada parcela (**Figura 2A**), mediante la representación por colores de las diferentes comunidades en el análisis de afinidad estructural (**Figura 2B**) y en el de ordenación (**Figura 2C**) se pudo apreciar que algunas comunidades presentaban más de un estado de desarrollo estructural (representado en la variación del color principal): por ejemplo, las comunidades C1 y C3 mostraban tres estados (tres tonalidades de naranja y verde, respectivamente), y la comunidad C5, dos estados (dos tonalidades de azul). Según el análisis NMDS, el primer eje agrupó el 70 % de la variación y en términos estructurales separó claramente hacia el extremo negativo las parcelas con vegetación boscosa, mientras que las parcelas con vegetación abierta se ubicaron hacia el centro y el extremo positivo del eje (**Figura 2C**). El extremo negativo del primer eje evidenció un mayor peso de las variables de cobertura de árboles, arbustos y bambusoides, de hojarasca, y de cobertura en los estratos subarbóreo (alto y bajo) y arbustivo alto; el extremo positivo tuvo un mayor peso de las variables de cobertura de los estratos rasante y herbáceo y de herbáceas, musgos, hepáticas y epífitas vasculares (**Figura 2C**). Por el otro lado, el segundo eje agrupó el 14 % de la variación, dando resolución a la separación entre los estados E1 (bosque alto) y E2 (bosque bajo), y entre E3 y E4 (arbustal denso y pastizal arbolado) y E5-6 (matorral denso y abierto) y E7 (pastizal). Este eje presentó en su extremo positivo un mayor peso de las variables de cobertura del estrato

subarbóreo bajo, de epífitas, trepadoras y porcentaje de suelo desnudo; en el extremo negativo presentó mayores valores de las variables de cobertura del estrato arbustivo bajo y de arbustos, líquenes, hepáticas y musgos (**Figura 2C**).

Riqueza florística

En el muestreo total, incluidas las colecciones generales, se registraron 247 especies, 151 géneros y 64 familias (**Tabla 1 y Anexo S2**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1255/3081>); los taxones con mayor riqueza fueron: Asteraceae, Poaceae, Polypodiaceae, Melastomataceae, Ericaceae, Orchidaceae, Cyperaceae, Piperaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Solanaceae, *Miconia*, *Ageratina*, *Pentacalia*, *Peperomia*, *Hypericum*, *Gaultheria*, *Chusquea*, *Rubus*, *Elaphoglossum* y *Epidendrum* (**Tabla 2**). Las comunidades con mayor riqueza estimada (q0) fueron la C3 (bosque altoandino), C5 (arbustal de páramo) y C6 (pajonal de páramo), en tanto que la riqueza más baja se observó en C2 (plantación de pino) y C4 (matorral mixto de páramo); según el estimador de la cobertura muestral (C.hat), la representatividad del muestreo superó el 90 % en todas las comunidades identificadas (**Figura 3 y tabla 1**).

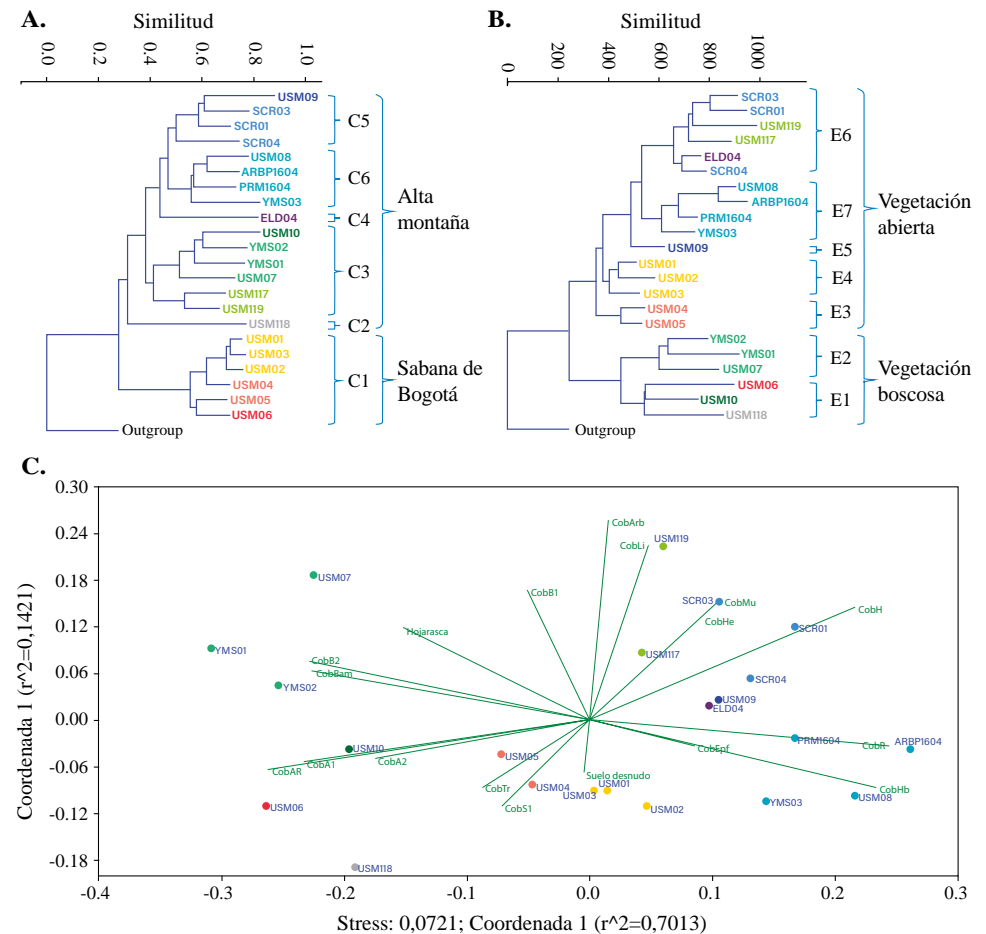


Figura 2. Clasificación de la vegetación en la cuenca de la quebrada Fucha. **A)** Dendrograma de similitud florística. **B)** Dendrograma de similitud estructural. **C)** Ordenación florística y estructural de la vegetación en la cuenca de la quebrada Fucha. En color se diferencian las comunidades florísticas: C1: bosque de la sabana de Bogotá (naranja), C2: plantación forestal (gris), C3: bosque altoandino (verde), C4: matorral mixto de páramo (morado), C5: arbustal de páramo (azul), C6: pajonal de páramo (cian). La variación de tonalidad del mismo color indica diferencias estructurales al interior de la comunidad. E1: bosque alto, E2: bosque bajo, E3: arbustal denso, E4: pastizal arbolado, E5: matorral denso, E6: matorral abierto, E7: pastizal

Tabla 1. Riqueza florística y esfuerzo de muestreo por comunidad vegetal en las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha

Comunidad	Especies	Géneros	Familias	T	U	S.obs	qD	qD.LCL	qD.UCL	C.hat
C1	63	55	29	300	818	45	49,24	42,00	56,55	0,99
C2	12	12	8	50	68	8	12,40	4,97	24,48	0,96
C3	117	85	47	300	1196	98	107,25	97,89	116,61	0,98
C4	30	27	13	50	144	25	36,86	24,35	60,68	0,92
C5	86	64	35	200	702	74	80,57	72,87	88,65	0,98
C6	87	59	28	200	605	52	65,08	51,41	78,75	0,98
Total	247	151	64							

T: número de unidades de muestreo observadas en la muestra de referencia (interceptos); U: frecuencia de aparición en la muestra de referencia; S.obs: número de especies observadas; qD: diversidad estimada de orden q0 (riqueza) para una muestra de 500 interceptos; qD.LCL, qD.UCL: límites de confianza inferior y superior de *bootstrap* para la diversidad de orden q0 en el nivel 0,95; C.hat: estimador de la cobertura muestral sugerido por **Chao & Jost** (2012); C1: bosque de la sabana de Bogotá; C2: plantación forestal; C3: bosque altoandino; C4: matorral mixto de páramo; C5: arbustal de páramo; C6: pajonal de páramo

Tabla 2. Familias y géneros con mayor riqueza de especies por comunidad florística en las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha

	Taxón	C1	C2	C3	C4	C5	C6	Total
Familia	Asteraceae	9	0	13	8	14	14	36
	Poaceae	6	0	5	6	7	13	26
	Polypodiaceae	4	1	7	0	4	5	12
	Ericaceae	1	4	8	2	5	4	11
	Melastomataceae	2	1	7	1	5	6	11
	Orchidaceae	0	1	5	0	1	2	9
	Rosaceae	2	0	5	2	4	3	7
	Cyperaceae	0	0	3	0	3	5	7
	Rubiaceae	3	0	3	0	3	3	7
	Solanaceae	4	0	3	0	0	0	7
	Piperaceae	1	0	2	0	2	4	7
	Bromeliaceae	0	0	4	0	1	2	5
	Dryopteridaceae	1	1	2	0	3	1	5
	Hypericaceae	0	1	2	2	1	4	4
	Myrtaceae	1	1	2	0	2	1	4
	Araliaceae	0	0	1	0	3	0	4
	Fabaceae	2	0	0	1	1	0	4
	Blechnaceae	0	0	2	1	2	1	3
	Caprifoliaceae	1	0	2	1	1	1	3
	Plantaginaceae	0	0	2	0	1	0	3
	Oxalidaceae	3	0	1	0	1	0	3
	Passifloraceae	2	0	1	0	0	0	3
	Caryophyllaceae	1	0	0	0	2	2	3
	Lamiaceae	2	0	0	0	0	1	3
Juncaceae	0	0	0	1	2	0	3	
Aspleniaceae	3	0	0	0	0	0	3	

<i>Ageratina</i>	1	1	4	1	3	2	6
<i>Miconia</i>	1	2	3	0	3	4	6
<i>Peperomia</i>	0	1	2	0	2	4	6
<i>Pentacalia</i>	0	1	2	0	5	3	6
<i>Gaultheria</i>	0	2	3	1	2	2	4
<i>Rubus</i>	1	1	3	0	3	1	4
<i>Cestrum</i>	1	1	3	0	0	0	4
<i>Hypericum</i>	0	2	2	2	1	4	4
<i>Chusquea</i>	1	1	2	0	1	2	4
<i>Elaphoglossum</i>	0	2	2	0	3	1	4
<i>Epidendrum</i>	0	1	2	0	1	1	4
Género <i>Serpocaulon</i>	1	1	2	0	1	1	4
<i>Baccharis</i>	2	1	1	1	1	0	4
<i>Tillandsia</i>	0	1	3	0	0	0	3
<i>Diplostegium</i>	0	1	2	2	2	2	3
<i>Blechnum</i>	0	1	2	1	2	1	3
<i>Carex</i>	0	1	2	0	2	1	3
<i>Valeriana</i>	1	1	2	1	1	1	3
<i>Rhynchospora</i>	0	1	1	0	1	3	3
<i>Oxalis</i>	3	1	1	0	1	0	3
<i>Passiflora</i>	2	1	1	0	0	0	3
<i>Festuca</i>	0	1	0	0	1	3	3
<i>Poa</i>	0	1	0	1	1	2	3
<i>Asplenium</i>	3	1	0	0	0	0	3
Total general	64	13	117	30	86	87	247

C1: bosque de la sabana de Bogotá, C2: plantación forestal, C3: bosque altoandino, C4: matorral mixto de páramo, C5: arbustal de páramo, C6: pajonal de páramo

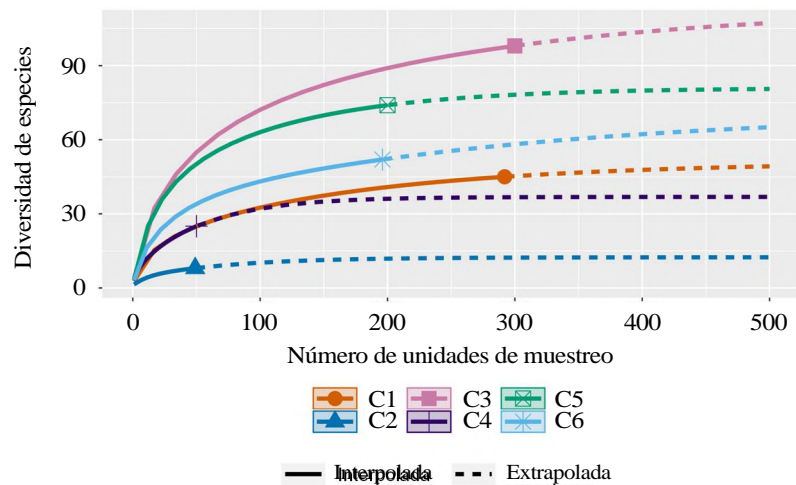


Figura 3. Curvas de acumulación de especies de las comunidades florísticas en las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha. Diversidad estimada de orden q0 (riqueza). C1: bosque de la sabana de Bogotá; C2: plantación forestal; C3: bosque altoandino; C4: matorral mixto de páramo; C5: arbustal de páramo; C6: pajonal de páramo

Composición y estructura de las comunidades

A partir de los análisis de similitud y de ordenación, se obtuvo la clasificación combinada que muestra la variación en la composición y la estructura de cada comunidad en cada uno de sus estados de desarrollo (**Figura 4 y figura 5**): Sabana de Bogotá

C1) Fisionomía dominante: bosque. Especies más abundantes: *Varronia cylindrostachya*, *Vallea stipularis*, *Chusquea scandens* y *Cenchrus clandestinus*. Taxones con mayor riqueza: Asteraceae, Poaceae, Polypodiaceae, Solanaceae, *Asplenium* y *Oxalis*. Presenta tres estados de desarrollo estructural, los valores más altos de cobertura se concentran en: E1) subarbóreo bajo y arbustivo alto; E3) arbustivo alto y bajo, y herbáceo; E4) rasante y herbáceo. Formas de crecimiento más abundantes: hierba postrada (E4), árbol (E4 y E3), trepadora leñosa (E1), arbusto (E1) y bambusoide (E1).

Alta montaña

C2) Fisionomía dominante: bosque. Especies más abundantes: *Pinus patula*, *Miconia ligustrina* y *Macleania rupestris*. Taxones con mayor riqueza: Ericaceae, *Miconia*, *Elaphoglossum*, *Gaultheria* e *Hypericum*. Estado de desarrollo E1 (bosque alto). Mayor porcentaje de cobertura: estratos subarbóreo bajo y alto, y en el arbustivo alto. Formas de crecimiento más abundantes: {árbol, arbusto y musgo}.

C3) Fisionomía dominante: bosque. Especies más abundantes: *Weinmannia tomentosa*, *Vallea stipularis*, *Chusquea spencei* y *Chusquea scandens*. Taxones con mayor riqueza: Asteraceae, Ericaceae, Polypodiaceae, Melastomataceae, *Ageratina*, *Miconia*, *Cestrum*, *Gaultheria*, *Rubus* y *Tillandsia*. Presenta tres estados de desarrollo estructural, los valores más altos de cobertura se encuentran en: E1) subarbóreo alto y bajo; E2) subarbóreo bajo y arbustivo; E3) herbáceo y rasante. Formas de crecimiento más abundantes: arbusto (E6), árbol (E1), bambusoide (E2), musgo (E2) y liquen (E6).

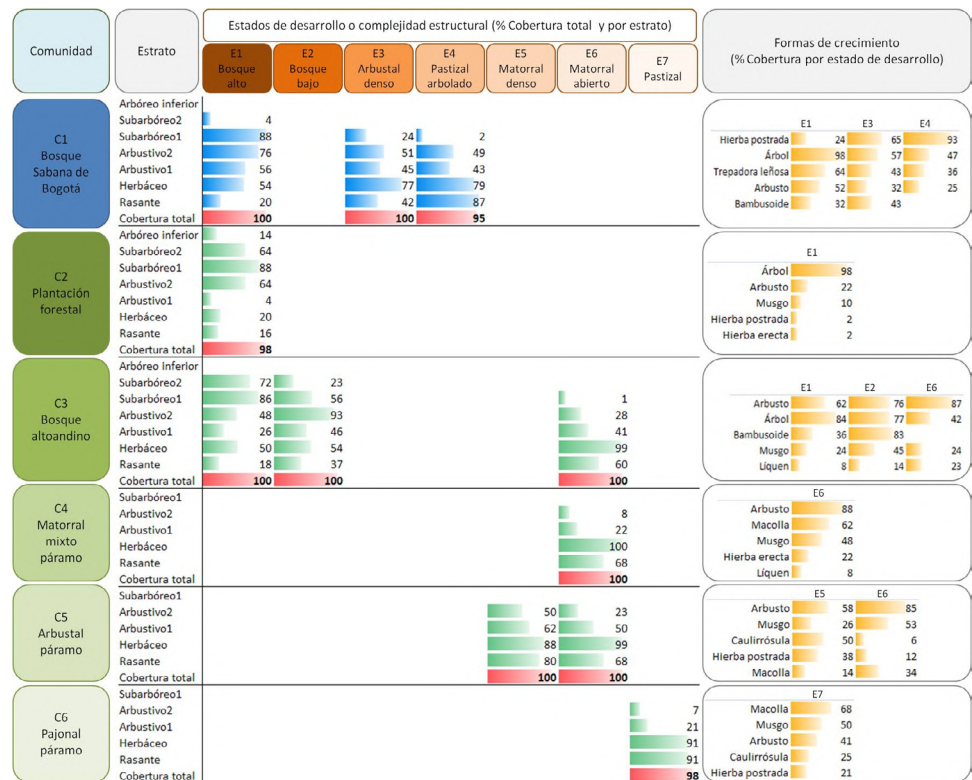


Figura 4. Clasificación estructural de la vegetación para cada comunidad florística en las cuencas quebrada Yomasa y quebrada Fucha.

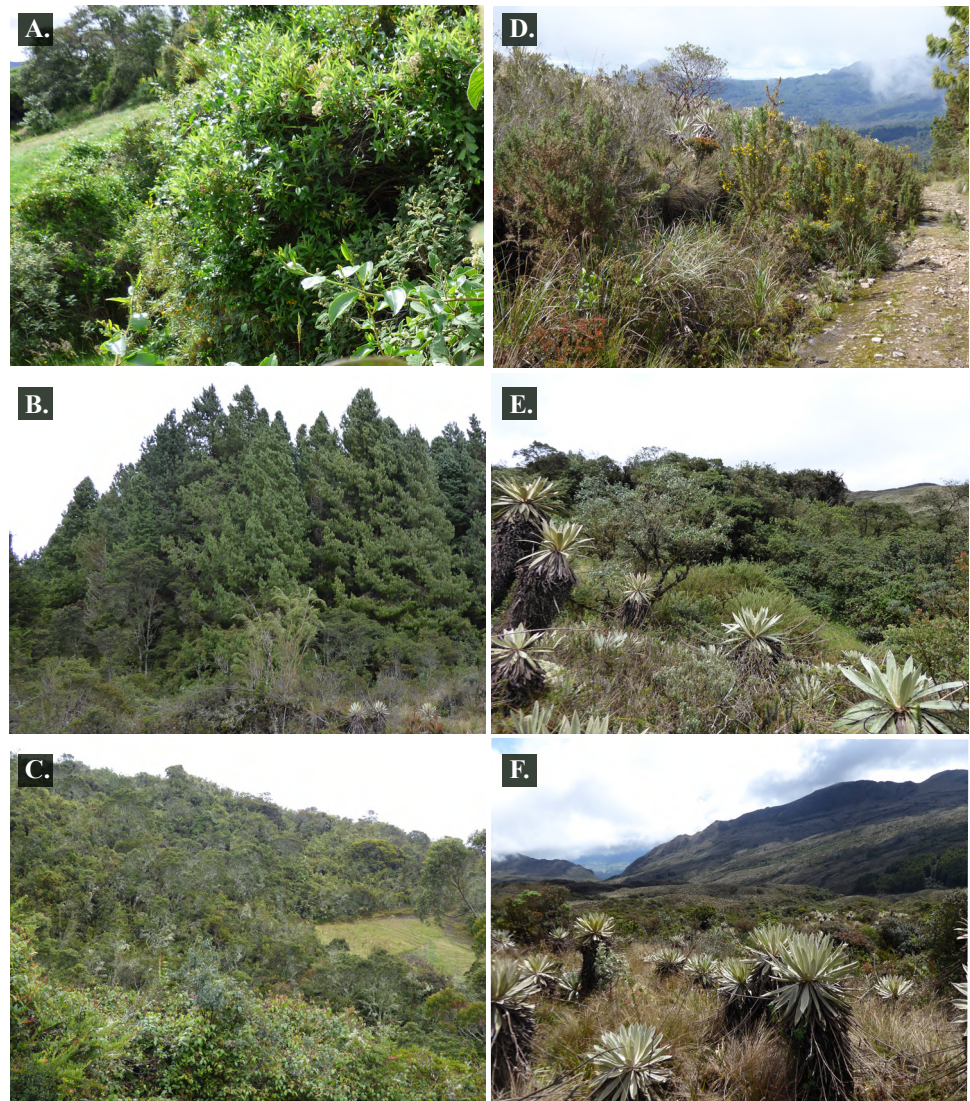


Figura 5. Comunidades florísticas en las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha. **A)** Bosque de la sabana de Bogotá (C1). **B)** Plantación forestal (C2). **C)** Bosque altoandino (C3). **D)** Matorral mixto de páramo (C4). **E)** Arbustal de páramo (C5). **F)** Pajonal de páramo (C6).

C4) Fisionomía dominante: matorral. Especies más abundantes: *Cortaderia columbiana*, *Pernettya prostrata*, *Ulex europaeus* e *Hypericum myricariifolium*. Taxones con mayor riqueza: Asteraceae, Poaceae, Ericaceae, *Diplostephium*, *Hypericum* y *Agrostis*. Estado de desarrollo E6 (matorral abierto). Mayor porcentaje de cobertura: estratos herbáceo y rasante. Formas de crecimiento más abundantes: arbusto, macolla, musgo, hierba erecta y líquen.

C5) Fisionomía dominante: matorral. Especies más abundantes: *Gaultheria anastomosans*, *Tibouchina grossa*, *Hypericum goyanesii* y *Blechnum schomburgkii*. Taxones con mayor riqueza: Asteraceae, Poaceae, Ericaceae, Melastomataceae, *Pentacalia*, *Ageratina*, *Miconia*, *Rubus* y *Elaphoglossum*. Presenta dos estados de desarrollo estructural E5 y E6, en los valores más altos de cobertura ambos estados se encuentran en los estratos herbáceo y rasante, pero en E5 hay más cobertura en arbustivo bajo. Formas de crecimiento más abundantes: arbusto (E5-E6), musgo (E5), Caulirrósula (E5), hierba postrada (E5) y macolla (E6).

C6) Fisionomía dominante: pajonal. Especies más abundantes: *Calamagrostis effusa*, *Festuca pilar-franceii*, *Espeletia grandiflora* y *Gaultheria anastomosans*. Taxones con mayor riqueza: Asteraceae, Poaceae, Melastomataceae, Polypodiaceae, Cyperaceae, *Miconia*, *Peperomia*, *Hypericum*, *Pentacalia*, *Rhynchospora* y *Festuca*. Estado de desarrollo E7 (Pastizal). Mayor porcentaje de cobertura: estratos rasante y herbáceo. Formas de crecimiento más abundantes: macolla, arbusto, musgo, caulirrósula, y hierba postrada.

Discusión

Comunidades florísticas y desarrollo estructural

Los análisis confirmaron la hipótesis sobre la existencia de comunidades florísticas con varios estados de desarrollo estructural. Estas comunidades no son más que grupos *ad hoc*, delimitados artificialmente dentro de un conjunto reducido de datos, pero su existencia como entidades discretas o como estados estables se propone como hipótesis para ser corroborada posteriormente con un mayor volumen de datos; los estados de desarrollo presentados también son hipotéticos, pero están inspirados en propuestas como la de la base de datos *Corine Land Cover*, la cual establece umbrales de atributos estructurales entre un tipo discreto de cobertura vegetal y otra para una unidad mínima susceptible de cartografiarse (IDEAM, 2010). Con los análisis realizados se pretende mostrar la posibilidad de que estas comunidades o ensamblajes florísticos presenten estados de desarrollo estructural dentro de unos límites estables, fuera de los cuales la comunidad (o el estado) se transforma en una totalmente diferente (Beisner, *et al.*, 2003). En este caso, si cada comunidad representa un estado alternativo estable, los límites o umbrales estarían definidos por una composición y una abundancia de especies específicas independientes de los atributos estructurales: por ejemplo, tres comunidades distintas, como C1, C2 y C3, pueden presentar la misma estructura de bosque alto, u otras tres, como C3, C4 y C5, pueden presentar la misma estructura de matorral abierto, en tanto que C3 tiene una identidad florística independiente del tamaño de los árboles y arbustos que la conforman. Esta aproximación puede ser similar al concepto de comunidades seriales (Huschle & Hironaka, 1980), que en sinfitosociología representan la evolución hacia el óptimo estable, clímax o comunidad permanente (Martínez, 1979), un concepto derivado del paradigma de la facilitación y la sucesión lineal de Clements (Gotelli, 2008). Sin embargo, dado que no se trabajó bajo un esquema sinfitosociológico, los estados de desarrollo estructural observados en esta cuenca no se asumieron como comunidades de una sinasociación (Martínez, 1979), sino como parte de la variación de una misma comunidad. La comprobación de que efectivamente estas comunidades sean estados estables requerirá un mayor muestreo en un área más amplia, pero los datos que se presentan aquí pueden ser el insumo para abordar este enfoque que no se ha trabajado detalladamente en Colombia, y que puede representar una mejor aproximación para la planificación de acciones de manejo, conservación y restauración (Beisner, *et al.*, 2003; Suding & Hobbs, 2009).

Riqueza florística

Tal como se planteó inicialmente, la riqueza fue mayor en el bosque altoandino (C3) y los arbustales de páramo (C5) e, incluso, el pajonal de páramo mismo (C6) tuvo más especies que otras comunidades boscosas a menor altitud en esta cuenca; probablemente la riqueza total registrada en el pajonal de páramo sea ligeramente superior a la de los arbustales, pues en estos hubo menos recolecciones generales. Este patrón es el mismo que se observa en otras zonas de alta montaña en la sabana de Bogotá, como la cuenca alta del río Subachoque (Fernández-Alonso & Hernández-Schmidt, 2007), la flora de Soacha (Ariza, *et al.*, 2010) o la de los cerros Orientales (Cantillo-Higuera & Gracia, 2013), o la caracterización del complejo de páramos Sumapaz-Cruz Verde (UDFJC & IAvH, 2015). La riqueza decreciente con el incremento en la elevación y la disminución de la precipitación también coincide con el patrón de montaña del trópico (Gentry, 1988), ya que las comunidades de arbustal y pajonal de páramo ocupan las partes más altas de la cuenca.

Asimismo, el patrón de riqueza de las familias y géneros con más especies coincidió con la registrada en los anteriores estudios (Ariza, *et al.*, 2010; Cantillo-Higuera & Gracia, 2013; Fernández-Alonso & Hernández-Schmidt, 2007; Pedraza-Peñalosa, *et al.*, 2004; UDFJC & IAvH, 2015). Lo interesante es que estas comunidades aún conservan un patrón de riqueza de especies representativo de la región, a pesar de la vocación agropecuaria y forestal de este sector del Distrito Capital (Chávez & Quiroga, 2017), probablemente porque la parte baja de la cuenca (más relacionada con la vegetación de la parte plana de la sabana de Bogotá) ha sido la más transformada por las actividades humanas desde la época precolombina hasta la actualidad (Cleef & Hooghiemstra, 1984; Cortés-S., 2008).

Composición y estructura de las comunidades

La composición fue similar a la registrada en las montañas circundantes de la sabana de Bogotá, como ya se señaló, pero algunas comunidades identificadas mostraron estados de alta complejidad estructural, incluso en la parte baja con mayor presión agrícola. En términos de atributos florísticos y estructurales se destacan los siguientes aspectos: 1) las comunidades de pajonal (C6) y arbustal (C5) de páramo coinciden con los resultados de comunidades similares en los páramos de Soacha, Monserrate, Cruz Verde y Sumapaz (Ariza, *et al.*, 2010; Lozano-Contreras & Schnetter, 1976; Sturm & Abouchaar, 1981; UDFJC & IAvH, 2015); no obstante, la comunidad C4 no parece guardar relación con la vegetación descrita en estos trabajos, a pesar de que alberga especies comunes, lo que tal vez se deba al hecho de que se desarrolla sobre zonas alteradas, como cunetas en el borde de la carretera, y a la presencia de la especie exótica *Ulex europaeus*. Aparentemente esta especie no tiene un alto potencial invasor a gran altitud (Ocampo-Zuleta & Solorza-Bejarano, 2017) y solo se distribuye hasta los 3.180 m s.n.m. (Ruiz, *et al.*, 2020), pero este registro confirma que ya se ha naturalizado en zonas de páramo por encima de los 3.400 msnm. 2) En el caso de los bosques, también hay coincidencia en cuanto a la composición y estructura de la comunidad C3 con el bosque altoandino de Soacha (Ariza, *et al.*, 2010), los cerros occidentales de Chía (Cortés-S., 2003), la cuenca alta del río Bogotá (Cortés-S., 2008), los cerros Orientales (Cantillo-Higuera & Gracia, 2013) y Sumapaz (UDFJC & IAvH, 2015). En contraste, la comunidad C1 no compartió muchas especies con la comunidad C3 ni con los bosques altoandinos mencionados, pero sí mostró ciertas similitudes con el bosque andino bajo de los cerros occidentales de Chía (Cortés-S., 2003) y de la cuenca alta del río Bogotá (Cortés-S., 2008), es decir, sí estuvo más relacionada con la flora de la parte plana de la sabana de Bogotá. Por el otro lado, la plantación de *Pinus patula* (C2) parece tener una composición única dada la altitud a la que se encuentra (3.226 m s.n.m.), pues las pocas especies que tiene son típicas de arbustales y pajonales de páramo, frente a las especies de bosque establecidas a menor altitud (Bohórquez, 2013; Rojas-B., 2017). Estos resultados muestran que no solo están presentes en el área de estudio las especies y taxones esperados, sino que aparecen en las configuraciones esperadas de composición y estructura (a veces con menor abundancia), todo ello a pesar de las actividades económicas que allí se desarrollan. Por ello es necesario evaluar a una escala regional si la vegetación silvestre y las actividades económicas efectivamente pueden coexistir manteniendo altos niveles de diversidad y funciones ecosistémicas.

Vale la pena resaltar que en la mayoría de los estudios mencionados se describen las comunidades bajo una premisa florística independiente de las variaciones estructurales que se puedan encontrar en su interior o, al contrario, asumiendo como una comunidad diferente cada uno de los estados de desarrollo estructural encontrados independientemente de su composición. Esto podría dificultar la planificación de acciones de restauración basadas en este tipo de información. Aunque recientemente se ha argumentado que la estructura de la vegetación es el aspecto más relevante (McAlpine, *et al.*, 2016), es fundamental partir de un conocimiento de la flora local para seleccionar aquellas especies que sean claves y así poder emprender el restablecimiento de la estructura de la vegetación (Török, *et al.*, 2018). En este sentido, solamente en los estudios fitosociológicos de Cortés-S. (2003; 2008) y Cantillo-Higuera & García (2013) se utilizó

una aproximación similar a la del presente estudio, con una jerarquía de comunidades anidadas en un marco florístico, cada una con sus propios atributos de composición y estructura; pero incluso así, en los tres estudios habría que unificar la sintaxonomía propuesta y enmarcarla en un esquema sinfotosociológico que relacione las diferentes asociaciones con un proceso sucesional. Por lo pronto, la propuesta metodológica aquí empleada puede resultar útil para la misma tarea, evidenciando de forma más sencilla patrones generales de composición y estructura ampliamente documentados de las comunidades vegetales y permitiendo profundizar en detalles de la variación de su estructura cuando se ven sometidas a perturbaciones (como especies dominantes, cobertura de estratos o epifitismo), los cuales pueden ser claves para adoptar decisiones sobre los diferentes aspectos de su conservación.

Conclusiones

Se confirmó que las comunidades florísticas pueden presentar varios estados de desarrollo estructural, probablemente debido a las perturbaciones de origen agrícola; dichos estados son más evidentes en aquellas comunidades boscosas que representan el mayor nivel de complejidad estructural. Asimismo, se encontró que los parches de vegetación todavía exhibían un patrón de riqueza representativo de la región a pesar de las transformaciones sufridas, pues la mayor riqueza se observó en el bosque altoandino y decreció en los arbustales y pajonales de páramo a medida que se incrementaba la altitud, tal como predicen los modelos para las montañas tropicales. También se confirmó la similitud en la composición y la estructura con respecto a la registrada en las montañas circundantes de la sabana de Bogotá, y se presentó información sobre posibles variantes en presencia de especies exóticas como *Pinus patula* o *Ulex europaeus*. Se encontraron comunidades con estados de baja complejidad estructural debido a las perturbaciones que provocan las actividades agropecuarias de la cuenca, aunque en esas mismas también se encontraron estados de alta complejidad, lo que sugiere que los ecosistemas silvestres podrían llegar a coexistir en un contexto rural de uso de la tierra. La propuesta metodológica presentada puede usarse para evidenciar de forma sencilla patrones generales de riqueza y composición de la vegetación, así como profundizar en detalles de su variación estructural en situaciones de perturbación que son claves para tomar decisiones sobre su conservación.

Se recomienda incrementar el esfuerzo de muestreo en la cuenca o en sus zonas alejadas para abarcar una mayor variación florística y estructural de las comunidades identificadas. En este sentido es importante documentar con mayor detalle las comunidades con presencia de especies exóticas para hacer un seguimiento de su posible comportamiento invasivo. También deben incluirse variables detalladas del suelo y la topografía, y hacer mediciones a lo largo del tiempo para corroborar las comunidades y los estados de complejidad propuestos.

Agradecimientos

Al Jardín Botánico de Bogotá “José Celestino Mutis” por el apoyo financiero e institucional; a los biólogos Luisa Pinzón, Slendy Roriguez y Francisco Fajardo, a los ingenieros forestales Samuel Otavo, Javier Reyes y Jennifer Castillo, y a los operarios Inelza López, Carlos Fonseca y José López, por su apoyo en la recolección de datos durante la fase de campo; a Janice Valencia y Cristian Castro por la determinación de las orquídeas; a los coordinadores Oscar Rojas y Jairo Solorza por su apoyo logístico desde la coordinación de la línea de investigación sobre biodiversidad y servicios ecosistémicos de la Subdirección Científica, a los evaluadores por sus valiosos aportes y comentarios, y a los pobladores de las veredas Los Soches y El Uval y a la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá por el acceso a los predios y por su amabilidad durante las visitas al área de estudio.

Información suplementaria

Anexo S1. Matriz de datos utilizados en los análisis de conglomerados y de ordenación. Ver anexo S1 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1255/3080>

Anexo S2. Lista de las especies de las cuencas de las quebradas Yomasa y Fucha por comunidad e información sobre su hábito de crecimiento, origen y estado de conservación. Ver anexo S2 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1255/3081>

Conflicto de intereses

El autor declara no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Ariza, W., Carvajal, J. & Hernández, A.** (2010). Soacha Biodiversa. Alcaldía Municipal de Soacha & Universidad Distrital Francisco José de Caldas. <http://www.libreroonline.com/libros/117129/ariza-cortes-william-gilberto-carvajal-cogollo-juan-emiro-hernandez-ortiz-astrid/soacha-biodiversa.html>
- Aronson, J., Renison, D., Rangel-Ch., J. O., Levy-Tacher, S., Ovalle, C., Del Pozo, A.** (2007). Restauración del capital natural: sin reservas no hay bienes ni servicios. *Revista Ecosistemas*. **16** (3): 15-24.
- Augstburger, H., Jacobi, J., Schwilch, G., Rist, S.** (2018). Agroecosystem service capacity index—A methodological approach. *Landscape Online*. **64**: 1-48.
- Beisner, B. E., Haydon, D. T., Cuddington, K.** (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **1** (7): 376-382. Doi: 10.1890/1540-9295(2003)001[0376:AS SIE]2.0.CO;2
- Beltrán, J. C., Montaña Arévalo, J., Sáenz Gutiérrez, P. A.** (2016). De lo rural a lo urbano: transformación del espacio en el barrio y vereda El Uval en la localidad de Usme. *Con-Texto*. **15** (3): 1-21.
- Bohórquez, D. C.** (2013). Determinación del potencial de restauración ecológica en el Parque Nacional Enrique Olaya Herrera, II etapa. *Colombia Forestal*. **16** (2): 200-215.
- Bolund, P., & Hunhammar, S.** (1999). Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*. **29** (2): 293-301.
- Brower, J. E., Zar, J., von Ende, C.** (1998). *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. McGraw-Hill Education. p. 273.
- Cantillo-Higuera, E. & Gracia, M.** (2013). Diversidad y caracterización florística de la vegetación natural en tres sitios de los Cerros Orientales de Bogotá D. C. *Colombia Forestal*. **16** (2), 228-256. <https://revistas.udistrital.edu.co/index.php/colfor/article/view/3896>
- Chao, A. & Jost, L.** (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. **93** (12): 2533-2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C.** (2016). iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) online: Software for interpolation and extrapolation of species diversity. Program and User's Guide Published at [Http://Chao.Stat.Nthu.Edu.Tw/Wordpress/Software_download](http://Chao.Stat.Nthu.Edu.Tw/Wordpress/Software_download).
- Chavarro, A. G. & Bernal, E. J. G.** (2016). Caracterización de la calidad de las aguas de la quebrada Fucha utilizando los índices de contaminación ICO con respecto a la precipitación y usos del suelo. *Revista Mutis*. **6** (2): 19-31.
- Chávez, D. A. & Quiroga, Y. A.** (2017). Propuesta de un sendero interpretativo ambiental en el Agroparque Los Soches, finca El Bosque. (Trabajo de grado para optar al título de Profesional en Hotelería y Turismo). Universidad Agustiniiana; Facultad de Arte, Comunicación y Cultura; Programa de Hotelería y Turismo.
- Chazdon, R. L.** (2008). Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. *Science*. **320** (5882): 1458-1460. <https://doi.org/10.1126/science.1155365>
- Cleef, A. M. & Hooghiemstra, H.** (1984). Present vegetation of the area of the high plain of Bogotá. In H. Hooghiemstra (Ed.), *Vegetation and Climatic History of the High Plain of Bogotá*, Colombia (Vol. 79, pp. 1-368). Ganter Verlag.
- Colorado, A. F.** (2018). Transformaciones del Páramo Cruz Verde: una configuración de la historia ambiental desde los actores de la vereda los Soches. (Trabajo de grado para optar el título de Licenciado en Biología). Universidad Pedagógica Nacional, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Biología.

- Cortés-S., S. P.** (2003). Estructura de la vegetación arbórea y arbustiva en el costado oriental de la Serranía de Chía (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia*. **25** (1): 119-137.
- Cortés-S., S. P.** (2008). La vegetación boscosa y arbustiva de la cuenca alta del río Bogotá. In T. van der Hammen, J. O. Rangel-Ch, & A. M. Cleef (Eds.). *La Cordillera Oriental Colombiana transecto Sumapaz* (pp. 915-960). J. Cramer.
- Cortés-S., S. P., Van der Hammen, T., Rangel-Ch., J. O.** (1999). Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía-Cundinamarca-Colombia. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **89** (23): 529-554.
- Cortés-Sánchez, S. P.** (2008). Vegetación potencial en la cuenca media del río Tunjuelo y procesos de cambio en la cobertura vegetal, otro enfoque metodológico para un análisis multitemporal. *Pérez-Arbelaezia* **19**: 189-204. Recuperado a partir de <http://perezarbelaezia.jbb.gov.co/index.php/pa/article/view/148>
- Elzinga, C. L., Salzer, D. W., Willoughby, J. W.** (1998). *Measuring and monitoring plant populations*. U.S. Dept. of the Interior, Bureau of Land Management. Ciudad: Denver, Colorado. p. 492.
- Fernández-Alonso, J. L. & Hernández-Schmidt, M.** (2007). Catálogo de la flora vascular de la cuenca alta del río Subachoque (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia*. **29** (1): 73-104.
- Franco, J. N.** (2016). *Sustentabilidad ambiental en la vereda Los Soches, Localidad de Usme, zona rural de Bogotá*. (Tesis de Maestría). Instituto de Estudios Ambientales (IDEA), Facultad de Ciencias Económicas, Universidad Nacional de Colombia.
- García, D. M.** (2020). *Los sistemas agroforestales como estrategia de ecoturismo y desarrollo rural—diseño de un sendero agroforestal en el Agroparque los Soches de Usme*. (Trabajo de Grado Ingeniería Agroforestal). Universidad Nacional Abierta y a Distancia (UNAD), Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente.
- Gentry, A. H.** (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **75** (1): 1-34.
- Gotelli, N. J.** (2008). *A primer of ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. p. 291.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D.** (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. **4** (1): 1-9.
- Huschle, G. & Hironaka, M.** (1980). Classification and ordination of seral plant communities. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*. **33** (3): 179-182.
- IDEAM.** (2010). *Leyenda nacional de coberturas de la tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia escala 1: 100.000*. Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), y Corporación Autónoma Regional del Magdalena (CORMAGDALENA), Bogotá, Colombia.
- Lozano-Contreras, G. & Schnetter, R.** (1976). *Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. II. Las comunidades vegetales*. *Caldasia*. **11** (54): 53-68.
- Martínez, S. R.** (1979). Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles*. **33**: 179-188.
- Mejía, A. N.** (2013). Participación comunitaria en iniciativas de ecoturismo en la vereda los Soches, localidad de Usme, Bogotá. *RIAT: Revista Interamericana de Medioambiente y Turismo*. **9** (2): 101-107.
- Melgarejo, V. A.** (2009). *Diagnóstico social y ambiental participativo del Agroparque Los Soches, localidad de Usme, Bogotá DC, y alternativas de desarrollo rural sostenible* (Tesis de Maestría). Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana.
- Moreno-Mateos, D., Barbier, E. B., Jones, P. C., Jones, H. P., Aronson, J., López-López, J. A., McCrackin, M. L., Meli, P., Montoya, D., Rey Benayas, J. M.** (2017). Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt. *Nature Communications*. **8** (1): 14163. Doi: 10.1038/ncomms14163
- Moreno-Murillo, J. M.** (2001). *Fotointerpretación y Dinámica del Deslizamiento en el Relleno Sanitario de Doña Juana, Bogotá-Colombia*. *Geología Colombiana*. **26**: 153-175.
- Ocampo-Zuleta, K. & Solorza-Bejarano, J.** (2017). Banco de semillas de retamo espinoso *Ulex europaeus* L. en bordes del matorral invasor en un ecosistema zonal de bosque altoandino, Colombia. *Biota Colombiana*. **18** (1 Sup): 89-98.
- Pedraza-Peñalosa, P., Betancur, J., Franco-Rosselli, P.** (2004). Chisacá, un recorrido por los páramos andinos. Instituto de Ciencias Naturales e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 340.
- Podani, J., Csontos, P., Tamás, J.** (2000). Additive trees in the analysis of community data. *Community Ecology*. **1** (1): 33-41. Doi: 10.1556/ComEc.1.2000.1.6

- Rojas-B., S. L.** (2017). Estructura y composición florística de la vegetación en proceso de restauración en los cerros Orientales de Bogotá (Colombia). *Caldasia*. **39** (1): 124-139. Doi: 10.15446/caldasia.v39n1.60084
- Ruiz, L. K., Gradstein, S. R., Bernal, R.** (2020). *Ulex europaeus*. Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/es/resultados/especie/Ulex%20europaeus/>
- Saitou, N. & Nei, M.** (1987). The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*. **4** (4): 406-425. Doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454
- Somodi, I., Molnár, Z., Czúcz, B., Bede-Fazekas, Á., Bölöni, J., Pásztor, L., Laborci, A., Zimmermann, N. E.** (2017). Implementation and application of multiple potential natural vegetation models—A case study of Hungary. *Journal of Vegetation Science*. **28** (6): 1260-1269. Doi: 10.1111/jvs.12564
- Sturm, H. & Abouchar, A.** (1981). Observaciones sobre la ecología del páramo andino de Monserrate. *Caldasia*. **13** (62): 223-256.
- Suding, K. N. & Hobbs, R. J.** (2009). Models of ecosystem dynamics as frameworks for restoration ecology. In P. Cale & B. H. Allen-Diaz (Eds.), *New models for ecosystem dynamics and restoration* (pp. 3-21). Island Press Washington, DC, USA:
- Török, K., Cseceserits, A., Somodi, I., Kövendi-Jakó, A., Halász, K., Rédei, T., Halassy, M.** (2018). Restoration prioritization for industrial area applying multiple potential natural vegetation modeling. *Restoration Ecology*. **26** (3): 476-488. Doi: 10.1111/rec.12584
- Torres, P.A.** (2016). Cambio de la cobertura del suelo por ocupación de la Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá, 1960-2010. Estudio de caso: subcuena de la quebrada Yomasa. (Tesis de Maestría). Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- UDFJC & IAvH.** (2015). Caracterización biótica del complejo de páramos Cruz Verde-Sumapaz en jurisdicción de la CAM, CAR, Cormacarena, Corporinoquia y la SDA. Universidad Distrital Francisco José de Caldas & Instituto Alexander von Humboldt. <http://repository.humboldt.org.co/handle/20.500.11761/9556>
- Vargas, O. & Zuluaga, S.** (1985). La vegetación del Páramo de Monserrate. En H. Sturm & J. O. Rangel-Ch (Eds.), *Ecología de los páramos andinos, una visión preliminar integrada* (Vol. 5, pp. 167-224). Universidad Nacional de Colombia.

Artículo original

Evaluación del riesgo ambiental por petróleo crudo en las especies acuáticas *Lemna minor*, *Daphnia magna* y *Danio rerio*

Environmental risk assessment of crude oil in *Lemna minor*, *Daphnia magna*, and *Danio rerio*

Alisson Valeska Caja-Molina¹, José Iannacone^{1,2,3,*}

¹Laboratorio de Ingeniería Ambiental, Facultad de Ingeniería Ambiental, Universidad Científica del Sur, Lima, Perú

²Laboratorio de Parasitología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Ricardo Palma, Lima, Perú

³Laboratorio de Ecología y Biodiversidad Animal (LEBA), Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú

Resumen

Los derrames de petróleo ocasionan contaminación en los sistemas acuáticos y generan un problema ambiental grave. El objetivo del estudio fue evaluar el riesgo ambiental de los derrames de petróleo crudo mediante bioensayos de toxicidad letal y subletal en *Lemna minor*, *Daphnia magna* y *Danio rerio*. Se determinó la toxicidad de los hidrocarburos totales de petróleo (*total petroleum hydrocarbon*, TPH) en la fracción acumulada de petróleo mediante bioensayos con un diseño de bloques completos al azar (DBCA) de 6 x 4, con cinco concentraciones, un control y cuatro repeticiones. Las variables analizadas fueron el peso seco y la clorosis (*L. minor*); la mortalidad y la inmovilidad (*D. magna*), y la hipoactividad, el escape hacia el fondo y la hipoventilación (*D. rerio*). Los resultados obtenidos se evaluaron mediante diferencias estadísticas ($p < 0,05$) entre las concentraciones y el control. Se determinaron los valores de la concentración en que no se observa efecto por exposición del contaminante (*no observed effect concentration*, NOEC) de $< 0,4$ y $3,22$ mg/L en las variables de clorosis y peso seco para *L. minor*. En el caso de *D. magna*, se obtuvo una concentración efectiva media para la inmovilidad (CE_{50-48h}) de $2,74$ mg/L y una concentración letal media (CL_{50-48h}) de $6,22$ mg/L. En el ensayo con el pez *D. rerio*, la variable de hipoactividad dio una NOEC y una concentración más baja en la que se observa efecto por exposición del contaminante (LOEC) de $14,28$ y $28,61$ mg/L a las 96 h de exposición, respectivamente. Los peces mostraron respuesta de escape hacia el fondo a $3,58$ mg/L. En cuanto a la hipoventilación, los valores obtenidos de NOEC y LOEC fueron $7,15$ y $14,31$ mg/L (96 h). Se determinó el siguiente orden de toxicidad decreciente: *L. minor* ($< 0,40$ mg/L – clorosis 168 h) $>$ *D. magna* ($1,61$ mg/L – inmovilidad 48 h) $>$ *D. rerio* ($< 3,58$ mg/L – escape hacia el fondo 96 h). Todas las variables analizadas presentaron un cociente de riesgo mayor a 1 , lo que dejó en evidencia el riesgo acuático ambiental.

Palabras clave: Bioindicadores; Ecotoxicidad; Fracción acumulada de petróleo; Lenteja de agua; Pez cebra; Pulga de agua.

Abstract

Oils spills cause aquatic pollution generating serious environmental problems. In the present study, we assessed the aquatic environmental risk of crude oil by determining lethal and sublethal effects in *Lemna minor*, *Daphnia magna*, and *Danio rerio*. We determined the toxicity of total petroleum hydrocarbons (TPH) establishing the water-accumulated fractions of petroleum. Bioassays were evaluated using a 6 x 4 randomized complete block design (RCBD) with five concentrations plus control and four repetitions. We evaluated the dry weight and chlorosis in *L. minor*, the mortality and immobility in *D. magna*, and the hypoactivity, bottom scape, and hypoventilation in *D. rerio*. In the results, we considered the differences ($p < 0.05$) between concentrations and the control. The concentration at which no effect from exposure to the contaminant was observed (NOEC) was < 0.4 and 3.22 mg/L for chlorosis and dry weight in *L. minor*. In the case of water fleas, we obtained a median effective concentration for immobility (EC_{50-48h}) of 2.74 mg/L and a median lethal

Citación: Caja-Molina AV, Iannacone J. Evaluación del riesgo ambiental por petróleo crudo en las especies acuáticas *Lemna minor*, *Daphnia magna* y *Danio rerio*. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):777-794, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefn.1398>

Editor: Sandra Baena

***Correspondencia:**

José Iannacone;
joseiannaconeoliver@gmail.com

Recibido: 20 de febrero de 2021

Aceptado: 8 de julio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

concentration for mortality (LC_{50-48h}) of 6.22 mg/L. For fish bioassays, the NOEC and the lowest concentration at which an effect was observed (LOEC) of the hypoactivity parameter were 14.28 and 28.61 mg/L, respectively. The bottom scape effect occurred in 100% of the fish at 3.58 mg/L. As for hypoventilation, the NOEC and LOEC were 7.15 and 14.31 mg/L measured at 96 h. The decreasing ecotoxicity order was as follows: *L. minor* (<0.40 mg/L – chlorosis at 168 h) > *D. magna* (1.61 mg/L – immobility at 48 h) > *D. rerio* (<3.58 mg/L – bottom scape at 96 h). The risk quotient was higher than 1, which evidenced the environmental aquatic risk.

Keywords: Bioindicator; Duckweed; Ecotoxicity; Water-accommodated fraction; Water flea; Zebra fish.

Introducción

El mal manejo del petróleo y de sus residuos, así como los derrames accidentales en el curso de las actividades de explotación, refinación, distribución y almacenamiento, generan impactos sanitarios, sociales y ambientales (Flores, *et al.*, 2004; Bravo, 2007). Estos últimos se dan cuando la explotación de los recursos naturales provoca trastornos en el ecosistema y, específicamente, la contaminación de los recursos hídricos por incorporación de petróleo crudo directamente o a través de sedimentos con petróleo adherido que pueden ingresar a las cadenas alimenticias a través del zooplancton y el fitoplancton (Bravo, 2007; Becerra, *et al.*, 2013).

El petróleo crudo es una mezcla compleja de compuestos, principalmente de hidrocarburos, en la que el carbono está entre un rango de 83 y 87 % y el hidrogeno, entre 10 y 14 % (Hsu & Robinson, 2019). Si bien su composición es fundamentalmente la de un compuesto insoluble, tiene una fracción soluble, conocida como fracción acumulada de petróleo (FAP), que constituye el componente más tóxico del crudo, el cual se incorpora al agua después de los derrames de petróleo, por lo que los organismos acuáticos quedan más expuestos a este componente que a los demás (Wilson & Ralph, 2008; Wang, *et al.*, 2018). La FAP consta de componentes alifáticos, naftaleno y aromáticos, como el benceno, el tolueno (presente en mayor proporción que el benceno), el etilbenceno, el xileno y los fenoles (Wilson & Ralph, 2008; Salaberria, *et al.*, 2014), siendo los hidrocarburos aromáticos policíclicos los de mayor peso molecular y los que presentan un coeficiente de reparto elevado, por lo que solo están presentes en concentraciones trazas (Neff, *et al.*, 2000).

Los hidrocarburos de petróleo pueden afectar negativamente las especies acuáticas, causando asfixia e intoxicación (Avila, *et al.*, 2010) por su acumulación en la membrana celular, lo que altera las propiedades fisicoquímicas y fisiológicas de esta (Campos, *et al.*, 2017). Asimismo, los componentes de petróleo crudo ligero pueden ser tóxicos para las plantas debido a que se absorben fácilmente y causan daño a nivel celular (Lopes, *et al.*, 2009).

Son varios los estudios en que se evalúan los efectos de los diferentes componentes del petróleo (como los compuestos aromáticos) en diversos bioindicadores (Oliveira, *et al.*, 2017; Calderón-Delgado, *et al.*, 2020; Xu, *et al.*, 2020), en tanto que aquellos relativos al petróleo crudo y la FAP son menos frecuentes. Por ello, el presente estudio se centró en los efectos negativos del crudo en tres bioindicadores recomendados por las guías internacionales.

Para determinar el grado de contaminación del agua y los efectos tóxicos que generan los contaminantes en el ambiente, se recurre a diversas especies de organismos acuáticos denominados “bioindicadores”. Estos organismos pueden detectar cambios en el ambiente ocasionados por la presencia de contaminantes debido a su resistencia a la variabilidad ecológica y tienen la ventaja de determinar los efectos tóxicos tanto a nivel individual como a niveles superiores de la organización biológica (Parmar, *et al.*, 2016).

Uno de los bioindicadores utilizado para determinar los efectos tóxicos de los contaminantes en los cuerpos de agua es la “lenteja de agua”, *Lemma minor*. Es una planta vascular macrófita flotante de frondas y raíces sumergidas propia de zonas tropicales y templadas que se utiliza en los bioensayos de toxicidad debido a que su pequeño tamaño, rápida tasa de crecimiento y bajo costo facilitan su recolección, cultivo y manipulación en el laboratorio (Fekete-Kertész, *et al.*, 2015).

La “pulga de agua”, *Daphnia magna*, es otro buen bioindicador de la alteración del ecosistema en cuerpos de agua dulce (Yang, *et al.*, 2014). Es una especie partenogénica usada comúnmente en pruebas de toxicidad por ser sensible a muchos contaminantes ambientales, tener una amplia distribución geográfica y una alta fecundidad y por cumplir un papel importante en la comunidad zooplanctónica como consumidor primario de fitoplancton y como alimento para los consumidores secundarios (Iannacone, *et al.*, 2012).

El pez cebra, *Danio rerio*, es un ciprínido que habita en lugares tropicales dulcea-cuícolas y salobres con abundante vegetación. Esta especie se utiliza como bioindicador para ensayos ecotoxicológicos por su pequeño tamaño, alta fecundidad y crecimiento rápido, características propias de un organismo complejo y fácil para evaluar los efectos ecotóxicos agudos (Martínez-Jerónimo, *et al.*, 2005; Silva, *et al.*, 2017).

En la evaluación de riesgo ambiental (ERA) se asignan magnitudes, rangos y probabilidades a los efectos tóxicos de un contaminante y su relación con el ambiente, lo que permite tomar decisiones en el ámbito social, legal y económico que garanticen la salud humana y la conservación de la biota (Barros, *et al.*, 2017). En este estudio se utilizaron bioindicadores de los diferentes niveles de la cadena trófica, con el fin de obtener una mejor evaluación de las consecuencias ecológicas generadas por los contaminantes (Silva, *et al.*, 2017) y del riesgo ambiental del petróleo crudo determinando los efectos letales y subletales en las especies acuáticas *L. minor*, *D. magna* y *D. rerio*.

Materiales y métodos

Fracción acumulada de petróleo

El petróleo crudo fue suministrado por la refinería de La Pampilla – Repsol (Lima – Perú) y registraba una densidad de 0,8 g/cm³. Para la preparación de la FAP para los tres bioensayos, se mezcló petróleo crudo y agua en un matraz Erlenmeyer en las siguientes proporciones de volumen (v:v): 1:80 para la lenteja de agua (Wilson & Ralph, 2008), 1:20 para la pulga de agua según se determinó en un ensayo preliminar, y 1:9 para el pez cebra. La solución mezclada se selló con papel aluminio para evitar la evaporación de los compuestos volátiles del petróleo y se agitó en un agitador magnético (sin formar un vórtice mayor a 25 % verticalmente y evitar la formación de gotas suspendidas en el agua) (Salaberría, *et al.*, 2014) durante 20 h a una temperatura de 20 °C y en oscuridad; posteriormente se dejó la solución en una pera de decantación durante 3 horas. Se obtuvieron dos fases; se usó la fase acuosa de la parte inferior de la pera de decantación, que representaba el 100 % de la FAP, y a partir de esta se hicieron las diluciones para los ensayos. No fue necesario ajustar el pH debido a que en la FAP se mantuvo en valores de 7 a 8.

Determinación de la concentración de hidrocarburos totales de petróleo en la fracción acumulada de petróleo

Los hidrocarburos totales de petróleo (HTP) presentes en la FAP se calcularon con base en el petróleo crudo, el cual presenta aproximadamente un 75 % de estos. Este valor está en el rango del estudio de Neff, *et al.* (2000), quienes determinan la cantidad de HTP en cuatro tipos de crudos con un rango entre 47 y 81 % del peso. En el presente estudio se determinó la concentración de petróleo y agua en ml/L y se halló su equivalencia en mg/L mediante el valor de densidad del petróleo crudo. Posteriormente, se multiplicó la concentración por 75 % para determinar la concentración de los HTP presente en la mezcla. Para obtener su concentración en la FAP, se multiplicó el valor obtenido de HTP en la mezcla de crudo por el factor determinado mediante la proporción de la concentración de los HTP presentes en la FAP y el crudo. Los datos de dicho factor se obtuvieron de varios estudios en que la densidad era similar a la de este; luego se promediaron y se obtuvo el factor de 0,00085833 (Avila, *et al.*, 2010; Lari, *et al.*, 2015a; Philibert, *et al.*, 2016).

Diseño experimental

Los bioensayos se hicieron según las guías de ensayo de la Organización para la Cooperación y Desarrollo Económico (OCDE) para *L. minor* (OCDE, 2006), *D. magna* (OCDE, 2004) y

D. rerio (OCDE, 2018). En los tres experimentos se midieron las variables físico-químicas al inicio y al final del bioensayo. El pH, la conductividad eléctrica (CE) y la temperatura se midieron con una sonda multiparámetro (Hanna® HI98130), y el oxígeno disuelto (OD) con un medidor Hanna® HI9146.

Lemna minor

Las lentejas de aguas no requirieron una aclimatación debido a que el proveedor las mantuvo aclimatadas en agua de clorada y con nutrientes esenciales “Plant Gro” Nutrafin®: nitrógeno, boro, cobre, hierro, manganeso, molibdeno y zinc, y una iluminación constante de 2.800 lux durante las dos semanas previas al ensayo (OECD, 2006).

El bioensayo consistió en adicionar 10 colonias de *L. minor*, cada una conformada por dos hojas del mismo tamaño, en cada envase de plástico con capacidad de 250 mL agregando 100 mL de la solución con hidrocarburo. El ensayo se hizo con cuatro réplicas, cinco concentraciones y un control: 0, 0,40, 0,80, 1,61, 3,22 y 6,44 mg/L. La temperatura se mantuvo a 24 ± 2 °C y se empleó iluminación continua de 4.200 lux. La prueba duró 168 horas y los parámetros finales de lectura fueron la formación de hojas nuevas, el número total de frondas, el peso seco, el peso húmedo, la clorosis (50 % de pérdida de pigmento) y la ruptura de colonias.

Daphnia magna

La aclimatación de las hembras partenogénicas se hizo en contenedores de plástico con agua embotellada. Se les suministró diariamente la microalga *Chlorella vulgaris* (Ha, et al., 2019). La temperatura se mantuvo en 20 ± 2 °C, con un pH de 7, aireación constante con oxígeno disuelto de 7 a 8 mg/L y un fotoperiodo de 12 h de luz: 12 h de oscuridad durante 14 días antes del ensayo. Para el desarrollo de la prueba se adicionaron 10 ejemplares neonatos (<24 h de nacidos) por envase.

Las pruebas se hicieron con cuatro réplicas y las concentraciones fueron de 0, 1,61, 3,22, 6,44, 12,87 y 25,5 mg/L. La prueba se consideró válida al comprobar que en el recipiente de control hubiera una mortalidad menor al 10 %. Los puntos de lectura de la mortalidad e inmovilización se fijaron a las 24 y las 48 horas de exposición. Los organismos no fueron alimentados durante el ensayo. Para la lectura de las variables, se agitaron previamente los envases, con el fin de reactivar el movimiento de los organismos. El criterio de inmovilidad fue la ausencia de movimiento por 15 segundos y el de mortalidad, la ausencia de ritmo cardíaco a los 15 segundos verificada con el microscopio estereoscópico.

Danio rerio

Se acondicionó a los peces en un acuario acondicionado con termómetro, termostato y piedra difusora para proporcionar oxígeno constantemente. La aclimatación se mantuvo por dos semanas a una temperatura de 23 ± 2 °C, pH de 7, aireación constante con 7 a 8 mg/L de oxígeno disuelto y un fotoperiodo de 12 h luz: 12 h oscuridad. Se les suministró diariamente alimento para peces tropicales (Nutrafin Max®).

Los peces juveniles mostraban una apariencia saludable, requisito indispensable para el inicio del bioensayo. La prueba se llevó a cabo con 10 organismos por envase. El bioensayo tuvo cuatro réplicas con las siguientes concentraciones: 3,58, 7,15, 14,31, 28,61, y 57,22 mg/L, y el control. La duración de la prueba fue de 96 h. Las variables consideradas puntos finales de lectura fueron la hipoactividad, el escape hacia el fondo y la hipoventilación (determinada mediante el conteo del movimiento del opérculo durante 30 segundos). Los peces no se alimentaron durante el ensayo.

Evaluación del riesgo ambiental

La evaluación del riesgo ambiental (ERA) se basó en la guía de la OCDE (2011); se emplearon condiciones de mayor exposición utilizando tres organismos modelos de la cadena trófica acuática: la lenteja de agua *L. minor* (OCDE, 2006), que representa los productores primarios; la pulga de agua *D. magna* (OCDE, 2004), como consumidor primario, y el pez cebra *D. rerio* (OCDE, 2018) como consumidor secundario. La selección

de estas tres especies bioindicadoras componentes de la cadena trófica no respondió a la relación de conexión trofodinámica en el ecosistema dulceacuícola y siguió lo propuesto por **Oliveira, et al.** (2017), **Fekete-Kertész, et al.** (2017) y **Sobrino-Figueroa** (2018).

La estimación del coeficiente de riesgo (CR) se calculó dividiendo la concentración ambiental prevista (PEC) y el valor obtenido de los estándares de calidad ambiental (ECA) del agua - categoría 4 (Conservación del ambiente acuático: hidrocarburos totales de petróleo, Decreto Supremo 004-2017) (**Ministerio del Ambiente - MINAM**, 2017) en la concentración esperada sin efecto en el ambiente (PNEC). Se calculó la PNEC dividiendo la NOEC por un factor de seguridad de 100. Este factor se determinó según la guía de **OCDE** (2011) utilizando tres especies de diferentes niveles tróficos que representan los productores primarios, el consumidor primario y el consumidor secundario, respectivamente, y tomando como variable a evaluar la NOEC. Cuando el cociente de riesgo (CR) obtenido para cada especie representante de cada nivel trófico es inferior a 1, hay ausencia de riesgo, en tanto que un CR superior a 1 representa un riesgo significativo.

Análisis estadístico

Las pruebas de toxicidad aguda de la FAP en los organismos acuáticos se hicieron en cinco concentraciones más el control, con cuatro réplicas y con un diseño de bloque completo al azar (DBCA) de 6 x 4. Cada parámetro se analizó con las pruebas de normalidad y de homogeneidad de varianzas utilizando la prueba de Shapiro-Wilk y la de Levene, respectivamente. Si los datos cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad, se evaluaba la eficacia de los tratamientos mediante un análisis de varianza (ANOVA). En el caso de que no cumplieran con los supuestos, se sometían a la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis (K-W). Si la prueba de ANOVA o la de K-W mostraban diferencias significativas, se recurría a la prueba de Tukey ($p=0,05$) para obtener la LOEC y la NOEC con base en lo señalado por **Picone, et al.** (2021). Todos los datos se analizaron mediante el programa estadístico de cómputo SPSS, versión 22, de IBM para Windows. Las CL_{50} y CE_{50} se obtuvieron a partir de una hoja de cálculo del programa de cómputo Excel®, Probit versión.

Resultados

Lemna minor

En cuanto a las variables analizadas en los ensayos de exposición a la FAP (número de frondas totales, peso húmedo, ruptura y formación de hojas nuevas), no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las concentraciones de FAP y el control. Además, no se pudo determinar la CI_{50} debido a que no se observó una afectación mayor al 50 % en las variables medidas comparadas con el control (**Tabla 1**). Por otro lado, a las 168 h de exposición de la lenteja de agua, los valores de la NOEC y la LOEC evidenciaron una mayor toxicidad de los TPH en la variable de porcentaje de clorosis, viéndose afectada por concentraciones más bajas que la de peso seco (**Figura 1**). Además, al analizar las variables físico-químicas se observó una disminución del pH en todas las concentraciones de FAP, en tanto que en el control el valor final superó al inicial. Los datos de conductividad eléctrica y oxígeno disuelto mostraron un incremento, pero con respecto a la temperatura no disminuyeron significativamente (**Tabla 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1398/3095>).

Daphnia magna

Se evaluó el efecto toxicológico agudo de la FAP en los neonatos de *D. magna* a las 24 y las 48 horas de exposición (**Tabla 2**), observándose un mayor efecto de la FAP a las 48 horas en las dos variables evaluadas: porcentaje de inmovilidad y mortalidad (**Figura 2**). En cuanto al pH, no se observó un cambio significativo, en tanto que los valores finales de la CE se mantuvieron similares a los iniciales. Los valores de oxígeno disuelto y temperatura no disminuyeron significativamente (**Tabla 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1398/3095>).

Tabla 1. Efectos subletales evaluados en el bioensayo con *Lemna minor* expuesta a la fracción acumulada de petróleo crudo expresada en mg/L a las 168 h de exposición

Concentración (mg/L)	N° total de frondas 168 h		% clorosis 168 h		Peso seco (mg) 168 h		Peso húmedo (mg) 168 h		Ruptura de colonias 168 h		Formación de hojas nuevas 168 h	
	Valor (± DE)	Sig.	Valor (± DE)	Sig.	Valor (± DE)	Sig.	Valor (± DE)	Sig.	Valor (± DE)	Sig.	Valor (± DE)	Sig.
0	58,25 ± 4,35	a	0,00 ± 8,97	a	4,05 ± 0,48	b	55,80 ± 14,13	a	4,00 ± 0,82	a	19,25 ± 4,35	a
0,40	61,25 ± 3,20	a	5,23 ± 1,65	b	3,95 ± 0,31	ab	61,33 ± 14,79	a	4,00 ± 1,29	a	21,00 ± 3,11	a
0,80	63,00 ± 2,00	a	10,27 ± 21,98	c	3,75 ± 0,26	b	53,50 ± 16,65	a	4,00 ± 2,65	a	19,75 ± 2,00	a
1,61	60,00 ± 2,16	a	19,46 ± 26,53	d	3,70 ± 0,22	b	57,53 ± 27,29	a	4,50 ± 2,08	a	19,25 ± 2,16	a
3,22	60,75 ± 2,63	a	24,96 ± 30,13	cd	3,88 ± 0,36	ab	58,88 ± 12,32	a	4,50 ± 1,89	a	20,50 ± 2,63	a
6,44	57,75 ± 4,50	a	28,96 ± 28,64	b	4,00 ± 0,84	a	61,85 ± 15,35	a	4,50 ± 1,83	a	21,75 ± 4,50	a
NOEC	6,44		<0,40		3,22		6,44		6,44		6,44	
LOEC	>6,44		0,40		6,44		>6,44		>6,44		>6,44	
CE ₅₀	ND		ND		ND		ND		ND		ND	
LCL 95%	ND		ND		ND		ND		ND		ND	
UCL 95%	ND		ND		ND		ND		ND		ND	
S-W	0,89		0,92		0,85		0,97		0,97		0,91	
Sig.	0,01		0,14		0,002		0,61		0,57		0,04	
Levene	1,88		2,29		1,94		1,30		1,24		1,47	
Sig	0,14		0,11		0,13		0,30		0,33		0,25	
F	6,06*		92,82		12,57*		2,20		1,98		6,23*	
Sig	0,19*		0,00		0,01		0,10		0,13		0,18*	

Sig.: significación; h=horas; DE: desviación estándar

Las letras que figuran en minúscula para cada columna representan la variación en la significación entre las variables de los tratamientos (prueba de Tukey: $p < 0,05$). NOEC: concentración en la que no se observa efecto; LOEC: concentración más baja en la que se observa efecto; CE₅₀: concentración efectiva media; LCL: nivel mínimo de confianza al 95 %. UCL: nivel máximo de confianza al 95 %; ND: valor no determinado. Los porcentajes de las variables analizadas corresponden al promedio de las cuatro réplicas. S-W: prueba de Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad. Estadístico de Levene: prueba para evaluar la homogeneidad de varianzas. F: estadístico de Fisher del Anova. *: Significación en la prueba de Kruskal – Wallis

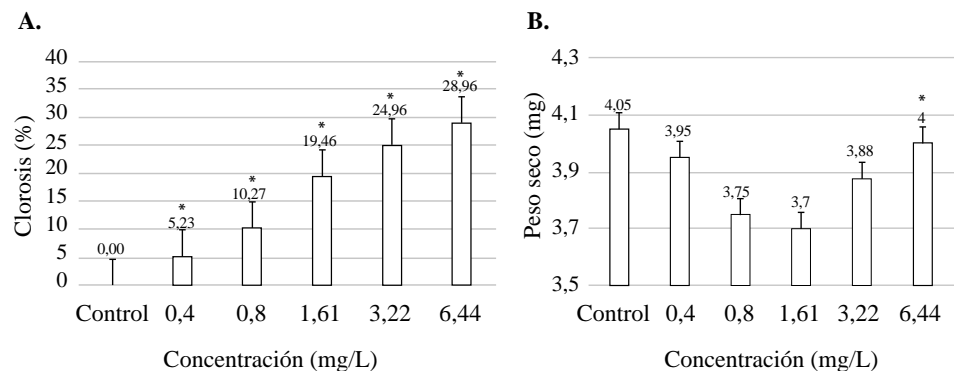


Figura 1. Efectos subletales evaluados en el bioensayo con *Lemna minor* expuesta a la fracción acumulada de petróleo crudo expresado en mg/L a las 168 h. Efecto subletal, porcentaje de clorosis (A); efecto subletal, peso seco (B). Las barras representan el promedio de valores ± la desviación estándar de las variables medidas. Variación de significación entre los tratamientos y el control ($p < 0,05$) (*)

Tabla 2. Efectos subletal y letal evaluados en el bioensayo con *Daphnia magna* expuesta a la fracción acumulada de petróleo crudo expresada en mg/L a las 48 h de exposición

Concentración (mg/L)	Porcentaje de inmovilización				Porcentaje de muerte			
	Valor (± D.E.)	Sig.	Valor (± D.E.)	Sig.	Valor (± D.E.)	Sig.	Valor (± D.E.)	Sig.
Control	0,00 ± 0,0	a	0,00 ± 10,00	a	0,00 ± 0,00	a	0,00 ± 0,00	a
1,61	15,00 ± 5,77	a	28,95 ± 22,17	ab	2,50 ± 5,00	a	10,00 ± 14,14	a
3,22	25,00 ± 12,91	ab	63,16 ± 17,32	bc	5,00 ± 5,77	a	17,50 ± 17,08	a
6,44	42,50 ± 17,08	bc	73,68 ± 25,17	c	22,50 ± 15,00	a	45,00 ± 17,32	b
12,88	57,50 ± 15,00	cd	92,11 ± 5,00	c	55,00 ± 19,15	b	80,00 ± 8,16	c
25,75	77,50 ± 9,57	d	100,00 ± 0,00	c	77,50 ± 9,57	b	95,00 ± 5,77	c
NOEC	3,22		1,61		6,44		3,22	
LOEC	6,44		3,22		12,87		6,44	
CE(L) ₅₀	8,68		2,74		12,53		6,22	
LCL 95%	4,84		1,71		8,29		4,25	
UCL 95%	15,55		4,38		18,93		9,10	
S-W	0,92		0,86		0,80		0,86	
Sig.	0,060		0,003		0,00		0,003	
Levene	3,77		2,94		7,12		2,18	
Sig	0,016		0,04		0,001		0,10	
(Chi ²)	20,36		19,82		20,18		20,51	
Sig	0,001*		0,001*		0,001*		0,001*	

Sig.: significancia; h: horas; DE: desviación estándar

Las letras que figuran en minúscula para cada columna representan la variación de la significación entre las variables de los tratamientos (prueba de Tukey, p<0,05). NOEC: concentración en la que no se observa efecto; LOEC: concentración más baja en la que se observa efecto; CE₅₀: concentración efectiva media; LCL: nivel mínimo de confianza al 95 %; UCL: nivel máximo de confianza al 95 %; ND: valor no determinado. Los porcentajes de las variables analizadas corresponden al promedio de las cuatro réplicas. S-W: prueba de Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad. Estadístico de Levene: prueba para evaluar la homogeneidad de varianzas. χ^2 : ji al cuadrado de la prueba no paramétrica. *: Significación en la prueba de Kruskal-Wallis

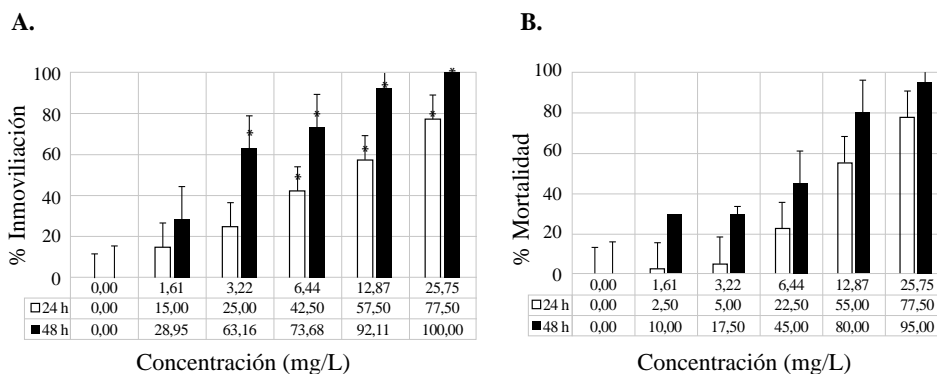


Figura 2. Efectos subletal y letal evaluados en el bioensayo con *Daphnia magna* expuesta a la fracción acumulada de petróleo crudo expresada en mg/L a las 24 y 48 h. Efecto subletal, porcentaje de inmovilización (A); efecto letal, porcentaje de mortalidad (B). Las barras representan el promedio de valores ± la desviación estándar de las variables medidas. Las barras blancas corresponden a las variables medidas a las 24 h. Las barras negras corresponden a las variables medidas a las 48 h. Variación de significación entre los tratamientos y el control (p<0,05) (*)

Danio rerio

No se observó afectación en las variables de mortalidad e inmovilización. Se observó un decrecimiento de la actividad natatoria con el aumento de la concentración de FAP en comparación con el control. Los valores de la NOEC, la LOEC y la CE_{50} más tóxicos fueron a las 72 h de exposición (**Tabla 3**). Por otro lado, a las 96 h se observó una recuperación (**Figura 3**), sin que se determinara la CE_{50} debido a que no hubo afectación mayor al 50 % en comparación con el control (**Tabla 3**). En la variable de porcentaje de escape hacia el fondo se determinó una mayor toxicidad comparado con las otras variables. La toxicidad evaluada mostró mayor afectación a partir de las primeras 24 h y de la concentración más baja de FAP (**Tabla 4**).

La variable de hipoventilación (**Tabla 5**) registró valores de NOEC de 3,58 y 7,15 mg/L a las 48 h y a las 96 h de exposición. En cuanto a las diferentes concentraciones, se observó una disminución de la frecuencia respiratoria, excepto en las concentraciones de 7,15 mg/L (48 h y 96 h) y 14,31 mg/L (96 h), en las cuales se registró un aumento significativo del movimiento opercular comparadas con el control. En la **tabla 3S**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1398/3095>, se presentan las variables fisicoquímicas analizadas. El pH y la CE no mostraron un cambio significativo.

Tabla 3. Efecto subletal en la hipoactividad evaluado en el bioensayo con *Danio rerio* expuesto a la fracción acumulada de petróleo crudo expresada en mg/L a las 96 h de exposición

Concentración (mg/L)	Porcentaje de hipoactividad							
	24 h		48 h		72 h		96 h	
	Valor (\pm DE)	Sig.	Valor (\pm DE)	Sig.	Valor (\pm DE)	Sig.	Valor (\pm DE)	Sig.
Control	0,00 \pm 0,00	a	0,00 \pm 0,00	a	0,00 \pm 0,00	a	0,00 \pm 0,00	a
3,58	2,50 \pm 5,77	a	22,50 \pm 20,62	a	20,00 \pm 16,33	ab	15,00 \pm 19,15	ab
7,15	15,00 \pm 12,91	a	30,00 \pm 20,00	ab	45,00 \pm 12,91	b	22,50 \pm 20,62	ab
14,31	22,50 \pm 9,57	ab	27,50 \pm 20,62	a	37,50 \pm 9,57	b	20,00 \pm 8,16	ab
28,61	42,50 \pm 12,58	b	35,00 \pm 12,91	ab	73,33 \pm 5,77	c	40,00 \pm 8,16	b
57,22	80,00 \pm 16,33	c	70,00 \pm 0,00	b	83,33 \pm 11,55	c	40,00 \pm 8,16	b
NOEC	14,31		28,61		3,58		14,28	
LOEC	28,61		57,22		7,15		28,61	
CE_{50}	27,48		34,79		12,95		ND	
LCL 95%	17,67		13,72		7,18		ND	
UCL 95%	42,73		88,23		23,35		ND	
S-W	0,85		0,89		0,93		0,88	
Sig.	0,002		0,02		0,10		0,008	
Levene	1,57		1,80		1,63		2,40	
Sig.	0,22		0,17		0,20		0,07	
F	20,32*		11,40*		28,66		14,02*	
Sig.	0,001*		0,04*		0,00		0,01*	

Sig.: significación; h: horas; DE: desviación estándar

Las letras que figuran en minúscula para cada columna representan la variación de significación entre las variables de los tratamientos (prueba de Tukey, $p < 0,05$). NOEC: concentración en la que no se observa efecto; LOEC: concentración más baja en la que se observa efecto; CE_{50} : concentración efectiva media; LCL: nivel mínimo de confianza al 95 %; UCL: nivel máximo de confianza al 95 %; ND: valor no determinado. Los porcentajes de las variables analizadas corresponden al promedio de las cuatro réplicas. S-W: prueba de Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad. Estadístico de Levene: prueba para evaluar la homogeneidad de varianzas. F: estadístico de Fisher del Anova. *: Significación en la prueba de Kruskal – Wallis

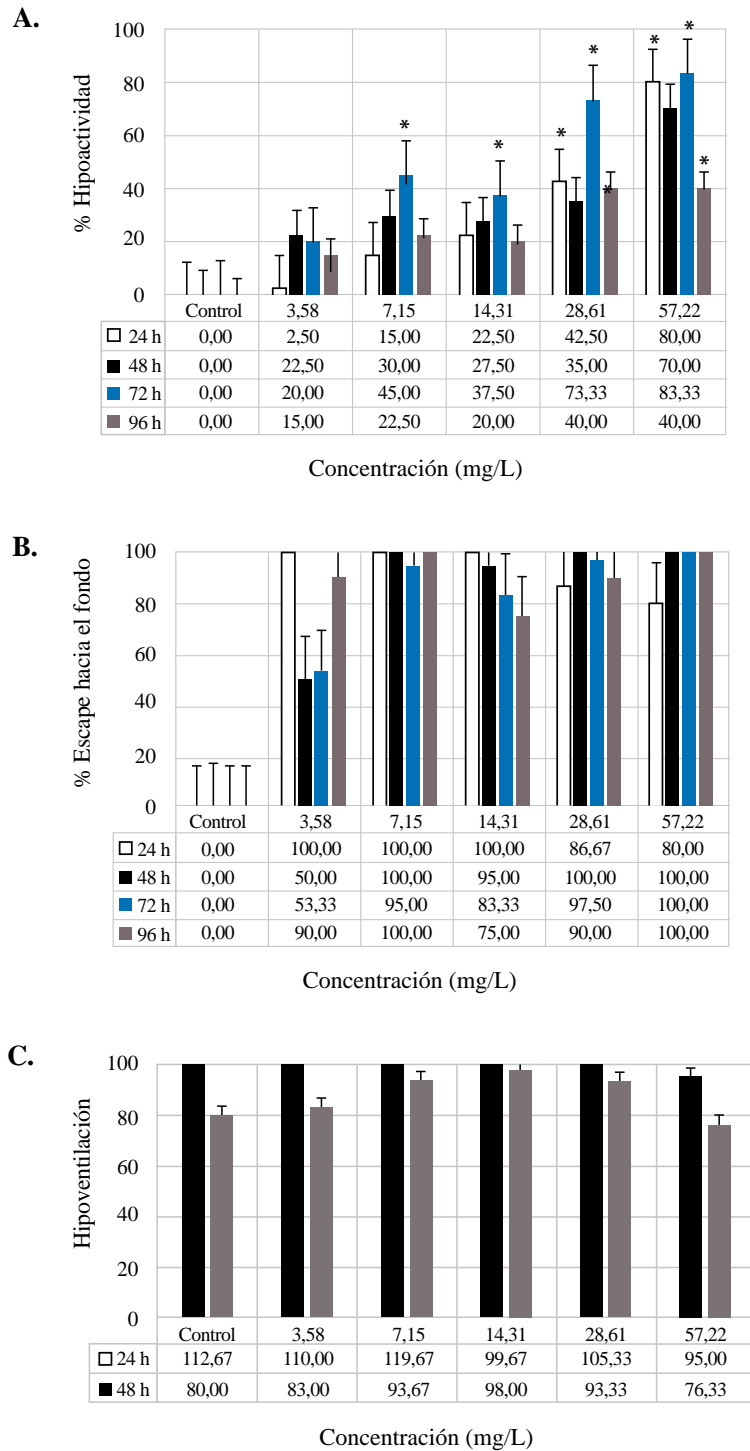


Figura 3. Efectos subletales evaluados en el bioensayo con *Danio rerio* expuesta a la fracción acumulada de petróleo crudo expresada en mg/L a las 24, 48, 72 y 96 h. Efecto subletal, porcentaje de hipoactividad (A); efecto subletal, porcentaje de escape hacia el fondo (B); efecto subletal, hipoactividad (C). Las barras representan el promedio de valores \pm la desviación estándar de las variables medidas. Las barras blancas corresponden a las variables medidas a las 24 h. Las barras negras corresponden a las variables medidas a las 48 h. Las barras azules corresponden a las variables medidas a las 72 h. Las barras grises corresponden a las variables medidas a las 96 h. Variación de significación entre los tratamientos y el control ($p < 0,05$) (*)

Tabla 4. Efecto subletal en la variable escape hacia el fondo evaluado en el bioensayo con *Danio rerio* expuesta a la fracción acumulada de petróleo crudo expresada en mg/L a las 24, 48, 72 y 96 h de exposición

Concentración (mg/L)	Porcentaje de escape hacia el fondo							
	24 h		48 h		72 h		96 h	
	Valor	Sig.	Valor	Sig.	Valor	Sig.	Valor	Sig.
Control	0,00 ± 0,00	a	0,00 ± 0,00	a	0,00 ± 0,00	a	0,00 ± 0,00	a
3,58	100,00 ± 0,00	b	50,00 ± 50,00	b	53,33 ± 47,26	b	90,00 ± 14,14	b
7,15	100,00 ± 0,00	b	100,00 ± 0,00	c	95,00 ± 10,00	b	100,00 ± 0,00	b
14,31	100,00 ± 0,00	b	95,00 ± 10,00	c	83,33 ± 28,87	b	75,00 ± 50,00	b
28,61	86,67 ± 23,09	b	100,00 ± 0,00	c	97,50 ± 5,00	b	90,00 ± 20,00	b
57,22	80,00 ± 16,33	b	100,00 ± 0,00	c	100,00 ± 0,00	b	100,00 ± 0,00	b
NOEC	<3,58		<3,58		<3,58		<3,58	
LOEC	3,58		3,58		3,58		3,58	
CE(L) ₅₀	ND		3,59		2,38		ND	
LCL 95%	ND		2,31		1,19		ND	
UCL 95 %	ND		5,55		4,74		ND	
S-W	0,66		0,59		0,66		0,65	
Sig.	0,00		0,00		0,00		0,00	
Levene	4,93		5,51		11,38		12,66	
Sig	0,008		0,003		0,00		0,00	
F	15,29*		17,37*		15,67*		13,76*	
Sig	0,009*		0,004*		0,008*		0,01*	

Sig.: significación; h: horas; DE: desviación estándar

Las letras que figuran en minúscula para cada columna representan la variación de significación entre las variables de los tratamientos (prueba de Tukey, $p < 0,05$). NOEC: concentración en la que no se observa efecto; LOEC: concentración más baja en la que se observa efecto; CE₅₀: concentración efectiva media. LCL: nivel mínimo de confianza al 95 %. UCL: nivel máximo de confianza al 95 %; ND: valor no determinado. Los porcentajes de las variables analizadas corresponden al promedio de las cuatro réplicas. S-W: prueba de Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad. Estadístico de Levene: prueba para evaluar la homogeneidad de varianzas. F: estadístico de Fisher del Anova. *: Significación en la prueba de Kruskal-Wallis

Evaluación de riesgo ambiental

En la **tabla 6** se presenta el resumen de la evaluación del riesgo ambiental de la fracción soluble de petróleo en los tres organismos acuáticos. Todos los valores de CR fueron mayores a 1, por lo que se concluyó que la FAP en el ambiente acuático genera un riesgo ambiental para los ecosistemas acuáticos.

Discusión

Las concentraciones de petróleo en el ecosistema acuático debidas a derrames y sus efectos tóxicos dependen de diversos factores: la escala temporal y espacial, la topografía, la dinámica del agua, la magnitud del derrame y el tipo de petróleo crudo, con 20 a 40 ppm o más en las capas superiores de la columna de agua (Almeda, *et al.*, 2014). La toxicidad de la FAP se debe principalmente a los hidrocarburos monoaromáticos como el benceno, el tolueno, el etilbenceno y el xileno (BTEX) (Neff, *et al.*, 2000), así como al naftaleno y a los alcanos presentes en mayor proporción (Omar-Ali, *et al.*, 2015). El petróleo crudo de Repsol presentó un grado API de 45,15, lo que corresponde a petróleo ligero, siendo este

Tabla 5. Efecto subletal de hipoventilación evaluado en el bioensayo con *Danio rerio* expuesta a la fracción acumulada de petróleo crudo expresada en mg/L a las 96 h

Hipoventilación				
48 h			96 h	
Concentración (mg/L)	Valor	Sig.	Valor	Sig.
Control	112,67 ± 1,53	cd	80,00 ± 2,65	ab
3,58	110,00 ± 1,00	c	83,00 ± 1,41	abc
7,15	119,67 ± 4,51	d	93,67 ± 10,41	bc
14,31	99,67 ± 1,53	ab	98,00 ± 4,58	c
28,61	105,30 ± 3,06	bc	93,33 ± 3,51	bc
57,22	95,00 ± 3,00	a	76,33 ± 4,51	a
NOEC	3,58		7,15	
LOEC	7,15		14,31	
CE ₅₀	ND		ND	
LCL 95%	ND		ND	
UCL 95%	ND		ND	
S-W	0,98		0,93	
Sig.	0,92		0,24	
Levene	1,23		2,67	
Sig	0,35		0,08	
F	32,65		7,31	
Sig	0,000		0,003	

Sig.: significación; h: horas; DE: desviación estándar
 Las letras que figuran en minúscula para cada columna representan la variación de significación entre las variables de los tratamientos (prueba de Tukey, p<0,05). NOEC: concentración en la que no se observa efecto; LOEC: concentración más baja en la que se observa efecto; CE₅₀: concentración efectiva media; LCL: nivel mínimo de confianza al 95 %. UCL: nivel máximo de confianza al 95 %; ND: valor no determinado. S-W: prueba de Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad. Estadístico de Levene: prueba para evaluar la homogeneidad de varianzas. F: estadístico de Fisher del Anova

tipo tóxico para los ensayos agudos. El petróleo crudo ligero es más tóxico que el pesado, pues penetra en la columna de agua con más eficiencia que el pesado; por otro lado, los crudos ligeros tienden a evaporarse con mayor rapidez, por lo que pueden permanecer menor tiempo en el ambiente (Martínez-Jerónimo, et al., 2005).

En cuanto a la variable peso seco evaluada en *L. minor*, en las concentraciones más bajas se obtuvieron valores similares al control, en tanto que en la concentración más alta se observó inhibición. Este resultado es similar al del estudio de Eshagberi (2017), quien registró un aumento en el peso húmedo de la planta acuática *Ceratophyllum demersum* en la concentración más baja (25 % de fracción soluble de petróleo, FSP), lo que fue superior al control, así como una inhibición en la concentración más alta (100 % de FSP).

La disminución del grosor de las hojas y la longitud de las raíces en el presente estudio sería la causa de la disminución del peso seco de *L. minor*. Según Lopes, et al. (2009), se observó estimulación en el crecimiento de las raíces en concentraciones medias mientras que, en concentraciones altas, hubo inhibición. Asimismo, se observó un adelgazamiento en las hojas de la macrófita *Eichhornia crassipes* causado por los HTP, lo que provocó estrés en la planta y afectó su desarrollo.

En cuanto a la clorosis en *L. minor*, esta aumentó con la concentración de FAP debido a que componentes como los iones presentes en la FAP causan estrés al provocar degradación de la clorofila (Edema, et al., 2007; Edema & Okoloko, 2008).

Tabla 6. Resultados de la evaluación del riesgo ambiental (ERA) de la fracción acumulada de petróleo (FAP) en tres especies bioindicadoras del ecosistema acuático

Especie	Efecto	Periodo (h)	Toxicidad CL(E) ₅₀ (mg/L)	NOEC (mg/L)	PEC (mg/L)	PNEC NOEC /100	Cociente de riesgo PEC/PNEC	Riesgo
<i>Lemna minor</i>	Clorosis	168	ND	0,40	0,5	0,004	125,00	SI
<i>Lemna minor</i>	Peso seco	168	ND	3,22	0,5	0,032	15,53	SI
<i>Daphnia magna</i>	Inmovilización	24	8,68	3,22	0,5	0,032	15,53	SI
<i>Daphnia magna</i>	Inmovilización	48	2,74	1,61	0,5	0,016	31,06	SI
<i>Daphnia magna</i>	Mortalidad	24	12,53	6,44	0,5	0,064	7,76	SI
<i>Daphnia magna</i>	Mortalidad	48	6,22	3,22	0,5	0,032	15,53	SI
<i>Danio rerio</i>	Hipoactividad	24	27,48	14,31	0,5	0,143	3,49	SI
<i>Danio rerio</i>	Hipoactividad	48	34,79	28,61	0,5	0,286	1,75	SI
<i>Danio rerio</i>	Hipoactividad	72	12,95	3,58	0,5	0,036	13,97	SI
<i>Danio rerio</i>	Hipoactividad	96	ND	14,28	0,5	0,142	3,50	SI
<i>Danio rerio</i>	Escape hacia el fondo	24	ND	3,58	0,5	0,036	13,97	SI
<i>Danio rerio</i>	Escape hacia el fondo	48	3,59	3,58	0,5	0,036	13,97	SI
<i>Danio rerio</i>	Escape hacia el fondo	72	2,38	3,58	0,5	0,036	13,97	SI
<i>Danio rerio</i>	Escape hacia el fondo	96	ND	3,58	0,5	0,036	13,97	SI
<i>Danio rerio</i>	Hipoventilación	48	ND	3,58	0,5	0,036	13,97	SI
<i>Danio rerio</i>	Hipoventilación	96	ND	7,15	0,5	0,072	6,99	SI

H: horas; CL(E)₅₀: concentración letal o efectiva media; NOEC: concentración en la que no se observa efecto; PEC: concentración ambiental prevista; PNEC: concentración esperada sin efecto en el ambiente

Entre los componentes orgánicos presentes en la FAP los hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP) se consideran los principales responsables de los efectos tóxicos en los organismos acuáticos (Sørensen, *et al.*, 2017). Por ende, se sugiere que la clorosis en *L. minor* se evidenció al aumentar los HAP en la FAP, pues al entrar en contacto con la luz, estos aumentan la toxicidad de los hidrocarburos debido a que tales compuestos ‘fotomodificados’ son más solubles en el agua, por lo que presentan una mayor biodisponibilidad para la lenteja de agua (Huang, *et al.*, 1993). Sin embargo, en investigaciones futuras deberá evaluarse la concentración de HAP en la FAP para corroborar estos resultados.

Con respecto al pH medido en las soluciones de los HTP y *L. minor*, se observó una ligera disminución comparado con el control. Edema, *et al.* (2007) reportaron en su estudio la presencia de amonio en la FAP. Según estos autores, las macrófitas liberan oxígeno, lo que promueve el proceso de nitrificación que, a su vez, libera iones de hidrógeno. Los iones de hidrógeno son neutralizados por los iones de bicarbonato, pero este proceso no se cumple en su totalidad, por lo que se obtiene mayor cantidad de iones de hidrógeno que de bicarbonato, produciéndose la disminución del pH (Sekomo, *et al.*, 2012).

El aumento de la CE en el presente bioensayo se dio con todas las concentraciones comparadas con el control. Edema & Okoloko (2008) han señalado que el aumento de la CE es un indicador de contaminación. Estos autores reportaron una alta concentración de iones en la FAP, lo que produjo la destrucción de la pared celular al ocasionar lixiviación de iones en el agua, ocasionando estrés a la planta y aumentando la CE al final del ensayo (Edema, *et al.*, 2007).

Daphnia magna mostró inhibición en la actividad natatoria con la FAP, la cual resultó tóxica y produjo casi un 100 % de mortalidad y de inmovilización a las 48 h de exposición. El parámetro de inmovilización en *D. magna* fue mayor que el de mortalidad frente a la FAP debido a la exposición a concentraciones más bajas de HTP. Blewett, *et al.* (2018)

determinaron una mayor toxicidad en la variable de inmovilización de la pulga de agua expuesta a efluentes de una fractura hidráulica de TPH. Los efectos negativos en *D. magna* pueden atribuirse a la presencia de BTEX y a los HAP en la FAP, como se ha observado en estudios previos (Müller, *et al.*, 2019). Se sugiere que, al ser el compuesto predominante en los HAP (Müller, *et al.*, 2019), y debido a su alta toxicidad, el naftaleno incrementa la mortalidad y las alteraciones subletales en organismos acuáticos como la pulga de agua (Arfsten, *et al.*, 1996; Almeda, *et al.*, 2014; Blinova, *et al.*, 2016).

La mortalidad de la pulga de agua estuvo en función de la concentración de los HTP, resultados similares a los del estudio de Ndimele (2011), quien analizó la toxicidad de la FAP en un microcrustáceo, *Desmocarís trispinosa*, y demostró que estos organismos son buenos bioindicadores para determinar la toxicidad del petróleo. Por otro lado, al incrementarse los periodos de exposición, las variables analizadas se vieron más afectadas por concentraciones más bajas de HTP, por lo que se obtuvieron valores más tóxicos de CL_{50} y CE_{50} . Bobra, *et al.* (1989) evaluaron la FSP preparada en la misma proporción de agua y petróleo y la misma temperatura que en el presente estudio, y obtuvieron un valor de CL_{50} de 7 mg/L de TPH, efecto posiblemente causado por los HAP y los alcanos de bajo peso molecular. Sin embargo, debe considerarse que la composición del petróleo es altamente variable, por lo que no necesariamente todos los resultados en los bioensayos con *D. magna* son comparables e iguales (Müller, *et al.*, 2019). Ekanem, *et al.* (2011) atribuyeron la mortalidad de las pulgas de agua al petróleo en sus branquias, que las incapacitó para realizar el intercambio gaseoso a una temperatura que se mantuvo en los 22 °C. Por ello se obtuvieron resultados más sensibles, ya que la FAP es más tóxica a los 20 °C que a los 5 °C (Bobra, *et al.*, 1989). Además, la concentración de oxígeno disuelto no cambió significativamente. Al haber una alta concentración de oxígeno y luz solar, la toxicidad de los HAP se incrementa debido a que son compuestos ‘fotomodificados’ (Arfsten, *et al.*, 1996).

En *D. rerio* no se observó efecto letal ni subletal (inmovilización) en ninguna de las concentraciones analizadas, probablemente debido a la volatilización de los HTP de la FAP, lo cual concuerda con Lari, *et al.* (2015b), quienes también obtuvieron una reducción de 30 % en los TPH en su FSP con una preparación de igual proporción de petróleo y agua a la empleada en el presente ensayo. La ausencia de efectos letales y de inmovilización en *D. rerio* se debe probablemente a que la FAP contiene una baja proporción de BTEX o se volatilizó hacia el final del ensayo (Neff, *et al.*, 2000).

En la etapa juvenil el pez cebrá no presentó gran sensibilidad hacia ciertos contaminantes en comparación con la etapa embrionaria. Philibert, *et al.* (2016) observaron mortalidades en larvas del pez cebrá a partir de una concentración más alta (80 % de FAP), relacionada, además, con el tipo de crudo empleado en el ensayo. Holth, *et al.* (2014) no observaron efectos letales en peces adultos y con una concentración mayor de FAP a la del presente estudio, de 1:1, y una duración del ensayo de tres semanas. Asimismo, el pez cebrá no presentó sensibilidad a la FAP en la respuesta de inmovilidad en etapa embrionaria o juvenil (Wang, *et al.*, 2018).

Si bien la FAP no afectó al pez cebrá en las variables de mortalidad e inmovilización, este organismo es un buen indicador en cuanto al comportamiento, pues se han observado otros efectos subletales a partir de los 5 µg/L, como alteraciones en su actividad locomotora en la etapa larval (Wang, *et al.*, 2018). Un efecto subletal observado en el presente ensayo fue la respuesta de escape hacia el fondo a partir de la concentración de 3,58 mg/L, con efectos mayores al 50 % comparado con el control. En efecto, la afectación de la FSP en el comportamiento de los peces ha sido corroborado por Lari, *et al.* (2015a) y Claireaux, *et al.* (2018) quienes determinaron que el pez evita el contaminante a partir de la concentración de 2 mg/L de FSP y de 3 a 15 µg/L de HTP. La respuesta de escape hacia el fondo o hacia las esquinas inferiores del envase ocurre como un modo de evitar el tóxico, lo cual representa un comportamiento de estrés de los peces al tener que buscar un refugio (Philibert, *et al.*, 2016).

En el pez cebra se observaron efectos subletales como la hipoventilación, con disminución de la frecuencia respiratoria en las concentraciones más altas, en tanto que en las concentraciones medias se observaron valores superiores al control. Al evaluar el efecto subletal de la FSP en peces, **Lari, et al.** (2015b) observaron un aumento en la frecuencia respiratoria con el aumento de la concentración, lo que se explica porque la FSP ocasiona hipoxia en la sangre de los peces, es decir, una disminución de oxígeno y un aumento de dióxido de carbono. En su estudio, además, evidenciaron una pérdida de la postura horizontal similar a la registrada en el presente estudio y que provocó el escape de los peces hacia el fondo del recipiente. Por otro lado, la disminución de la frecuencia respiratoria se puede atribuir al cambio en la tasa del metabolismo o a que el pez reduce el área de las branquias para evitar el paso del contaminante, lo que resulta en la reducción de la respiración y el intercambio iónico (**Leadley, et al.**, 2015).

La hipoactividad puede emplearse para determinar la toxicidad de los contaminantes en los peces (**Yu, et al.**, 2015). Estos autores y **Lari, et al.** (2015b) obtuvieron resultados similares, con un aumento en el porcentaje de hipoactividad al incrementarse la concentración del tóxico debido a la toxicidad de la FAP y la disminución de oxígeno disuelto en el agua. **Gonçalves, et al.** (2008) señalaron que la reducción de 30 a 12 % en la actividad natatoria de los peces se debe a los HAP. **Wang, et al.** (2018), por su parte, observaron una disminución de la actividad natatoria de los peces cebras en las etapas larval y juvenil causada por la toxicidad de los HAP presentes en la FAP.

Si bien el comportamiento de las variables de hipoactividad e hipoventilación evidenció el efecto tóxico de la FAP, a las 96 horas de exposición se observó una ligera recuperación, respuesta que se explicaría porque los peces tienden a depurar los HAP de su sistema con el paso del tiempo (**Djomo, et al.**, 1996). Por otro lado, en las variables analizadas se observó que los valores aumentaban proporcionalmente y, en algunos casos, se determinó una afectación mayor en concentraciones medias (**Blinova, et al.**, 2016).

La toxicidad en la FAP se redujo en los tres organismos, siendo la lenteja de agua más sensible que la pulga de agua, y el pez cebra el menos sensible. Este resultado podría deberse a que el petróleo crudo ligero tiene efecto a nivel celular modificando la permeabilidad de la membrana celular o interrumpiendo los procesos de metabolismo de la planta (**Lopes, et al.**, 2009). Asimismo, la concentración de FAP en el ensayo con *L. minor* contenía menor proporción de petróleo crudo y mayor cantidad de agua en comparación con los otros bioensayos. En este sentido, **Blinova, et al.** (2016) demostraron que cuanto mayor era la concentración de petróleo crudo, menor era la eficiencia de extracción de componentes solubles como los hidrocarburos, y con las diluciones se observó una menor toxicidad. **Cleuvers** (2003) concluyó que la lenteja de agua es un bioindicador muy sensible a los contaminantes al determinar su comportamiento frente a diversos productos farmacéuticos en comparación con la pulga de agua y la microalga *Desmodesmus subspicatus*. En el presente estudio, la lenteja de agua presentó dos variables afectadas por la FAP y valores de NOEC y LOEC menores que la pulga de agua y el pez cebra debido a que los HTP producen una mayor toxicidad a partir de concentraciones bajas, desde 0,4 mg/L.

Por otro lado, los datos obtenidos de CL_{50} a las 96 h, y la NOEC y la LOEC en la pulga de agua evidenciaron mayor sensibilidad en comparación con el pez cebra, pues son más vulnerables a la toxicidad ocasionada por los HAP y a su intensificación por la radiación UV (**Duesterlo, et al.**, 2002), tanto que se registró hasta un 100 % de inmovilización y mortalidad en la pulga de agua, lo que demuestra que es buen bioindicador frente a la FAP. Al evaluar la toxicidad de la FAP en varios organismos acuáticos, **Blinova, et al.** (2016) también reportaron que la pulga de agua fue la más sensible.

Con las variables analizadas en los tres bioensayos se obtuvo un coeficiente de riesgo mayor a 1, por lo que se determinó que la FAP representa un riesgo para el ambiente. Los resultados corresponden a tres organismos representativos de la cadena trófica dulceacuícola de forma individual, por lo que se podría producir una mayor toxicidad de la FAP en el ecosistema acuático cuando haya interacción entre estas especies y factores ambientales como el pH, la luz y la temperatura. Las condiciones ambientales del ecosistema acuático

aumentan la toxicidad de la FAP provocando un mayor impacto en los organismos acuáticos (Wernersson, 2004). Huang, *et al.* (1993) demostraron que la luz UV aumenta la toxicidad de los HAP en bioensayos con la lenteja de agua. Berrojalbiz, *et al.* (2009) concluyeron que en el ambiente acuático el zooplancton estaría expuesto a una mayor concentración de TPH, pues lo obtendría del fitoplancton contaminado con petróleo y directamente de la FAP. A pesar que el zooplancton y los peces tienden a depurar los HAP en pequeñas concentraciones, no lo hacen completamente (Berrojalbiz, *et al.*, 2009), por lo que el riesgo ambiental de la FAP sería mayor en el medio natural acuático.

Por último, aunque se observaron valores tóxicos con efectos letales y subletales en las tres especies acuáticas bajo estudio (estandarizadas según normas internacionales en ensayos a largo plazo), podría demostrarse una mayor toxicidad si se evalúan otros biomarcadores enzimáticos, metabolitos endógenos, citotoxicidad y genotoxicidad, entre otros, por lo que se recomienda llevar a cabo ensayos crónicos y de metabolómica ecológica para estudiar los efectos de la FAP en los diferentes niveles de la organización trófica (Müller, *et al.*, 2019; Turja, *et al.*, 2020).

Conclusiones

Los tres organismos evaluados, *L. minor*, *D. magna* y *D. rerio*, mostraron una vulnerabilidad diferenciada ante la fracción acumulada de petróleo (FAP) como se evidenció en los efectos letales y subletales. Con base en la NOEC, las variables más sensibles en la lenteja de agua fueron la clorosis y el peso seco a las 168 horas de exposición. La CL_{50} y la CE_{50} a las 48 h de exposición mostraron gran sensibilidad en la pulga de agua. Por último, la NOEC del ensayo con el pez cebra para las variables de hipoactividad, escape hacia el fondo e hipoventilación a las 96 horas de exposición resultaron ser las de mayor sensibilidad. El cociente de riesgo en la evaluación de riesgo ambiental fue mayor a 1, lo que evidenció en todos los casos la existencia de riesgo para el ecosistema dulceacuícola, con el valor más tóxico registrado en la LOEC de la lenteja de agua (0,4 mg/L). Si bien los tres organismos evaluados fueron sensibles al tóxico, se determinó un orden de ecotoxicidad decreciente tomando la variable más sensible de cada indicador con base en la LOEC: *L. minor* (clorosis, a las 168 h) > *D. magna* (inmovilidad, a las 48 h) > *D. rerio* (escape hacia el fondo, a las 96 h).

Agradecimientos

Los autores agradecen el financiamiento económico del Concurso “Fondos Internos” del 2018 de la Universidad Científica del Sur, Lima, Perú, y a la compañía Repsol, Lima, Perú, por la donación del petróleo crudo empleado en este trabajo.

Información suplementaria

Tabla 1S. Variables físico-químicas medidas al inicio (0 h) y final (168 h) del bioensayo con *Lemna minor* expuesta a la fracción acumulada de petróleo. Ver tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1398/3095>

Tabla 2S. Variables físico-químicas medidas al inicio (0 h) y final (48 h) del bioensayo con *Daphnia magna* expuesta a la fracción acumulada de petróleo. Ver tabla 2S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1398/3095>

Tabla 3S. Variables físico-químicas medidas al inicio (0 h) y final (96 h) del bioensayo con *Danio rerio* expuesta a la fracción acumulada de petróleo. Ver tabla 3S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1398/3095>

Contribución de los autores

AVCM: concepción del estudio, experimentos, evaluación de los resultados, redacción del borrador y aprobación de la versión final documento. JI: concepción del estudio, experimentos, evaluación de los resultados, redacción del borrador y aprobación de la versión final documento.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Almeda, R., Hyatt, C., Buskey, E.J.** (2014). Toxicity of dispersant Corexit 9500A and crude oil to marine microzooplankton. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **106**: 76-85.
- Arfsten, D. P., Schaeffer, D. J., Mulveny, D. C.** (1996). The effects of near ultraviolet radiation on the toxic effects of polycyclic aromatic hydrocarbons in animals and plants: A review. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **33**: 1-24.
- Avila, T.R., Bersano, J.G.F., Fillmann, G.** (2010). Lethal and sub-lethal effects of the water-soluble fraction of a light crude oil on the planktonic copepod *Acartia tonsa*. *J. Braz. Soc. Ecotoxicol.* **5**: 19-25.
- Barros, I.T., Ceccon, J.P., Glinski, A., Liebel, S., Grötzner, S.R., Ferreira, M.A., Benedito, E., Feijó, C., Filipak, F., Oliveira, C.A.** (2017). Environmental risk assessment in five rivers of Parana River basin, Southern Brazil, through biomarkers in *Astyanax* spp. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **24**: 16228-16240.
- Becerra, S., Paichard, E., Sturma, A., Maurice, L.** (2013). Vivir con la contaminación petrolera en el Ecuador: percepciones sociales del riesgo sanitario y capacidad de respuesta. *Revista Lider.* **23**: 102-120.
- Berrojalbiz, N., Lacorte, S., Calbet, A., Saiz, E., Barata, C., Dachs, J.** (2009). Accumulation and cycling of polycyclic aromatic hydrocarbons in zooplankton. *Environ. Sci. Technol.* **43**: 2295-2301.
- Blewett, T. A., Delompré, P. L. M., Glover, C. N., Goss, G. G.** (2018). Physical immobility as a sensitive indicator of hydraulic fracturing fluid toxicity towards *Daphnia magna*. *Sci. Total Environ.* **635**: 639-643.
- Blinova, I., Kanarbik, L., Sihtmäe, M., Kahru, A.** (2016). Toxicity of water accommodated fractions of Estonian Shale fuel oils to aquatic organisms. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **70**: 383-391.
- Bobra, A.M., Shiu, W.Y., Mackay, D., Goodman, R.H.** (1989). Acute toxicity of dispersed fresh and weathered crude oil and dispersants to *Daphnia magna*. *Chemosphere.* **19**: 1199-1222.
- Bravo, E.** (2007). Los impactos de la explotación petrolera en ecosistemas tropicales y la biodiversidad. *Acción ecológica.* **24**: 35-42.
- Calderón-Delgado, I.C., Mora-Solarte, D.A., Velasco-Santamaría, Y.M.** (2020). Respuestas fisiológicas y capacidad antioxidante de *Chlorella vulgaris* (Chlorellaceae) expuesta a fenantreno. *Acta biol. Colomb.* **25**: 225-234.
- Campos, L.A., Cariello, F.A., Simões, L.N., Paulino, M.G., Vargas, T.S., Fernandes, M.N., Scherer, R., Chippari-Gomes, A.R.** (2017). Water-soluble fraction of petroleum induces genotoxicity and morphological effects in fat snook (*Centropomus parallelus*). *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **144**: 275-282.
- Claireaux, G., Quéau, P., Marras, S., Le Floch, S., Farrell, A. P., Nicolas-Kopec, A., Lemaire, P., Domenici, P.** (2018). Avoidance threshold to oil water-soluble fraction by a juvenile marine teleost Fish. *Environ. Toxicol. Chem.* **37**: 854-859.
- Cleuvers, M.** (2003). Aquatic ecotoxicity of pharmaceuticals including the assessment of combination effects. *Toxicol. Lett.* **142**: 185-194.
- Djomo, J.E., Garrigues, P., Narbonne, J.F.** (1996). Uptake and depuration of polycyclic aromatic hydrocarbons from sediment by the zebrafish (*Brachydanio Rerio*). *Environ. Toxicol. Chem.* **15**: 1177-1181.
- Duesterlo, S., Short, J.W., Barron, M.G.** (2002). Photoenhanced toxicity of weathered Alaska North slope crude oil to the calanoid copepods *Calanus marshallae* and *Metridia okhotensis*. *Environ. Sci. Technol.* **36**: 3853-3959.
- Edema, N.E., Okoloko, E.G., Agbogidi, O.M.** (2007). Physico-chemical characteristics of the water-soluble fraction of Ogini well-head crude oil and the effects on *Pristia stratiotes* Linn (Water lettuce). *Am. Eurasian. J. Agric. Environ. Sci.* **2**: 633-638.
- Edema, N.E. & Okoloko, E.G.** (2008). Composition of the water soluble fraction (WSF) of Amukpe well-head crude oil before and after exposure to *Pristia stratiotes* L. *Res. J. App. Sci.* **3**: 143-146.
- Ekanem, A.P., Asuquo, F.E., Ndick, E.J.** (2011). Toxicity of crude oil to fresh water shrimp, *Macrobrachium macrobrachion* and *Macrobrachium vollenhovenii* from Nigerian coastal water. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **86**: 394-397.

- Eshagberi, G.O.** (2017). Toxic effects of water-soluble fractions of crude oil, diesel and gasoline on *Ceratophyllum Demersum*. *International Journal of Health and Medicine*. **2**: 6-9.
- Fekete-Kertész, I., Kunglén-Nagy, Z., Gruiz, K., Magyar, A., Farkas, E., Molnár, M.** (2015). Assessing toxicity of organic aquatic micropollutants based on the total chlorophyll content of *Lemna minor* as a sensitive endpoint. *Period. Polytech. Chem. Eng.* **59**: 262-271.
- Fekete-Kertész, I., Piszmán, D., Molnár, M.** (2017). Particle size and concentration dependent ecotoxicity of nano- and microscale TiO₂ —Comparative study by different aquatic test organisms of different trophic levels. *Water Air Soil Pollut.* **228**: 245.
- Flores, M.A., Torras, S., Téllez, R.** (2004). Medidas de mitigación para uso de suelos contaminados por derrames de hidrocarburos en infraestructura de transporte terrestre (Publicación técnica N°257). Secretaría de comunicaciones y transportes instituto mexicano del transporte. Fecha de consulta: agosto de 2018. Disponible en: <https://www.imt.mx/archivos/Publicaciones/PublicacionTecnica/pt257.pdf>
- Gonçalves, R., Scholze, M., Ferreira, A.M., Martins, M., Correia, A.D.** (2008). The joint effect of polycyclic aromatic hydrocarbons on fish behavior. *Environ. Res.* **108**: 205-213.
- Ha, H., Park, K., Kang, G., Lee, S.** (2019). QSAR study using toxicity of *Daphnia magna* and *Hyalella azteca* through exposure to polycyclic aromatic hydrocarbon (PAHs). *Ecotoxicology*. **28**: 333-342.
- Holth, T.F., Eidsvoll, D.P., Farmen, E., Sanders, M.B., Martínez-Gómez, C., Budzinski, H., Burgeot, T., Guilherminog, L., Hylland, K.** (2014). Effects of water accommodated fractions of crude oils and diesel on a suite of biomarkers in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquat. Toxicol.* **154**: 240-252.
- Hsu, C.S. & Robinson, P.R.** (2019). Chemical Composition. En C.S. Hsu, P.R. Robinson (Ed.), *Petroleum science and technology* (pp. 39-56). Cham, Suiza: Springer.
- Huang, X.D., Dixon, D.G., Greenberg, B.M.** (1993). Impacts of uv radiation and photomodification on the toxicity of PAHs to the higher plant *Lemna gibba* (duckweed). *Environ. Toxicol. Chem.* **12**: 1067-1077.
- Iannacone, J., Alvaríño-Flores, L., Paredes-Espinal, C., Ayala-Oroya, H.** (2012). Toxicidad aguda y crónica de la quinoleína fenólica sobre la pulga del agua *Daphnia magna*. *Biologist (Lima)*. **10**: 24-33.
- Lari, E., Abtahi, B., Seyed, M., Mohaddes, E., Doving, K.D.** (2015a). The effect of sublethal concentrations of the water-soluble fraction of crude oil on the chemosensory function of Caspian roach, *Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870). *Environ. Toxicol. Chem.* **34**: 1826-1832.
- Lari, E., Abtahi, B., Hashtroudi, M.S.** (2015b). The effect of the water soluble fraction of crude oil on survival, physiology and behaviour of Caspian roach, *Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870). *Aquat. Toxicol.* **170**: 330-334.
- Leadley, T., McLeod, A., Johnson, T., Heath, T., Drouillard, K.** (2015). Uncovering adaptive versus acclimatized alterations in standard metabolic rate in Brown Bullhead (*Ameiurus nebulosus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **73**: 973-981.
- Lopes, A., Da Rosa-Osman, S.M., Fernandez M.T.** (2009). Effects of crude oil on survival, morphology, and anatomy of two aquatic macrophytes from the Amazon floodplains. *Hidrobiología*. **636**: 295-305.
- Martínez-Jerónimo, F., Villaseñor, R., Ríos, G., Espinosa-Chávez, F.** (2005). Toxicity of the crude oil water-soluble fraction and kaolin-adsorbed crude Oil on *Daphnia magna* (Crustacea: Anomopoda). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **48**: 444-449.
- Ministerios de Ambiente-MINAM.** Decreto Supremo N° 004-2017 (7 de junio de 2017). Aprueban estándares de calidad ambiental (ECA) para agua y establecen disposiciones complementarias. *Diario Oficial El Peruano*, 7 de junio de 2017.
- Müller, J.B., Melegari, S.P., Perreault, F., Matias, W.G.** (2019). Comparative assessment of acute and chronic ecotoxicity of water soluble fractions of diesel and biodiesel on *Daphnia magna* and *Alivibrio fischeri*. *Chemosphere*. **221**: 640-646.
- Ndimiele, P.E.** (2011). Acute toxicity of Nigerian crude oil (Bonny Light) to *Desmocarís trispinosa* (Crustacea, Palaemonidae). *AACL. Bioflux.* **4**: 606-610.
- Neff, J. M., Ostazeski, S., Gardiner, W., Stejskal, I.** (2000). Effects of weathering on the toxicity of three offshore Australian crude oils and a diesel fuel to marine animals. *Environ. Toxicol. Chem.* **19**: 1809-1821.
- OCDE.** (2004). Guideline for testing of Chemicals. Test No. 202: *Daphnia* sp. Acute Immobilisation Test. Fecha de consulta: entre marzo y julio de 2019. Disponible en: <https://www.oecd-ilibrary.org/docserver/9789264069947-en.pdf?expires=1621114445&id=id&accname=guest&checksum=784CB027CAFE3363FE66D15BAAA3B9C6>

- OCDE.** (2006). Guideline for testing of Chemicals. Test No. 221: *Lemma* sp. Growth Inhibition Test. Fecha de consulta: entre marzo y julio de 2019. Disponible en: <https://www.oecd-ilibrary.org/docserver/9789264016194-en.pdf?expires=1621114790&id=id&accname=guest&checksum=9EAE42390B8516E21F87321CEB26DCCF>
- OCDE.** (2011). Manual for the Assessment of Chemicals. Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económicos. Fecha de consulta: 21 de agosto de 2019. Disponible en: <http://www.oecd.org/chemicalsafety/risk-assessment/49188998.pdf>
- OCDE.** (2018). Guideline for testing of Chemicals. Test No. 203: Draft revised version. Fish, Acute Toxicity Test. Fecha de consulta: entre marzo y julio de 2019. Disponible en: <https://www.oecd.org/chemicalsafety/testing/draft-revised-test-guideline-203-fish-acute-toxicity-test.pdf>
- Oliveira, I.B., Groh, K.J., Schönenberger, R., Barroso, C., Thomas, K.V., Suter, M. J.F.** (2017). Toxicity of emerging antifouling biocides to non-target freshwater organisms from three trophic levels. *Aquat. Toxicol.* **191**: 164-174.
- Omar-Ali, A., Hohn, C., Allen, P.J., Rodríguez, J., Petrie-Hanson, L.** (2015). Tissue PAH, blood cell and tissue changes following exposure to water accommodated fractions of crude oil in alligator gar, *Atractosteus spatula*. *Mar. Environ. Res.* **108**: 33-44.
- Parmar, T.K., Rawtani, D., Agrawal, Y.K.** (2016). Bioindicators: the natural indicator of environmental pollution. *Front. Life. Sci.* **9**: 110-118.
- Philibert, D.A., Philibert, C.P., Lewis, C., Tierney, K.B.** (2016). Comparison of diluted bitumen (Dilbit) and conventional crude oil toxicity to developing zebrafish. *Environ. Sci. Technol.* **50**: 6091-6098.
- Picone, M., Distefano, G.G., Marchetto, D., Russo, M., Vecchiato, M., Gambaro, A., Barbante, C., Ghirardini, A.G.** (2021). Fragrance materials (FMs) affect the larval development of the copepod. *Acartia tonsa*: An emerging issue for marine ecosystems. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **215**: 112146.
- Salaberria, L., Brakstad, O.G., Olsen, A.J., Nordtug, T., Hansen, B. H.** (2014). Endocrine and AhR-CYP1A pathway responses to the water-soluble fraction of oil in zebrafish (*Danio rerio* Hamilton). *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A.* **77**: 506-515.
- Sekomo, C.B., Rousseau, D.P.L., Saleh, S.A., Lens, P.N.L.** (2012). Heavy metal removal in duckweed and algae ponds as a polishing step for textile wastewater treatment. *Ecol. Eng.* **44**: 102-110.
- Silva, A., Santos, L.H., Antão, C., Delerue-Matos, C., Figueiredo, S.A.** (2017). Ecotoxicological evaluation of chemical indicator substances present as micropollutants in laboratory wastewaters. *Glob. Nest J.* **19**: 94-99.
- Sobrinho-Figueroa, A.** (2018). Toxic effect of commercial detergents on organisms from different trophic levels. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **25**: 13283-13291.
- Sørensen, L., Sørhus, E., Nordtug, T., Incardona, J.P., Linbo, T.L., Giovanetti, L., Karlsen, Ø., Meier, S.** (2017). Oil droplet fouling and differential toxicokinetics of polycyclic aromatic hydrocarbons in embryos of Atlantic haddock and cod. *PLoS ONE.* **12**: e0180048.
- Turja, R., Sanni, S., Stankevičiūtė, M., Butrimavičienė, L., Devier, M.H., Budzinski, H., Lehtonen, K.K.** (2020). Biomarker responses and accumulation of polycyclic aromatic hydrocarbons in *Mytilus trossulus* and *Gammarus oceanicus* during exposure to crude oil. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **27**: 15498-15514.
- Wang, Y., Shen, C., Wang, C., Zhou, Y., Gao, D., Zuo, Z.** (2018). Maternal and embryonic exposure to the water soluble fraction of crude oil or lead induces behavioral abnormalities in zebrafish *Danio rerio*, and the mechanisms involved. *Chemosphere.* **191**: 7-16.
- Wernersson, A.** (2004). Aquatic ecotoxicity due to oil pollution in the Ecuadorian Amazon. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* **7**: 127-136.
- Wilson, K., Ralph, P.** (2008). A comparison of the effects of Tapis crude oil and dispersed crude oil on subtidal *Zostera capricorni*. *IOSC Proceedings.* **2008**: 859-864.
- Xu, G., Zhang, L., Yu, W., Sun, Z., Guan, J., Zhang, J., Lin, J., Zhou, J., Fan, J., Murugadoss, V., Guo, Z.** (2020). Low optical dosage heating-reduced viscosity for fast and large-scale cleanup of spilled crude oil by reduced graphene oxide melamine nanocomposite adsorbents. *Nanotechnology.* **31**: 225402.
- Yang, S., Ye, R., Han, B., Wei, C., Yang, X.** (2014). Ecotoxicological effect of nano-silicon dioxide particles on *Daphnia magna*. *Integr. Ferroelectr.* **154**: 64-72.
- Yu, X., Xu, C., Liu, H., Xing, B., Chen, L., Zhang, G.** (2015). Effects of crude oil and dispersed crude oil on the critical swimming speed of puffer fish, *Takifugu rubripes*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **94**: 549-553.

Artículo original

Dípteros acuáticos de dos humedales de la costa central de Perú y obtención de adultos a partir de pupas en el laboratorio

Aquatic Diptera from two wetlands of the central coast of Perú and obtention of adults from pupae in the laboratory

✉ Rodolfo Mauricio Castillo-Velásquez*, ✉ Ernesto W. Alvarado-García,
✉ Adriana R. Laurent-Ríos, ✉ Ana A. Huamantínco-Araujo

Laboratorio de Invertebrados Acuáticos, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.

Resumen

Los humedales costeros son ecosistemas que cada día se reducen más debido a factores antrópicos. Los estudios taxonómicos y ecológicos de estos ambientes son escasos, en especial en el Neotrópico. La falta de monitoreos biológicos en estas zonas impide evidenciar la probable pérdida de biodiversidad acuática. El presente estudio tuvo como objetivo elaborar los primeros listados taxonómicos de larvas de dípteros acuáticos de dos humedales de la costa central de Perú, así como describir la crianza de pupas y emergencia de adultos de Ephydridae (Diptera) en el laboratorio. Las estaciones de muestreo con presencia de pupas de efíridos se caracterizaron por presentar aguas rasas con sustrato fangoso y vegetación emergente de porte bajo; solo las pupas de *Ephydra gracilis* se encontraron en pozas poco profundas y sin vegetación, flotando o incrustadas en costras de sal. El éxito de la crianza de efíridos fue del 53 %, donde el desarrollo de hongos y la aparición de himenópteros parasitoides redujo dicho porcentaje en algunos de los géneros. El éxito de los adultos emergidos de *E. gracilis* fue menor que el de los demás, probablemente por la ausencia de alguna condición fisicoquímica que solo encuentran en su hábitat natural. Se brinda aquí un primer listado taxonómico de dípteros acuáticos y parasitoides en estos dos humedales costeros, el primer registro de *Ephydra gracilis* (Packard, 1871) en Suramérica e ilustraciones de las pupas como apoyo para su identificación. Además, se presentan recomendaciones para la recolección y el cuidado de dípteros en estadios tempranos en el laboratorio.

Palabras Clave: Insecta; Ephydridae; Primer registro; Crianza; Neotrópico; Desierto costero.

Abstract

Coastal wetlands are ecosystems that are being reduced every day due to anthropic factors. In these environments, taxonomic and ecological studies are scarce, especially in the Neotropical zone. The lack of biological monitoring in these areas has prevented the gathering of evidence on a probable loss of aquatic biodiversity. In the present study, we present the first taxonomic list of aquatic Diptera larvae from two wetlands of the central coast of Perú. Additionally, we describe the breeding of pupae and the emergence of Ephydridae (Diptera) adults in the laboratory. The sites with the presence of Ephydridae pupae were characterized by shallow waters with a muddy substrate and low vegetation; only *Ephydra gracilis* pupae were found in shallow pools with no vegetation, floating or embedded in salt crusts. The success of ephedrid flies breeding was 53% as the development of fungi and the emergence of parasitoid Hymenoptera reduced the emergence success of some of the genera. Adult emergence success from *Ephydra gracilis* was lower than that of others, probably due to the lack of some physicochemical condition only found in its natural habitat. We present a first taxonomic listing of aquatic Diptera for two coastal wetlands, the first record of *Ephydra gracilis* (Packard, 1871) in South America, and illustrations of the pupae supporting its identification. We also give recommendations for the collection and care of early stages of Diptera flies in the laboratory.

Keywords: Insecta; Ephydridae; First record; Breeding; Neotropical; Coastal desert.

Citación: Castillo-Velásquez RM, Alvarado-García EW, Laurent-Ríos AR, *et al.* Dípteros acuáticos de dos humedales de la costa central de Perú y obtención de adultos a partir de pupas en el laboratorio. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):795-805, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefy.n.1350>

Editor: Gabriel Roldán

***Correspondencia:**
Rodolfo Mauricio Castillo-Velásquez;
rodolfomauricio.castillo@unmsm.edu.pe

Recibido: 23 de noviembre de 2020

Aceptado: 15 de julio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

Los humedales de la costa peruana son ecosistemas muy sensibles que están siendo sometidos a fuertes presiones antropogénicas. No obstante, los humedales y su biota pueden amortiguar estas presiones hasta cierto nivel (**Castillo & Huamantínco, 2020**). Carquín-Hualmay y Las Salinas de Chilca son dos humedales cercanos al mar, ubicados en la costa central del Perú, en el departamento de Lima, los cuales no cuentan con la protección del estado peruano.

Entre la fauna acuática de estos humedales se encuentran los dípteros, ampliamente distribuidos y de gran diversidad (**Keiper, et al., 2002**), lo que se evidencia en la riqueza y abundancia de especies que suelen encontrarse al estudiar la entomofauna en humedales costeros de Suramérica (**Figuerola, et al., 2009; Clavijo-Awazacko & Amarillo-Suárez, 2013; Peralta & Huamantínco, 2014; Castillo & Huamantínco, 2020**). Entre los Díptera de los humedales costeros se encuentra la familia Ephydriidae, cuyos individuos se conocen como moscas de la orilla, con una riqueza de alrededor de 2.000 especies (**Dawah, et al., 2019**) que incluyen organismos capaces de colonizar desde plantas de importancia agrícola (**Korytkowsky, 1982; Nodomura & Toyoda, 2020**) hasta ambientes inhóspitos como lagos alcalinos, hipersalinos, pozas de petróleo y aguas termales sulfurosas (**Foote, 1995; Mathis & Simpson, 1981**). Esta capacidad convierte a los efídridos en organismos idóneos para realizar pruebas relacionadas con la adaptación reproductiva en distintos hábitats (estables, inestables, efímeros y duraderos) (**Connel & Sheiring, 1982**). Las larvas acuáticas poseen caracteres morfológicos poco marcados y suelen ser un problema a la hora de su identificación en inventarios y estudios ecológicos, pues muchas especies se recolectan e identifican en un estadio determinado, por lo que muchos autores crían las larvas y ninfas en el laboratorio o en campo hasta la aparición de los adultos para aumentar el conocimiento taxonómico de la familia.

La obtención de efídridos en distintos estadios de desarrollo varía ampliamente en la literatura: **Keiper & Walton (2000)** capturaron adultos en campo y propiciaron su reproducción en frascos y la oviposición en diferentes sustratos, entre ellos, medios acuosos con algas donde flotaban los huevos, larvas y pupas, así como sustratos sólidos y detritus que, además, servían de alimento (**Foote, 1982, 1990**); otros autores han recurrido a invertir la cámara de reproducción directamente sobre el sustrato con algas que para que ocurra la oviposición y pueda caracterizarse el ciclo de vida (**Zack, 1983**). En otros estudios las larvas o pupas se recolectan directamente y no se requiere de la oviposición de adultos, en su reemplazo se utilizan recipientes individuales con un sustrato de algodón que se humedece periódicamente como describen **Mathis & Simpson (1981)**. En síntesis, los principales requerimientos de las pupas de Ephydriidae para que de ellas emerjan los adultos son los sustratos húmedos, preferentemente en el agua del hábitat, y el uso de elementos donde pueda posarse el adulto al emerger.

Se escogió a los dípteros, en especial los efídridos, como objeto de estudio debido a su importancia como primer eslabón en algunas cadenas tróficas en ambientes lénticos, y su papel de plaga y también de alimento para la vida silvestre (**Diamond, et al., 2001; Lietti, et al., 2016; Dawah, et al., 2019**), pues en muchos de sus estadios inmaduros representan una importante fuente de recursos para las aves migratorias (**Wirth, et al., 1987; O'Grady, et al., 2014**), hasta el punto de que su abundancia se relaciona con la distribución de las aves en el área donde se asientan (**Rooth, 1965; Van de Craats, 2016**). Los efídridos también tienen la capacidad de colonizar nuevos hábitats y recursos de manera rápida (**Tomberlin & Adler, 1998**) y muchas de sus especies pueden ocupar una gran variedad de microhábitats en ambientes lénticos (**Keiper, et al., 2002**), siendo la biomasa que producen equiparable con la de familias como la Chironomidae (**King & Brazner, 1999**).

Si bien existen algunas claves y descripciones generales de los adultos de la familia Ephydriidae en el Neotrópico (**Mathis, 2008; Mathis, et al., 2014; Mathis & Marinoni, 2016**), las requeridas para los estadios inmaduros son escasas (**Lizarralde de Grosso, 1980; 2001**), ya que los trabajos al respecto corresponden al hemisferio norte (**Zatwarnicki, 1997**;

Merritt, et al., 2008). Las larvas y pupas suelen ser difíciles de identificar en inventarios y estudios ecológicos, por lo que se obtienen adultos a partir de la crianza de pupas en el laboratorio para respaldar la identificación en su diversidad corporal y ornamentación. Esta interrelación entre pupa y adulto es una óptima herramienta complementaria para la identificación de los dípteros acuáticos. El objetivo del presente estudio fue inventariar la comunidad de dípteros acuáticos de dos humedales de la costa central de Perú y describir la crianza de efídridos a partir de sus pupas en el laboratorio.

Materiales y métodos

Los muestreos y crianza de dípteros se realizaron en noviembre del 2018 en Salinas de Chilca y en abril del 2019 en el humedal Carquín-Hualmay. Durante el trabajo de campo se describieron someramente los puntos de recolección y se registró el pH, la conductividad, los sólidos disueltos totales (SDT) y la salinidad del agua en cuatro de los siete puntos muestreados, dos de ellos en Salinas de Chilca y dos en el humedal Carquín-Hualmay.

En la recolección cuantitativa de macroinvertebrados se utilizó una red de tipo D con abertura de malla de 500 μm y se hicieron barridos de un metro a lo largo de un área de 0,3 m² en cada estación de muestreo (**Domínguez & Fernández, 2009**). La muestra fue depositada en bolsas plásticas y fijada con alcohol al 96 %. La identificación taxonómica se realizó hasta el nivel de familia o género utilizando claves especializadas (**Hamada, et al., 2018; Domínguez y Fernández, 2009**).

Para la crianza, se recolectaron larvas y pupas de Diptera: Ephydridae en los bordes y entre la vegetación de las lagunas. En el laboratorio se acondicionó el espacio y los materiales necesarios para recibir las pupas siguiendo hasta donde fue posible las recomendaciones del protocolo utilizado por **Mathis & Simpson (1981)**. Las pupas se transportaron en recipientes plásticos de 15 x 15 cm que contenían agua y plantas del humedal. En el laboratorio se colocaron en frascos de plástico individuales con una base de algodón humedecido con gotas de agua de la propia laguna y una fracción de vegetación para que las moscas tuvieran un sustento a la hora de emerger; por último, los frascos se cerraron con un tapón de algodón para evitar que los ejemplares escaparan al eclosionar (**Mathis & Simpson, 1981**). Las pupas se criaron a temperatura ambiente y con luz natural. Posteriormente, dado que los días que los adultos de Ephydridae tardan en emerger suman aproximadamente una semana (**Mathis & Simpson, 1981; Foote, 1982, 1990**), se optó por esperar 10 días y llevar un registro de cada día. Una vez emergidos los adultos, se les facilitó el alimento, cambiándolo cada día para evitar la contaminación del frasco. Además de algas, se les proporcionó barro extraído del borde de las lagunas y jalea real. Se dejaron pasar dos días para que sus estructuras quitinosas se endurecieran y luego se procedió a sacrificarlos y montarlos utilizando minucias (**Bertone, et al., 2019**). Para la identificación se emplearon claves especializadas (**Mathis, 2008; Cumming, et al., 2009; Mathis, et al., 2014; Mathis, et al., 2016**) y se consultó a especialistas. Las ilustraciones de los puparios se hicieron a partir de fotos de diferentes vistas generales y detalles estructurales y de ornamentación desde distintas posiciones. Las fotografías se tomaron con un estereoscopio Nikon SMZ745 utilizando una tableta de dibujo Huion Kamvas Pro 13 y se procesaron con el programa en línea Photopea (<https://www.photopea.com/>), tomando la escala, delineando las siluetas de las vistas generales y colocando los detalles según lo observado en las distintas fotografías. Por último, el material identificado se depositó en la colección de macroinvertebrados bentónicos del Laboratorio de Invertebrados Acuáticos de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Resultados

En la recolección cuantitativa de ambos humedales se identificaron 32 géneros de Diptera y dos taxones de avispas parasitoides que emergieron de pupas de *Brachydeutera* sp. y *Scatella* sp. pertenecientes, respectivamente, a las familias Eulophidae y Figitidae del orden Hymenoptera (**Tabla 1**).

Tabla 1. Inventario total de larvas acuáticas de Diptera obtenidas de la recolección cuantitativa y cualitativa en dos humedales de la costa central del Perú

Familia	Género	Salinas de Chilca	Carquín-Hualmay
Ceratopogonidae	<i>Dasyhelea</i>	X	X
Chironomidae	<i>Goeldichironomus</i>		X
	<i>Chironomus</i>		X
	Chironomidae n.d.	X	X
	<i>Larsia</i>		X
	<i>Parachironomus</i>		X
	<i>Tanytarsus</i>		X
Culicidae	<i>Culex</i>		X
	<i>Ochlerotatus</i>	X	
Dolichopodidae	<i>Hydrophorus</i>		X
	Dolichopodidae n.d.	X	
Ephydriidae	<i>Brachydeutera</i>		X
	<i>Ephydra</i>	X	
	<i>Hydrellia</i>		X
	<i>Mimapsilopa</i>		X
	<i>Neoephydra</i>	X	
	<i>Notiphila</i>		X
	<i>Paralimna</i>		X
	<i>Scatella</i>	X	X
	<i>Setacera</i>		X
Ephydriidae n.d.	X		
Limoniidae	<i>Geranomyia</i>		X
Muscidae	Muscidae n.d.	X	
Phoridae	<i>Megaselia</i>	X	
Psychodidae	<i>Moruseodina</i>		X
	<i>Psychoda</i>		X
	<i>Pericoma</i>		X
Scyomizidae	<i>Sepedon</i>		X
Stratiomyidae	<i>Odontomyia</i>	X	X
	<i>Nemotelus</i>	X	
Syrphidae	<i>Eristalis</i>	X	X
Tabanidae	<i>Tabanus</i>	X	X

n.d.: No determinado.

Se recolectaron 181 pupas de efídridos para la crianza (recolección cualitativa), pertenecientes a siete géneros (**Figura 1; Tabla 2**); cada uno se detalló en diferentes vistas, especialmente de las regiones de interés para facilitar su identificación (**Figuras 1S - 7S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>). En el caso de las pupas recolectadas en las pozas de Salinas de Chilca (estación E1), se encontraron *E. gracilis* en los bordes y, en ocasiones, adheridas a bloques de sal con una gran cantidad de algas que presumiblemente les servían de alimento (**Figura 2a**). En la estación E2 las pupas de *Neoephydra* sp. se encontraron removiendo el sustrato de fondo o flotando en la vegetación de borde, la cual solo presentó algunos parches de *Distichlis spicata*. Las estaciones se caracterizaron por ser rasas (<30 cm) y presentaron valores extremos

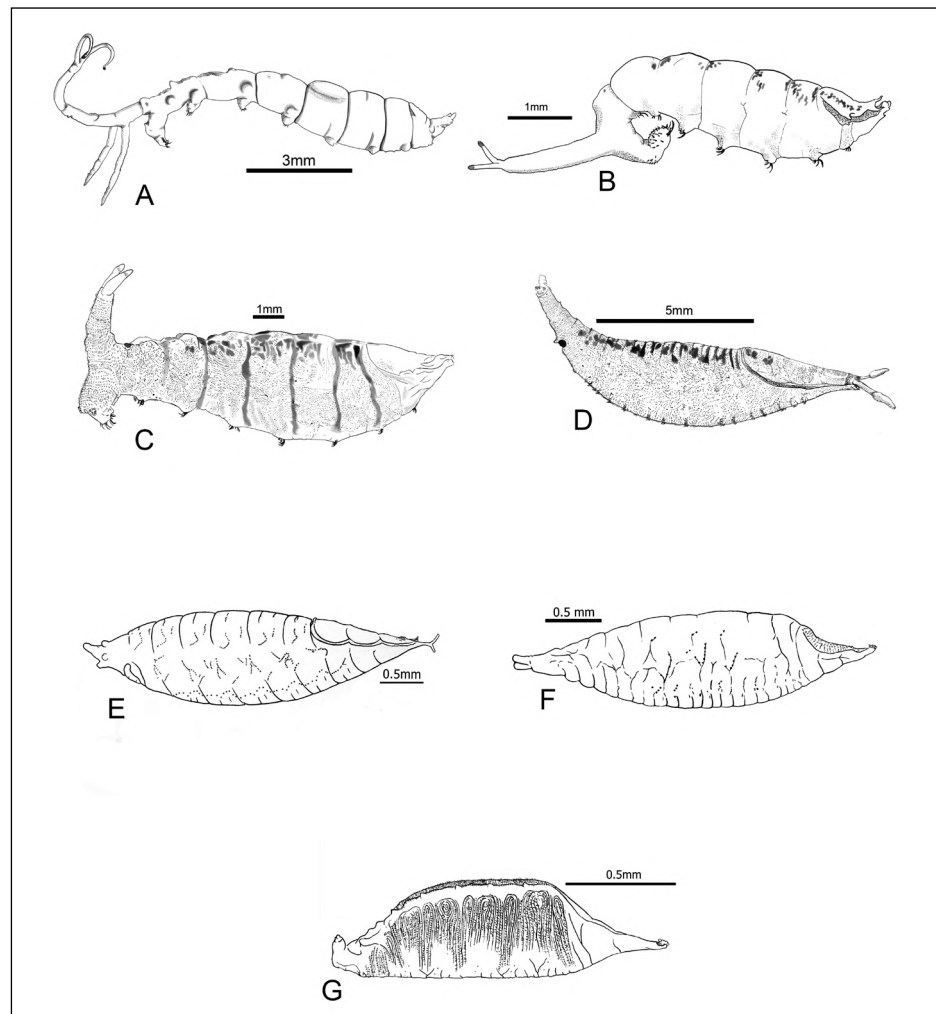


Figura 1. Pupas de Ephydridae colectadas en dos humedales de la costa central del Perú. (a) *Ephydra gracilis*, (b) *Neoephydra* sp., (c) *Setacera* sp., (d) *Brachydeutera* sp., (e) *Paralimna* sp., (f) *Scatella* sp., (g) *Mimapsilopa* sp.

Tabla 2. Insectos y parasitoides obtenidos de la crianza de Ephydridae en dos humedales de la costa central (Lima, Perú)

Humedal	Especies	Insectos emergidos	Insectos no emergidos	Parasitoides	Total
Salinas de Chilca	<i>Ephydra gracilis</i>	4	16	0	20
	<i>Neoephydra</i> sp.	16	4	0	20
Carquín-Hualmay	<i>Brachydeutera</i> sp.	2	3	1 ^(b)	6
	<i>Mimapsilopa</i> sp.	34	11	0	45
	<i>Paralimna</i> sp.	21	9	0	30
	<i>Scatella</i> sp.	15	32	7 ^(a)	54
	<i>Setacera</i> sp.	4	2	0	6
Total		96	77	8	181

^(a) Parasitoide de la familia Figitidae

^(b) Parasitoide de la familia Eulophidae

de salinidad del agua (>85 g/L), con temperaturas cercanas a los 20 °C (**Tabla 3**). En el humedal Carquín-Hualmay se encontró una mayor cantidad de pupas en dos de las cinco estaciones establecidas al remover el sustrato o flotando en la superficie del agua entre la vegetación acuática, compuesta mayormente por *Bacopa monnieri* e *Hydrocotyle ranunculoides* (**Figura 2b**). Allí las estaciones se caracterizaron por ser poco profundas (<50 cm) y presentar valores elevados de la temperatura del agua (>30°C) y de oxígeno disuelto (**Tabla 3**).

En el laboratorio las pupas se criaron individualmente (**Figura 2c**) en una temperatura que varió entre los 25 y 28 °C; muchos de los adultos emergieron y al día siguiente extendieron sus alas sin problemas, se alimentaron con normalidad de las jaleas, las algas o el barro extraído de los bordes e, inclusive, volaron o pegaron saltos; otros, en cambio, apenas abrieron la placa cefálica del pupario o emergieron, pero no lograron extender sus alas (*Brachydeutera* sp. y *Setacera* sp.) y, en algunos casos, murieron, o sobrevivieron pero sin desplegar las alas. Aunque siempre se procuró cambiar el soporte de algas o barro diariamente, algunos adultos emergidos presentaron abdómenes aplanados al cabo de unos días y murieron de inanición horas después, en especial los adultos de *E. gracilis* (**Figura 2d**). En uno de los recipientes de control acondicionados con fragmentos de su hábitat la supervivencia de los adultos emergidos fue prácticamente del 100 %. En algunos frascos

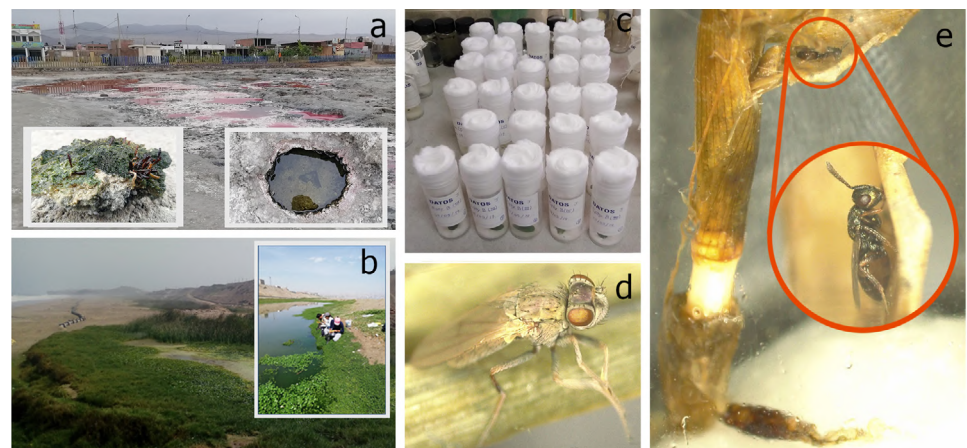


Figura 2. Resumen fotográfico del proceso de crianza, desde la colecta de las pupas hasta la emergencia de los adultos y parasitoides. a) Salinas de Chilca, de izquierda a derecha: Detalle de los bloques de sal y las pozas salinas; b) Recolección manual de individuos en el Humedal Carquín-Hualmay; c) Frasco acondicionado para el desarrollo de las pupas; d) Adulto emergido de *Ephydra gracilis*; e) Parasitoide emergido de la pupa de *Scatella* sp.

Tabla 3. Ubicación geográfica y parámetros fisicoquímicos del agua de los puntos de muestreo

Humedal	Puntos de muestreo	Coordenadas	Conductividad (mS)	STD (ppt)	Salinidad (ppt)	Temperatura (°C)	Oxígeno disuelto (ppm)	pH
Salinas de Chilca	E1	12°32'41,82"S 76°43'21,48"O	300,2	201,0	150,4	19,7	4,52	7,93
	E2	12°32'41,75"S 76°43'26,02"O	178,5	97,1	86,8	21,2	9,14	8,89
Carquín-Hualmay	E1	11°6'16,95"S 77°37'10,70"O	1.172	1.180	0,886	30,9	9,60	7,85
	E2	11°6'18,60"S 77°37'8,80"O	1.824	1.221	0,919	32,6	12,57	8,51

las pupas fueron colonizadas por hongos que causaron la muerte de los especímenes días más tarde. Por último, de algunas pupas de *Scatella* sp. y *Brachydeutera* sp. emergieron parasitoides pertenecientes al orden Hymenoptera (**Figura 2e**), que se alimentaron de la pupa contenida en el pupario. A pesar de los problemas que se presentaron durante la crianza, el porcentaje de adultos que emergieron fue del 53 %.

Discusión

Este trabajo constituye el primer inventario de dípteros acuáticos de los humedales de Carquín-Hualmay y Salinas de Chilca. Muchas de las familias y géneros encontrados en el estudio coinciden con los registros de otras publicaciones sobre humedales en la zona costera suramericana, lo que sugiere una composición persistente (**Blancas, 1978; Minaya, 1978; Peralta & Huamantínco, 2014; Castillo & Huamantínco, 2020**). Se destaca el registro en la localidad de Salinas de Chilca de *E. gracilis*, el primero en Suramérica y el país, pues ya existen reportes en Norteamérica y Centroamérica (**Aldrich, 1912; Herbst, et al., 1999; Kuperman, et al., 2002; Barnes & Wurtsbaugh, 2015; Mathis & Marinoni, 2016**), incluidas algunas islas del Caribe (**Wolcott, 1941; Broche-Otero, 2006**), y en Hawai (**Wirth, 1947**).

En el presente estudio se recolectaron las pupas de *E. gracilis* y *Neoephydra* sp. en las pozas salinas (E1) y en la laguna La Milagrosa de las Salinas de Chilca (E2); vale la pena resaltar que en la estación E1 se registraron los valores más elevados de salinidad del agua (150,4 g/L). Los registros de *E. gracilis* en latitudes más boreales muestran que esta especie suele ocupar lagunas salinas (**Wirth, 1947; Rooth, 1965**), más concretamente, los individuos en estadios inmaduros se pueden encontrar guarecidos entre las piedras o debajo de ellas y en costras de sal, donde suelen aferrarse las pupas (**Rooth, 1965**). Fisiológicamente esta especie es capaz de tolerar altos niveles de salinidad, capacidad que al parecer se debe a la alta osmolalidad de su hemolinfa, que fluctúa entre 700 y 1000 mOsm, siendo este un nivel inusualmente alto para los insectos (**Herbst, 1999**). Se tienen registros de *Neoephydra* sp. en hábitats pantanosos en el sur de Suramérica, en tanto que en Brasil se la ha registrado en aguas cálidas cubiertas de algas y salinas acumuladas en depresiones de las rocas cerca a la orilla del mar (**Oliveira, 1954, 1958; Mathis, 2008**), siendo este último hábitat similar al de Salinas de Chilca, donde esta especie se encontró en el presente estudio.

En la bibliografía se describen los tipos de hábitat para especies como *Paralimna punctipennis* (**Deonier, 1964**), *Brachydeutera sturtevantii* (**Deonier, 1964**), *Setacera atrovirens*, *Scatella favillacea*, *S. picea* y *S. stagnalis* (**Scheiring & Foote, 1973**). En el caso de *Paralimna decipiens*, **Wirth (1965)** menciona un hábitat de márgenes de estanques secos en arroyos intermitentes del desierto y en aguas residuales, que debido a la variación de la profundidad y el tipo de sustrato podría considerarse similar a las orillas de las estaciones muestreadas en el humedal Carquín-Hualmay, sin embargo, estas no presentan un flujo continuo de agua. Cabe resaltar que otro de los ambientes en los cuales se tiene registro de *Scatella picea*, *Setacera atrovirens* y *P. decipiens* (**Scheiring & Foote, 1973**) es el cañaveral de marismas, el cual se define como un hábitat que abarca desde suelos saturados de agua hasta zonas sumergidas con una profundidad de un par de pies (60 cm en promedio), y representa una zona intermedia en la sucesión de plantas estrictamente acuáticas y estrictamente terrestres (**Deonier, 1964; Scheiring & Foote, 1973**) que incluye géneros como *Typha* y *Eleocharis*. Sin embargo, a pesar de escoger hábitats similares en el humedal, no se encontró ninguna pupa de Ephydridae en estas zonas, pues estas prefirieron lagunas rasas con sustrato fangoso y vegetación emergente de porte bajo. En el caso del género *Mimapsilopa*, solo los adultos se han descrito taxonómicamente en el continente americano, en Brasil, Argentina, Ecuador y Perú (**Mathis & Zatwarnicki, 1998; Mathis, et al., 2015**), pero sus estadios tempranos aún no han sido descritos. Este trabajo ilustra y describe la pupa de *Mimapsilopa* sp. (sobre la que no se halló información bibliográfica), encontrada en la estación E2 del humedal Carquín-Hualmay flotando entre

la vegetación emergente cercana al borde del cuerpo de agua (*Bacopa monnieri*) en zonas poco profundas, con una temperatura del agua relativamente alta (32,6 °C) y una salinidad menor a 1 ppt.

La variación de las condiciones abióticas con respecto a sus condiciones óptimas podría generar un ambiente estresante que afecta el desarrollo en la etapa de pupación, como sugiere **Vänninen** (2001), por factores como la temperatura, asociados con la viabilidad de las pupas. **Mathis & Simpson** (1981), quienes realizaron la crianza de efídridos en cajas plásticas (*Cirrus* y *Dimecoenia*), reportaron dificultades para mantener a los grupos de adultos vivos, entre ellas, el deterioro rápido de la calidad del sustrato producto de las heces que las moscas producían diariamente; además, sugirieron que, dado que las algas proporcionadas como alimento eran consumidas con celeridad, varios individuos murieron por inanición. En el presente trabajo los individuos fueron criados individualmente, lo que impidió un deterioro mayor del medio por las heces y reguló el consumo del alimento, sin embargo, algunas moscas no se alimentaron, probablemente debido al estrés provocado por otros factores, como la falta de condiciones óptimas de temperatura durante el transporte o la crianza de los individuos. Cabe resaltar que, debido al vacío de información sobre qué taxones podrían encontrarse en las localidades evaluadas y sobre sus necesidades ecológicas, no fue posible inferir con certeza cuáles serían las condiciones ambientales óptimas y el alimento ideal para cada una de las especies criadas con el fin de asegurar la asociación entre el adulto y la pupa.

Entre otros factores que afectaron la emergencia de los adultos pueden mencionarse las infecciones por parasitoides y hongos. Los reportes en la literatura sobre las infecciones por himenópteros parasitoides en efídridos corresponden principalmente a la superfamilia Chalcidoidea, con especies pertenecientes a las familias Braconidae y Eulophidae (**Stiling & Strong**, 1981; **Van Noort, et al.**, 2021), Pteromalidae (**Foote**, 1982; **Mathis & Simpson**, 1981; **Heydon**, 1989) y Figitidae (**Diamond, et al.**, 2001; **Castrillo, et al.**, 2008; **Lietti, et al.**, 2016). En la familia Figitidae, el género *Hexacola* presenta registros de parasitismo por el género *Scatella* en el hemisferio norte, en Estados Unidos y Canadá (**Diamond, et al.**, 2001; **Castrillo, et al.**, 2008), y en el hemisferio sur, en Argentina (**Lietti, et al.**, 2016). Los parasitoides emergidos de las pupas criadas en el laboratorio en el presente estudio se identificaron hasta el nivel de familia (Figitidae) y se encontraron parasitando *Scatella* sp., y los de la familia Eulophidae, parasitando a *Brachydeutera* sp. Esto será útil en futuros trabajos sobre la taxonomía y ecología de estos parasitoides, ya que muchas de estas especies se citan como potenciales controladores de plagas de invernaderos (**Diamond, et al.**, 2001; **Lietti, et al.**, 2016).

En cuanto a los reportes de hongos, **Castrillo, et al.** (2008) trabajaron con pupas esterilizadas y no esterilizadas de *Scatella tenuicosta* y determinaron que algunas cepas del ascomiceto *Beauveria bassiana* (Hypocreales) provocaron una mortalidad promedio de hasta 10,2 % en las pupas y 54,6 % en adultos emergidos de pupas infectadas. En el presente estudio también se presentó una baja mortalidad en las pupas producto de hongos (*Scatella*: 1,85 % y *Paralimna*: 6,67 %), a pesar de no seguir un protocolo de esterilización; sin embargo, no emergieron adultos de ninguna de las pupas que mostraba infección visible por hongos. Es difícil relacionar esta baja mortalidad con un factor en particular, ya que el grado de patogenicidad y de especificidad puede variar mucho en los hongos (**Lovett & Leger**, 2016, 2017), incluso entre cepas de la misma especie (**Chan-Cupul, et al.**, 2010). Aun así, recomendamos que en futuros trabajos que impliquen la crianza se utilicen protocolos de esterilización y asepsia para prevenir el potencial esparcimiento de hongos y otros patógenos entre los individuos.

Conclusión

En este inventario se pudieron identificar 32 géneros de Diptera y dos taxones de avispa parasitoides; además, se logró el primer registro de *E. gracilis* en Perú y Suramérica. La crianza llevada a cabo fue muy útil para la correcta identificación de dípteros acuáticos, y bastante simple de implementar, por lo que se sugiere su uso para complementar la identificación y asociar la pupa con su respectivo adulto.

El Neotrópico es una zona en que aún hay vacíos en el conocimiento de la taxonomía de los dípteros acuáticos, por lo que es necesario explorar nuevos ambientes para inventariar más especies y aportar nuevos datos sobre su ecología en la región.

Información suplementaria

Figura 1S. Pupario de *Ephydra gracilis*. (A) Vista dorsal, (B) Vista lateral, (C) Vista dorsal. Ver figura 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>

Figura 2S. Pupario de *Neoephydra* sp. (A) Vista dorsal, placa cefálica (pc), espiráculos posteriores (ep), (B) Vista Lateral, (C) Vista ventral. Ver figura 2S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>

Figura 3S. Pupario de *Setacera* sp. (A) Vista dorsal, placa cefálica (pc), (B) Vista Lateral, (C) Vista ventral. Ver figura 3S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>

Figura 4S. Pupario de *Scatella* sp. (A) Vista dorsal, (B) Vista lateral, (C) Vista ventral. Ver figura 4S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>

Figura 5S. Pupario de *Brachydeutera* sp. (A) Vista dorsal, (B) Vista lateral, (C) Vista ventral. Ver figura 5S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>

Figura 6S. Pupario de *Paralimna* sp. (A) Vista dorsal, (B) Vista lateral, (C) Vista ventral. Ver figura 6S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>

Figura 7S. Pupario de *Mimapsilopa* sp. (A) Vista dorsal, (B) Vista lateral, (C) Vista lateral. Ver figura 7S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1350/3098>

Agradecimientos

A Tadeusz Zatwarnicki por el envío de bibliografía especializada y el apoyo en la identificación de adultos de la familia Ephydridae. A Jhoany Mallqui Flores y Jimena Huamaní Bullón por el apoyo en la recolección y crianza de las pupas acuáticas del orden Diptera (Ephydridae).

Contribución de los autores

RMCV: concepción y diseño, trabajo de campo y laboratorio, crianza, identificación taxonómica, y redacción del manuscrito. EWAG: trabajo de campo y de laboratorio, crianza, identificación taxonómica e información suplementaria. ARLR: trabajo de campo y de laboratorio, crianza, identificación taxonómica y fotografía. AAHA corroboración taxonómica, revisión del manuscrito.

Conflicto de intereses

Declaramos que ninguno de los autores tiene conflicto de intereses relacionado con el presente trabajo.

Referencias

- Ale-Rocha, R., Ferreira-Keppler, R. L.** (2018) Family Ephydridae. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (789-793). Manaus, Brasil: Elsevier.
- Aldrich, J. M.** (1912). The biology of some western species of the dipterous genus *Ephydra*. J. N. Y. Entomol. Soc. **20** (2): 77-99.
- Barnes, B. D., Wurtsbaugh, W. A.** (2015). The effects of salinity on plankton and benthic communities in the Great Salt Lake, Utah, USA: a microcosm experiment. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **72** (6): 807-817.
- Bertone, M. A.** (2019). Manual of Afrotropical Diptera, Volume 1: Introductory Chapters and Keys to Diptera Families. SANBI. **65** (1): 69-70.
- Blancas, H.** (1978) Insectos que habitan las aguas de Villa (Lima). Rev. Peru. Entomol. **21** (1): 105-108.
- Broche-Otero, M.** (2006). Disponibilidad de presas para aves playeras en las salinas de Cabo Rojo, Puerto Rico y su relación con los factores físicos de la región (Doctoral dissertation). ProQuest.
- Castillo, R. M., Huamantínco, A. A.** (2020). Variación espacial de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la zona litoral del humedal costero Santa Rosa, Lima, Perú. Rev Biol Trop. **68** (1): 50-68. Doi: 10.15517/RBT.V68I1.35233

- Castrillo, L. A., Ugine, T. A., Filotas, M. J., Sanderson, J. P., Vandenberg, J. D., Wraight, S. P.** (2008). Molecular characterization and comparative virulence of *Beauveria bassiana* isolates (Ascomycota: Hypocreales) associated with the greenhouse shore fly, *Scatella tenuicosta* (Diptera: Ephydriidae). *Biocontrol*. **45** (1): 154-162.
- Chan-Cupul, W., Ruiz-Sánchez, E., Cristóbal-Alejo, J., Pérez-Gutiérrez, A., Munguía-Rosales, R., Lara-Reyna, J.** (2010). Desarrollo in vitro de cuatro cepas nativas de *Paecilomyces fumosoroseus* y su patogenicidad en estados inmaduros de mosquita blanca. *Agrociencia*. **44** (5): 587-597.
- Clavijo-Awazacko, H., Amarillo-Suárez, Á.** (2013). Variación taxonómica y funcional en la artropofauna asociada a comunidades vegetales en humedales altoandinos (Colombia)/ Taxonomic and functional variation in arthropod fauna associated with plant to vegetal communities on high-Andean wetlands (Colombia). *Rev. Colomb. Entomol.* **39** (1): 155.
- Connell, T. D., Scheiring, J. F.** (1982). Demography of the Shore Fly, *Scatella picea* (Walker) (Diptera: Ephydriidae). *Environ. Entomol.* **11** (3): 611-617. doi:10.1093/ee/11.3.611
- Cumming, J. M., Wood, D. M., Woodley, N. E., Zumbado, M. A.** (2009). Manual of Central American Diptera. Vol. 1. Ontario, Canadá: NRC Research Press.
- Dawah, H. A., Ahmad, S. K., Abdullah, M. A., Zatwarnicki, T.** (2019). An overview of the Ephydriidae (Diptera) of Saudi Arabia. *Zootaxa*. **4711** (3): 401-445.
- Deonier, D. L.** (1964). Ecological observations on Iowa shore flies (Diptera, Ephydriidae). *Proc. Iowa Acad. Sci.* **71** (1): 496-510.
- Diamond, J. C., Carney, V. A., Murphy, G. D., Allen, W. R.** (2001). First Canadian record of *Hexacola neoscatellae* (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae), a parasitoid of the shore fly, *Scatella stagnalis*. *Gt. Lakes Entomol.* **34** (2): 1-3.
- Domínguez, E., Fernández, H.** (2009). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo.
- Fernández, H. y Domínguez, E.** (2001). Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo.
- Figuerola, R., Suarez, M. L., Andreu, A., Ruiz, V. H., Vidal-Abarca, M. R.** (2009). Caracterización ecológica de humedales de la zona semiárida en Chile Central. *Gayana*. **73** (1): 76-94.
- Foote, B. A.** (1982). Biology and immature stages of *Setacera atrovirens*, a grazer of floating algal mats. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **84** (4): 828-844.
- Foote, B. A.** (1990). Biology and immature stages of *Coenia curvicauda* (Diptera: Ephydriidae). *J. N.Y. Entomol. Soc.* **98** (1): 93-102.
- Foote, B. A.** (1995). Biology of shore flies. *Annu. Rev. Entomol.* **40** (1): 417-442.
- Hamada, N., Thorp J.H. and Rogers, D.C.** (2018). Keys to Neotropical Hexapoda Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates--Volume III. Massachusetts, Estados Unidos: Academic Press.
- Herbst, D. B.** (1999). Biogeography and physiological adaptations of the brine fly genus *Ephydra* (Diptera: Ephydriidae) in saline waters of the Great Basin. *Great Basin nat.* **59** (2): 127-135.
- Heydon, S. L.** (1989). Relationships among holarctic genera in the Cyrtogaster-group with a review of the species of North America north of Mexico (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. N. Y. Entomol. Soc.* **97** (2): 192-217.
- Keiper, J. B., Walton, W. E.** (2000). Biology and immature stages of *Brachydeutera sturtevanti* (Diptera: Ephydriidae), a hyponeustic generalist. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **93** (3): 468-475.
- Keiper, J. B., Walton, W. E., Foote, B. A.** (2002). Biology and ecology of higher Diptera from freshwater wetlands. *Annu. Rev. Entomol.* **47** (1): 207-232.
- King, R. S., Brazner, J. C.** (1999). Coastal wetland insect communities along a trophic gradient in Green Bay, Lake Michigan. *Wetlands*. **19** (1): 426-437.
- Korytkowsky, C.** (1982). La mosca minadora del arroz en el Perú, *Hydrellia wirthi* nueva especie. (Diptera: Ephydriidae). *Rev Per Entomol.* **24** (1): 1-4.
- Lietti, M., Gramajo, M., Budai, N., Mondino, M. C., Balaban, D.** (2016). Mosca de las riberas (Diptera: Ephydriidae) asociadas a plantines de lechuga en invernaderos. *Rep. Hip. UNR.* **45** (1): 426-437.
- Lizarralde de Grosso, M. S.** (1980). Estados preimaginales de Ephydriidae (Diptera) argentinos, con clave de Larvas. *Physis*. **39** (96): 55-60.
- Lizarralde de Grosso, M.S.** (2001). Diptera: Ephydriidae. En H.R. Fernández y E. Domínguez (Eds.), Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos (221-236). Tucumán, Argentina: Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino III.
- Lovett, B., Leger, R. S.** (2016). Genetics and molecular biology of entomopathogenic fungi. Estados Unidos: Academic Press.
- Lovett, B., St. Leger, R. J.** (2017). The insect pathogens. *Microbiol. Spectr.* **5** (2): 5-2.

- Mathis, W. N.** (2008). Two new neotropical genera of the shore-fly tribe Ephydrini Zetterstedt (Diptera: Ephydriidae). *Zootaxa*. 1874(1): 1-15.
- Mathis, W. N., Marinoni, L., Costa, D. N.** (2014). A review of Scatellini (Diptera: Ephydriidae) from Brazil. *Zoologia (Curitiba)*. **31** (6): 561-576.
- Mathis, W. N., Costa, D. N., Marinoni, L.** (2015). A review of *Mimapsilopa* Cresson (Diptera: Ephydriidae) from Brazil. *Zootaxa*. **3926** (4): 499-522.
- Mathis, W. N., Marinoni, L.** (2016). Revision of Ephydrini Zetterstedt (Diptera: Ephydriidae) from the Americas south of the United States. *Zootaxa*. **4116** (1): 1-110.
- Mathis, W. N., Simpson, K. W.** (1981). Studies of Ephydrinae (Diptera: Ephydriidae), V: Systematics, Phylogeny, and Natural History of the Genera *Cirrus* Cresson and *Dimecoenia* Cresson in North America. Washington, Estados Unidos: Smithsonian Contributions to Zoology.
- Mathis, W. N., Zetwornicki, T.** (1995). A world catalog of the shore flies (Diptera: Ephydriidae). *Mem. entomol. int.* **4** (6): 1-423.
- Mathis, W. N., Zetwornicki, T.** (1998). A review of the West Indian species of *Mimapsilopa* Cresson (Diptera: Ephydriidae). Washington, Estados Unidos: Entomological Society of Washington.
- Merritt R, Cummings K, Berg M.** (2008). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Dubuque, Kendall, Estados Unidos: Hunt Publishing Company.
- Minaya, G.** (1978). Contribución al Conocimiento de Los Dípteros con Estadios Inmaduros Acuáticos de la Laguna “Medio Mundo” (Costa Central del Perú). Tesis de Bachillerato, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.
- Montoya H.** (2009). Algal and cyanobacterial saline biofilms of the Grande Coastal Lagoon, Lima, Peru. *Nat. Resour. Environ. Issues*. **15** (1): 127-134.
- Nonomura, T., Toyoda, H.** (2020). Soil Surface-Trapping of Tomato Leaf-Miner Flies Emerging from Underground Pupae with a Simple Electrostatic Cover of Seedbeds in a Greenhouse. *Insects*. **11** (12): 878.
- Oliveira, S. D.** (1954). Contribuição para o conhecimento do gênero *Dimecoenia* Cresson, 1916. I-*Dimecoenia lenti* sp. nov., encontrada numa fonte termal do Chile (Diptera, Ephydriidae). *Revista Brasil. Biol.* **14** (2): 187-194.
- Oliveira, S. D.** (1958). Contribuição para o conhecimento do gênero “*Dimecoenia*” Cresson, 1916. IV. Descrição da larva e do pupário de “*Dimecoenia grumanni*” Oliveira, 1954 (Diptera, Ephydriidae). *Revista Brasil. Biol.* **18** (2): 167-169.
- Packard, A. S.** (1871). On insects inhabiting salt water. *Am. J. Sci.* **s3-1** (2): 100-109. doi:10.2475/ajs.s3-1.2.100
- Peralta, J., Huamantínco, A.** (2014). Diversidad de la Entomofauna Acuática y su uso como indicadores biológicos en humedales de Villa, Lima, Perú. *Rev. Peru. de Entomo.* **49** (2): 109-119.
- Rooth, J.** (1965). The flamingos on Bonaire: habitat, diet and reproduction of *Phoenicopterus ruber ruber*. *Uitg Natuurwet Studiekkring Suriname Ned Antillen*. **41** (1): 151.
- Scheiring, J. F., Foote, B. A.** (1973). Habitat distribution of the shore flies of northeastern Ohio (Diptera: Ephydriidae). *Ohio J Sci.* **73** (3): 152.
- Stiling, P. D., Strong, D. R.** (1981). A leaf miner (Diptera: Ephydriidae) and its parasitoids on *Spartina alterniflora* in northwest Florida. *Fla. Entomol.* **64** (4): 468-471.
- Tomberlin, J. K., P. H. Adler.** (1998). Seasonal colonization and decomposition of rat carrion in water and onland in an open field in South Carolina. *J. Med. Entomol.* **35** (1): 704-709.
- Van de Craats, D.** (2016). Relating flamingo counts in Lac Goto, Bonaire, to the water balance by coupling this balance to salinity and food. Master Thesis, Wageningen University, Neetherlands.
- Van Noort, S., Smith, R., Coetzee, J. A.** (2021). Identity of parasitoid wasps (Hymenoptera, Braconidae and Eulophidae) reared from aquatic leaf-mining flies (Diptera, Ephydriidae) on invasive Brazilian waterweed *Egeria densa* in South Africa. *Afr. Invertebr.* **62** (1): 287-314.
- Vänninen, I.** (2001). Biology of the shore fly *Scatella stagnalis* in rockwool under greenhouse conditions. *Entomol. Exp. Appl.* **98** (3): 317-328.
- Wirth, W. W.** (1947). *Ephydra gracilis* Packard, a recent immigrant fly in Hawaii (Diptera: Ephydriidae). *Proc. Hawaii. Entomol. Soc.* **13** (1): 141-142.
- Wirth W, Mathis W, Vockeroth J.** (1987). Ephydriidae. In: McAlpine J (Ed.) Manual of Nearctic Diptera. 2. Ottawa, Canadá.
- Wolcott, G. N.** (1941). A supplement to “Insectae Borinquenses”. *J. Agric. Univ. P. R.* **25** (2): 33-158
- Zack, R. S.** (1983). Biology and immature stages of *Paracoenia bisetosa* (Coquillett) (Diptera: Ephydriidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **76** (3): 487-497.
- Zetwornicki, T.** (1997). Diptera Ephydriidae. Aquatic insects of North Europe, a taxonomic handbook. Vol. 2 Odonata – Diptera. Estados Unidos: Apollo Books.

Artículo original

Diversidad y estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo, Casanare, Colombia

Diversity and structure of fish assemblages in the wetland, caños and esteros of the Ariporo River floodplain, Casanare, Colombia

Juan Sebastián Ospina-O*, Daniela Bedoya-Giraldo, Francisco Antonio Villa-Navarro

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

Resumen

Las sabanas inundables son un bioma importante para la diversidad y funcionalidad de las comunidades ícticas del Orinoco. Estas sabanas tienen gran conectividad y diversidad ecosistémica, incluida la conformación de diferentes tipos de humedales, por lo que comprender la forma en que sus comunidades de peces se estructuran en los diversos ambientes es clave para la conservación biológica. El objetivo de este estudio fue determinar la diversidad, la composición y la estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños del sistema río-planicie de inundación y esteros del sistema periférico en la sabana inundable del río Ariporo (Casanare). Para ello se analizaron siete sitios distribuidos en ambos tipos de humedales muestreados durante dos periodos hidrométricos en aguas en descenso y aguas bajas. Los peces se recolectaron utilizando una red de arrastre de 10 m x 1,5 m y ojo de malla de 2 mm. La estructura y diversidad de los ensamblajes ícticos se analizaron mediante los modelos de distribución-abundancia, los números de Hill, el análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (EMNM) y el índice de especies indicadoras (IndVal). Los resultados indicaron que los caños albergan la mayor riqueza y diversidad de especies. Asimismo, el EMNM ($stress=0,00009$) evidenció la conformación de dos ensamblajes ícticos según el tipo de humedal. En el ensamblaje íctico de caños, se registraron especies especialistas como indicadoras a diferencia de los esteros. Se sugiere que los caños albergan comunidades más complejas y diversas, en tanto que los esteros son dominados por especies generalistas.

Palabras clave: Diversidad; Números de Hill; Sabanas inundables; Humedales; Ensamblajes.

Abstract

Flooded savannas are an important biome for the functionality and diversity of the Orinoco fish communities. These savannas have high connectivity and ecosystemic diversity including the configuration of different types of wetlands. Understanding how fish communities are structured is critical for biological conservation. Here we aimed at determining the diversity, composition, and structure of fish assemblages in the *caños* of the river-floodplain complex and in the *esteros* in the peripheral system of the Ariporo River flooded savanna in Casanare (Colombia). We sampled seven sites (four in *caños* and three in *esteros*) during two hydrometric seasons in descending and low waters. In each site, we collected fish with a 10 x 1.5 m seine net (2 mm mesh). We analyzed the structure and diversity of fish communities using distribution-abundance models, Hill numbers, non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS), and the indicator species index (IndVal). Our results evidenced that *caños* had the highest richness and species diversity. The NMDS analysis ($stress=0.00009$) showed two fish assemblages depending on the wetland type. In *caño* fish assemblages we registered specialist indicator species, but not in the *esteros*. These results suggest that *caños* have more complex and diverse fish assemblages while *esteros* assemblages are dominated by generalist species.

Keywords: Diversity; Hill number; Flooded savannah; Wetlands; Assemblages.

Citación: Ospina-O JS, Bedoya-Giraldo D, Villa-Navarro FA. Diversidad y estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo, Casanare, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):806-816, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1305>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Juan Sebastián Ospina-Ospina;
jsospinao@ut.edu.co

Recibido: 23 de septiembre de 2020

Aceptado: 19 de julio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

Los ríos de la cuenca del Orinoco inundan periódicamente las sabanas adyacentes, conformando así diferentes tipos de humedales y condiciones ambientales que se caracterizan por un alto grado de variabilidad espacio-temporal (Lewis, *et al.*, 2000; Pennington, *et al.*, 2006; Rodríguez, *et al.*, 2009), lo que genera un efecto en la composición, la abundancia y la distribución de las especies acuáticas (Rosales, *et al.*, 2010; Osorio-Peláez & Lasso, 2015).

Asimismo, la secuencia hidrológica producto de los pulsos de inundación (Junk, *et al.*, 1989) somete a las comunidades ícticas a sucesiones ecológicas regulares y repetidas y establece relaciones recíprocas entre las corrientes de agua y los cuerpos lénticos (Lewis, *et al.*, 2000; Bozelli, *et al.*, 2015). En consecuencia, estas comunidades logran dispersarse en todos los ambientes acuáticos disponibles a medida que los ecosistemas fluctúan (Lacabra & Pinilla, 2004; Gutiérrez, *et al.*, 2018).

Las comunidades ícticas son un componente importante de estos ecosistemas, pues gran parte del flujo energético proveniente de la producción primaria pasa a través de los peces hacia depredadores de orden superior (Lacabra & Pinilla, 2004; Hernández, 2009). Además, pueden servir de indicadoras de la degradación del hábitat, el estado ecológico y la productividad del ecosistema (Fischer, 2007; Daufresne, *et al.*, 2015; Poveda, *et al.*, 2018). Para una mejor comprensión de su papel es necesario conocer cómo varía su abundancia y distribución a nivel espacial y temporal, así como su relación con la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas (Chase, 2003; Loreau, *et al.*, 2001; López-Delgado, *et al.*, 2019).

La mayoría de los estudios sobre las comunidades ícticas en el departamento de Casanare se ha centrado en la elaboración de inventarios y en la estimación de su riqueza y diversidad en las sabanas inundables adyacentes a ríos como Cravo-Sur (Villa-Navarro, *et al.*, 2011), Pauto (Maldonado, *et al.*, 2013) y Casanare (Zamudio, *et al.*, 2017). Estas sabanas, no obstante, constituyen un complejo sistema de humedales (Lasso, *et al.*, 2014) sujeto a la conectividad lateral y, por lo tanto, se ha encontrado que sus comunidades ícticas se estructuran según los diferentes tipos de humedales (Villa-Navarro, *et al.*, 2015).

En este contexto se planteó la hipótesis de que los caños del sistema río-planicie de inundación albergaban una mayor diversidad de especies que los esteros del sistema periférico inundable debido a las características propias de cada tipo de humedal. Se propuso, entonces, determinar la estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños del sistema río-planicie de inundación y en los esteros del sistema periférico de las sabanas inundables del río Ariporo.

Materiales y métodos

Área de estudio

El complejo de humedales de los municipios de Paz de Ariporo y Hato Corozal en el departamento de Casanare cubre 20.766,53 ha (Osorio-Peláez, *et al.*, 2015) y se encuentra en las sabanas inundables del río Ariporo, caracterizadas por tener una geoforma cóncava pronunciada en tierras que soportan inundaciones prolongadas, con ríos divagantes y amplias llanuras de desborde (Sanabria-Ochoa, *et al.*, 2006). En estas sabanas se ubican dos grandes sistemas con diferentes tipos de humedales: a) el sistema río-planicie de inundación, que se caracteriza por la presencia de ríos y caños, y b) el sistema periférico inundable, conformado principalmente por esteros, cañadas y lagunas. Esta clasificación responde a criterios fisiográficos, geomorfológicos, altitudinales, hidrológicos y geoquímicos (Lasso, *et al.*, 2014).

Muestreo

El muestreo se llevó a cabo durante el descenso de aguas, del 24 de noviembre al 3 de diciembre de 2014, y en aguas bajas, del 17 al 22 de febrero de 2015, y se abarcaron siete tipos de humedales: ríos, caños, cañadas, esteros, madre viejas, lagunas de inundación y

jagüeyes. Los peces se recolectaron en diez arrastres cubriendo tanto las orillas como la zona central de cada cuerpo de agua con redes de 10 m x 1.5 m y ojo de malla de 2 mm (Villa-Navarro, *et al.*, 2015).

Los ejemplares recolectados fueron anestesiados con eugenol y se fijaron en una solución de formol al 10 % para su determinación taxonómica; se ingresaron a la Colección de Zoología de la Universidad del Tolima, sección de ictiología (CZUT-IC) y a la Colección de Peces de Agua Dulce del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-P) (Villa-Navarro, *et al.*, 2015). Las especies se revisaron con el listado de especies para Colombia (DoNascimento, *et al.*, 2017) y sus recientes actualizaciones (DoNascimento, *et al.*, 2020) (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>).

Análisis de los datos

En los análisis estadísticos se tuvieron en cuenta solo dos tipos de humedales: caños, con cuatro estaciones, y esteros, con tres estaciones (Tabla 1, Figura 1), ya que los demás tipos no contaban con el número de estaciones suficiente para su comparación.

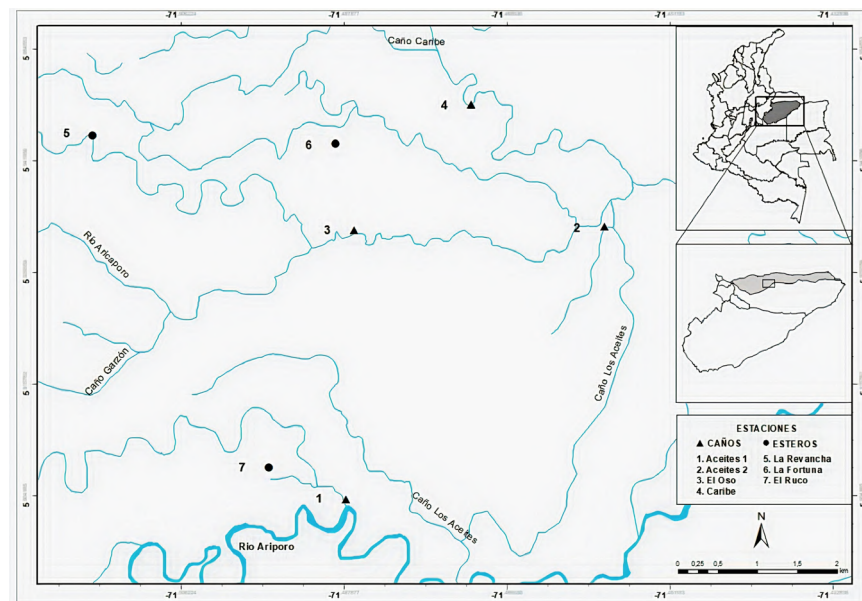


Figura 1. Estaciones de muestreo en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo

Tabla 1. Estaciones de muestreo en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo

Estación	Tipo humedal	Sigla	Tipología	Coordenadas	
				N	W
Aceites 1	Caño	C_CA1	Aguas blancas	5°54'13,6"	71°29'15,6"
Aceites 2	Caño	C_CA2	Aguas blancas	5°56'4,3"	71°27'30,8"
El Oso	Caño	C_O	Aguas blancas	5°56'2,7"	71°29'12,3"
Caribe	Caño	C_Ca	Aguas blancas	5°56'53,8"	71°28'24,6"
La Revancha	Estero	E_LR	Aguas blancas	5°56'41,1"	71°30'58,2"
La Fortuna	Estero	E_LF	Aguas claras	5°56'38"	71°29'19,8"
El Ruco	Estero	E_R	Aguas blancas	5°54'26,5"	71°29'46,7"

La abundancia relativa se calculó a partir del número de individuos de cada especie y su relación con el número total de registrados. Para determinar si existían diferencias significativas entre los tipos de humedales en cuanto a su abundancia y su relación espacial y temporal se hizo un análisis de varianza (ANOVA) no paramétrica (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0,05$) con el programa estadístico R, versión 3.2.5 (**R Development Core Team**, 2016).

La diversidad se calculó utilizando el número efectivo de especies, o números de Hill (**Hill**, 1973), que están dados por los ordenes q^0 , q^1 y q^2 , los cuales son equivalente a la riqueza de especies (S), exponencial de Shannon (eH') y el inverso de Simpson (1-D), respectivamente. (**Moreno, et al.**, 2011). Asimismo, se calcularon las curvas de rarefacción, interpolación y extrapolación para comparar y evaluar muestras de diferentes tamaños con base en la estimación de la cobertura y el tamaño de la muestra (**Chao, et al.**, 2014) utilizando el programa estadístico R, versión 3.2.5, y las librerías *vegan* e *iNEXT* (**R Development Core Team**, 2016).

La estructura del ensamblaje en los dos tipos de humedales se determinó con los modelos de serie geométrica, logarítmica y vara quebrada de MacArthur (**Ferreira & Petrere**, 2008; **Magurran**, 2004), los cuales evalúan la distribución de las abundancias de cada una de las especies en cada ensamblaje. No se empleó el modelo log normal debido a que requiere un gran número de datos (**Magurran**, 2004). Para establecer cuál de ellos explicaba mejor la distribución de los datos, se empleó la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov (**Magurran**, 2004).

Para determinar si los ensamblajes ícticos se agrupaban según los tipos de humedales, se hizo un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (ENMM) utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis. Asimismo, para establecer si había diferencias significativas en la composición de especies y sus abundancias, se hizo el análisis global de permutaciones y múltiple ANOVA (PERMANOVA) (**Anderson**, 2005) empleando la librería *vegan* del programa estadístico R, versión 3.2.5 (**R Development Core Team**, 2016).

Las especies indicadoras se determinaron con el método IndVal propuesto por **Dufrene & Legendre** (1997), el cual se basa en la abundancia de las especies en cada hábitat (fidelidad) y las veces que estas se encuentran en los diferentes hábitats evaluados (especificidad), a partir de lo cual se calcula el índice IndVal por especie para cada hábitat y se evalúa su significación estadística. Este índice permitió identificar especies como indicadoras ecológicas potenciales en los tipos de humedales evaluados (**McGeoch, et al.**, 2002). El análisis se hizo con el programa estadístico R, versión 3.2.5 y la librería *lavdsv* (**R Development Core Team**, 2016).

Resultados

Abundancia y distribución

El ANOVA de U de Mann-Whitney no evidenció diferencias significativas ($p=0,5653$) a nivel temporal; sin embargo, durante la temporada de aguas bajas a nivel espacial se observaron diferencias estadísticamente significativas ($p=0,05$) (**Tabla 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>).

En los caños el ensamblaje íctico estuvo representado por 70 especies distribuidas en 22 familias y cuatro órdenes, en tanto que en los esteros se hallaron 29 especies distribuidas en 10 familias y cuatro órdenes. Tanto en caños como en esteros los characiformes fueron los más abundantes (87,25 y 94,56 %, respectivamente), mientras que los siluriformes fueron el segundo orden más abundante en caños (10,96), aunque en esteros su abundancia fue menor al 1 %.

A nivel de familias, tanto en caños como en esteros, el orden Characidae tuvo la mayor representatividad (68,41 y 59,81 %, respectivamente), en tanto que el Gasteropelecidae (6,03 %) fue el segundo más abundante en caños y el Lebiasinidae (15,1 %) en esteros.

En cuanto a las especies, *Odontostilbe pulchra* (16,50 %) y *Odontostilbe splendida* (13,67 %) fueron las más abundantes en caños, y *Odontostilbe splendida* (30,50 %) y *Pirrhulina lugubris* (15,01 %) las dos más abundantes en esteros.

Diversidad

Las curvas de rarefacción, con una tendencia a la asíntota (Figura 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>), así como la cobertura de la muestra (0,99) (Figura 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>), indicaron que el muestreo fue representativo de las comunidades reales evaluadas en los dos tipos de humedales.

El mayor número efectivo de especies, así como su riqueza (q^0) y su diversidad basada en las especies comunes (q^1) y abundantes (q^2), se registró en los caños (Figura 2). Los intervalos de confianza de las curvas de interpolación y extrapolación, al no estar solapadas, mostraron que había diferencias significativas, lo cual indicaría que los esteros albergan cerca de la mitad de la diversidad observada en los caños.

Estructura y composición

El análisis EMNM ($stress=0,00009$) reveló la conformación de dos ensamblajes ícticos de acuerdo a los dos tipos de humedal (Figura 3), entre los cuales se evidenciaron diferencias significativas según el PERMANOVA ($p=0,028$) (Tabla 3S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>).

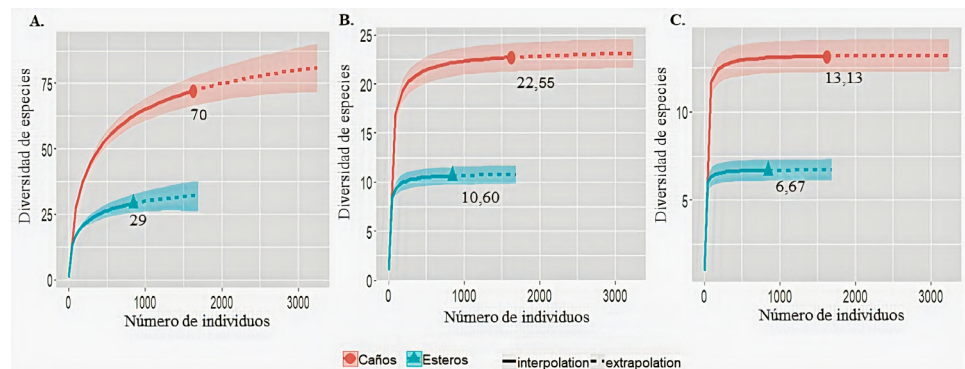


Figura 2. Diversidad de especies en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. **A.** Riqueza de especies (q^0). **B.** Diversidad de orden q^1 . **C.** Diversidad de orden q^2

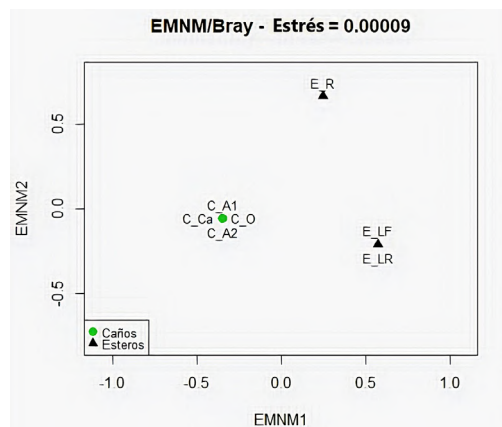


Figura 3. Escalamiento multidimensional no métrico (EMNM, estrés=0,00009) de la composición de las comunidades ícticas de los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo

Tabla 2. Especies indicadores (IndVal) de los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Las especies con valores resaltados en negrilla (IndVal \geq 0,6) se consideran indicadores. (*): estadísticamente significativos (p<0,05)

Especies indicadoras	Caños	Esteros
<i>Aphyocharax pusillus</i>	0,94*	0,02
<i>Astyanax bimaculatus</i>	1,00*	0,00
<i>Corydoras habrosus</i>	1,00*	0,00
<i>Ctenobrycon spilurus</i>	0,64	0,36
<i>Gephyrocharax valencia</i>	0,98*	0,02
<i>Gymnocorymbus bondi</i>	0,00	0,67
<i>Gymnotus carapo</i>	0,01	0,64
<i>Hemigrammus micropterus</i>	0,00	0,67
<i>Hoplias malabaricus</i>	0,07	0,73
<i>Markiana geayi</i>	0,75	0,00
<i>Odontostilbe pulchra</i>	0,74	0,01
<i>Pyrrhulina lugubris</i>	0,03	0,64
<i>Roeboides dientonito</i>	1,00*	0,00
<i>Steindachnerina argétea</i>	0,98	0,01
<i>Steindachnerina pupula</i>	0,75	0,00
<i>Sturisoma tenuirostre</i>	0,75	0,00
<i>Thoracocharax stellatus</i>	1,00*	0,00
<i>Xenagoniates bondi</i>	0,75	0,00

Con el método IndVal fue posible identificar 13 especies indicadoras en los caños, de las cuales seis obtuvieron un alto índice IndVal, estadísticamente significativo para este tipo de humedal: *Aphyocharax alburnus*, *Astyanax bimaculatus*, *Corydoras habrosus*, *Gephyrocharax valencia*, *Roeboides dientonito* y *Thoracocharax stellatus* (Tabla 2). En contraste, los esteros no presentaron especies indicadoras asociadas significativamente a ellos, sin embargo, cinco especies mostraron altos valores en el índice IndVal (Tabla 2).

Los ensamblajes en caños y en esteros se ajustaron al modelo de serie logarítmica (D72=0,0704 y D29=0,0859; p>0,05) (Tabla 4S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/????>), modelo que explica más adecuadamente aquellas comunidades ricas en especies que se caracterizan por una elevada proporción de especies raras y pocas abundantes (Magurran, 2004).

Discusión

Las sabanas inundables de la cuenca del río Orinoco presentan una hiperestacionalidad hidrométrica, con cuatro estaciones: aguas altas, descenso de aguas, aguas bajas y ascenso de aguas, lo que genera cambios graduales en la conectividad lateral de los humedales y en sus comunidades (Lasso, *et al.*, 2014; Osorio-Peláez & Lasso, 2015). Sin embargo, en las comunidades ícticas de los humedales analizados no se detectaron cambios a nivel temporal, lo cual puede ser un efecto del muestreo e indicar que las variaciones entre el descenso de aguas y las aguas bajas son leves y, por lo tanto, que las condiciones ambientales serían similares. Por el contrario, los cambios observados a nivel espacial estarían relacionados con el aislamiento temporal a que se ven sometidos los esteros en periodos de aguas bajas (Trujillo, *et al.*, 2014).

Asimismo, la mayor diversidad observada en los caños puede estar relacionada con su complejidad y heterogeneidad, lo que permitiría mayor empaquetamiento de especies y segregación de nicho (Tonn & Magnuson, 1982; Petry, *et al.*, 2003). Como estos humedales

se interconectan con otros cuerpos de agua (ríos, cañadas, esteros, lagunas, entre otros), optimizan condiciones como la disponibilidad de nutrientes y recursos en los distintos hábitats (Lasso, *et al.*, 2014; Villa-Navarro, *et al.*, 2015). La heterogeneidad espacial en los humedales también se ha considerado como uno de los principales promotores del mantenimiento de una alta riqueza y diversidad de especies, ya que permite la oferta de diferentes tipos de hábitat (Jackson, *et al.*, 2001; Arrington & Winemiller, 2006).

Es importante resaltar que los esteros pueden ser, además, efímeros e inestables, ya que dependen de las fluctuaciones hidrométricas, lo que condiciona su diversidad a la conectividad lateral con ecosistemas lóticos adyacentes (Lasso, *et al.*, 1999; Trujillo, *et al.*, 2014). Esta inestabilidad sugiere que sus especies deberían migrar o dispersarse durante la temporada de descenso de aguas para obtener recursos alimenticios y disponer de áreas de reproducción y refugio para evitar la depredación (Peres-Neto, 2004; Mercado, *et al.*, 2015; Villa-Navarro, *et al.*, 2015).

Ahora bien, la conformación de los ensamblajes observada en estos humedales puede estar asociada a las características intrínsecas de cada humedal: en los caños, a la disponibilidad de una mayor variedad de hábitats (remansos y rápidos), de diferentes tipos de sustratos (guijarro, arena, lodo, hojarasca y troncos) y de vegetación riparia densa y condiciones ambientales idóneas (temperatura y oxígeno disuelto) (Lasso, *et al.*, 2014; Villa-Navarro, *et al.*, 2015). La gran variedad de hábitats que ofrece este tipo de humedal explicaría el elevado número de especies indicadoras, como *Sturisoma tenuirostre* y *C. habrosus*, que se caracterizan por ser exclusivamente bentónicas (Delariva & Agostinho, 2001), así como *G. valencia*, *A. bimaculatus*, *T. stellatus* y *R. dientonito*, las cuales tienen la capacidad de explotar una alta variedad de hábitats (Winemiller, *et al.*, 2008).

A diferencia de los esteros, su ensamblaje podría estar determinado por su carácter léntico, con fondos lodosos, presencia de macrófitas flotantes y enraizadas y baja cobertura de la vegetación riparia, lo que favorece temperaturas más altas y condiciones de hipoxia (Trujillo, *et al.*, 2014; Villa-Navarro, *et al.*, 2015). Tales condiciones ambientales usualmente propician ensamblajes de poca diversidad íctica, dominados por especies neotónicas y oportunistas (*Gymnocorymbus bondi*, *P. lugubris*, *Steindachneri guentheri* y *Hoplias malabaricus*) (Prieto, 2000; Sarmiento, 2000; Sarmiento, *et al.*, 2014).

Estos resultados parecen coincidir con los de algunos estudios sobre las áreas inundables de los ríos tropicales en los que se ha reportado que la estructura de los ensamblajes ícticos puede verse influenciada por factores ambientales como la disponibilidad y la complejidad de los hábitats (Arrington & Winemiller, 2006; Carvalho & Tejerina-Garro, 2015; Montoya, *et al.*, 2019), la transparencia y profundidad (Tejerina-Garro, *et al.*, 1998) y el oxígeno disuelto (Petry, *et al.*, 2003).

Por otra parte, al estar sujetos a las variaciones hidrométricas generadas por los pulsos de inundación (Junk, *et al.*, 1989; Arrington, *et al.*, 2005), los humedales de las sabanas inundables pueden contener ensamblajes de especies predominantemente pioneras (Lowe-McConnell, 1999), las cuales se caracterizan por tener una alimentación facultativa, alta fecundidad y tasas de crecimiento poblacional rápido, tamaño corporal pequeño y capacidad de dispersarse luego de una perturbación (Winemiller & Rose, 1992; Echevarría & Gonzáles, 2017), y explicaría, por lo menos en parte, el predominio de unas pocas especies abundantes en los ensamblajes, tales como *O. splendida*, *O. pulcra* y *G. valencia* en caños, y *S. guentheri*, *O. splendida* y *P. lugubris* en esteros.

Nuestros resultados, además, podrían tener implicaciones importantes para la conservación de estos ecosistemas al evidenciar que la estructura del ensamblaje íctico de cada tipo de humedal difiere, y que su diversidad está sujeta tanto a la heterogeneidad ecosistémica como a la conectividad lateral de los distintos tipos de humedales, aspectos claves para la formulación de estrategias de conservación.

Conclusión

La variación espacial de estas comunidades parece obedecer a las características de los dos sistemas de inundación de las sabanas inundables: los caños del sistema río-planicie

de inundación, con un ensamblaje más complejo conformado por especies que necesitan condiciones y hábitats muy diversos, lo cual sugiere una segregación de especies debida a la heterogeneidad ambiental, y los esteros del sistema periférico inundable que albergan ensamblajes menos estructurados dominados por aquellas especies capaces de establecerse en ambientes inestables y con recursos limitados.

Agradecimientos

Al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y a la Universidad del Tolima, que financiaron la logística de los muestreos y la recolección del material biológico. A la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima por el préstamo del material biológico.

Información suplementaria

Tabla 1S. Lista de especies ícticas por periodo de muestreo (Descenso de aguas y aguas bajas) en los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>

Tabla 2S. Resultados del ANOVA de U de Mann-Whitney, tanto a nivel temporal como espacial. Los valores con asterisco (*) fueron estadísticamente significativos. Ver tabla 2S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>

Figura 1S. Curva de rarefacción en los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver figura 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>

Figura 2S. Curva de la cobertura del muestreo con respecto al tamaño de la muestra (número de individuos) de los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver figura 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>

Tabla 3S. Análisis de Permutaciones y Múltiple ANOVA, GL: Grados de Libertad; SC: Suma de Cuadrado; R2: valor R cuadrado; F: Factor estadístico de prueba y valor-p: prueba de significancia. Ver tabla 3S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>

Tabla 4S. Ajuste de modelos de Distribución-Abundancia de los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver tabla 4S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>

Contribución de los autores

Se utilizaron datos que hicieron parte del proyecto del grado para la obtención del título de biólogo de JSO y DBG. El proyecto fue dirigido por FAVN. JSO: revisión de los especímenes de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, sección de ictiología (GZUT-IC), análisis de datos y redacción del manuscrito. DBG: revisión de los especímenes de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, sección de ictiología (GZUT-IC), y ajustes de redacción del manuscrito. FAVN: ajustes estadísticos y redacción del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Anderson, M. J.** (2005). Permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland. **26**: 32-46.
- Arrington, D. A., Winemiller, K. O., Layman, C. A.** (2005). Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*. **144** (1): 157-167. Doi: 10.1007/s00442-005-0014-7
- Bozelli, R. L., Thomaz, S. M., Padial, A. A., Lopes, P. M., Bini, L. M.** (2015). Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*. **753** (1): 233-241. Doi: 10.1007/s10750-015-2209-1

- Carvalho, R. A. & Tejerina-Garro, F. L.** (2015). Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical rivers and headwater streams? *Ecology of Freshwater Fish*. **24** (2): 317-328. Doi: 10.1111/eff.12152
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., Ellison, A. M.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*. **84** (1): 45-67. Doi: 10.1890/13-0133.1
- Chase, J. M.** (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*. **136** (4): 489-498. Doi: 10.1007/s00442-003-1311-7
- Daufresne, M., Veslot, J., Capra, H., Carrel, G., Poirel, A., Olivier, J. M., Lamouroux, N.** (2015). Fish community dynamics (1985–2010) in multiple reaches of a large river subjected to flow restoration and other environmental changes. *Freshwater Biology*. **60** (6): 1176-1191. Doi: 10.1111/fwb.12546
- Delariva, R. L. & Agostinho, A. A.** (2001). Relationship between morphology and diets of six neotropical loriciariids. *Journal of Fish Biology*. **58** (3): 832-847. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00534.x
- DoNascimento, C., Herrera Collazos, E. E., Maldonado-Ocampo, J. A.** (2020). Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia / Checklist of the freshwater fishes of Colombia. v. 2.11. Asociación Colombiana de Ictiólogos. Dataset/Checklist. Doi: 10.15472/numrso
- DoNascimento, C., Herrera-Collazos, E. E., Herrera-R, G. A., Ortega-Lara, A., Villa-Navarro, F. A., Oviedo, J. S. U., Maldonado-Ocampo, J. A.** (2017). Checklist of the freshwater fishes of Colombia: a Darwin Core alternative to the updating problem. *ZooKeys*. **¿Vol?** (708): 25.
- Dufrene, M. & Legendre, P.** (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. **67** (3): 345-366. Doi: 10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAIST]2.0.CO;2
- Echevarría, G. & González, N.** (2017). Fish trait diversity in littorals of two floodplain lakes of the highly biodiverse Caura River, Venezuela. *Ecology of Freshwater Fish*. **27** (1): 158-169. Doi: 10.1111/eff.12333
- Ferreira, F. C. & Petreire, Jr. M.** (2008). Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models. *Brazilian Journal of Biology*. **68** (4): 1003-1012. Doi: 10.1590/S1519-69842008000500008
- Fischer, J. R.** (2007). Structural Organization of Great Plains Stream Fish Assemblages: Implications for Sampling and Conservation (Doctoral dissertation, Kansas State University).
- Gutiérrez C, Á., Ortega, J. C. G., Agostinho, A. A.** (2018). Fish beta diversity responses to environmental heterogeneity and flood pulses are different according to reproductive guild. *Neotropical Ichthyology*. **16** (4): e180022[1-10]. Doi: 10.1590/1982-0224-20180022
- Hernández, M.A.** (2009). Descripción de las comunidades ícticas en ecosistemas acuáticos naturales y emergentes en las sabanas inundables de Orocué (Casanare – Colombia) durante el descenso de los niveles del agua. Tesis de Grado, Universidad Javeriana. <http://hdl.handle.net/10554/8570>
- Hill, M. O.** (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. **54** (2): 427-432. Doi: 10.2307/1934352
- Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E.** (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences*. **106** (1): 110-127.
- Lacambra, C. & Pinilla-Arango, G.** (2004). Caracterización general de la ictiofauna en el área de influencia del complejo Caño Limón, Arauca. *Estudios de fauna silvestre en ecosistemas acuáticos en la Orinoquia colombiana*. Fundación Omacha/IIRBAVH/GTZ/Pontificia Univ. Javeriana-IDEADE/DET. Santa Fe de Bogotá DC (Colombia), Serie Investigación. **6** (403): 265-301.
- Lasso, C. A., Gutiérrez, F. D. P., & Morales, B.** (2014). Humedales interiores de Colombia: identificación, caracterización y establecimiento de límites según criterios biológicos y ecológicos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia, 248 pp. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9280>
- Lasso, C. A., Rial, A., Antelo, R., Colonnello, G., & Machado-Allison, A.** (2014). Humedales de la Orinoquia - Caños. En C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, y F. Trujillo (Eds.), XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela). Bogotá D- C, Colombia: Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia. 148-150 pp. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9280>
- Lewis Jr, W. M., Hamilton, S. K., Lasi, M. A., Rodriguez, M., & Saunders III, J. F.** (2000). Ecological determinism on the Orinoco floodplan. *Bioscience*. **50** (8): 681. Doi: 10.1641/0006-3568(2000)050[0681:EDOTOF]2.0.CO;2

- López-Delgado, E. O., Winemiller, K. O., & Villa-Navarro, F. A.** (2020). Local environmental factors influence beta-diversity patterns of tropical fish assemblages more than spatial factors. *Ecology*. **101** (2): e02940. Doi: 10.1002/ecy.2940
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. A.** (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*. **294** (5543): 804-808.
- Lowe-McConnell, R. H.** (1999). Estudios ecológicos de comunidades de peixes tropicais. In *Estudios ecológicos de comunidades de peixes tropicais* (pp. 534-534). São Paulo: EDUSP
- Magurran, A. E.** (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwells. 18-70 pp. Oxford, Blackwell publishing.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Urbano-Bonilla, A., Preciado, J. V., & Bogotá-Gregory, J. D.** (2013). Peces de la cuenca del río Pauto, Orinoquia colombiana. *Biota Colombiana*. **14** (2): 114-137. <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/286>
- McGeoch, M. A.; van Rensburg, B. J., & Botes, A.** (2002). The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*. **39** (4): 661-672. Doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00743.x
- Mercado, O., Batista-Morales, M. F., Mora, P., Osorio-Peláez, C., Lasso, C. A.** (2015). Tipificación de los humedales paso 2. En C. Osorio-Peláez y F. Trujillo (Eds.), XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía (pp. 85-132). Bogotá D.C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9301>
- Montoya-Ospina, D. C., López-Delgado, E. O., Hevia, V., Villa-Navarro, F. A.** (2020). Effects of habitat structural complexity on diversity patterns of neotropical fish assemblages in the Bita River Basin, Colombia. *Limnologia*. **80**: 125743. Doi: 10.1016/j.limno.2019.125743
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N. P.** (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*. **82** (4): 1249-1261. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532011000400019&lng=es&tlng=es
- Osorio-Peláez & C. A. Lasso.** (2015). Las sabanas inundables de la Orinoquía. Pp. 35-50. En: Osorio-Peláez, C., C. A. Lasso y F. Trujillo (Editores). 2015. XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C. Colombia. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9301>
- Pennington, T.; Lewis, P., Ratter, J.** (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. *Neotropical savannas and seasonally dry forests. Systematics Association special*. **69**: 1-29.
- Peres-Neto, P. R.** (2004). Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*. **140** (2): 352-360. Doi: 10.1007/s00442-004-1578-3
- Petry, P., Bayley, P. B., Markle, D. F.** (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*. **63** (3): 547-579. Doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00169.x
- Poveda, J. L., López-Delgado, E. O., Villa-Navarro, F. A.** (2018). Efecto de la cobertura vegetal de ribera en las comunidades ícticas en el bosque húmedo premontano y muy húmedo premontano del Alto Magdalena, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **42** (163): 216-226. Doi: 10.18257/raccefy.n.623
- Prieto, E. F.** (2000). Estudio ictiológico de un caño de aguas negras de la Amazonia colombiana. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/7054>
- R Development Core Team.** (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Development Core Team, Vienna. <http://r.meteo.uni.wroc.pl/web/packages/dplR/vignettes/intro-dplR.pdf>
- Rosales, A., Suárez, C. F., Lasso, C. A.** (2010). Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. In C. A. Lasso, J. S. Usmá, F. Trujillo, y A. Rial (Eds.). *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación*

- y uso sostenible de la biodiversidad. (pp. 51–73). Bogotá, DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquía, Universidad Nacional de Colombia Orinoquía y Fondo FEN, Bogotá D. C., Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/9677>
- Sanabria-Ochoa, A. I.; Victoria-Daza, P., Beltrán, I. C.** (2006). Aspectos geográficos de la Orinoquía. In G. Galvis, J. Mojica, F. Provenzano, C. A. Lasso, D. Taphorn, R. Royero, y P. Sánchez (Eds.). *Peces de la Orinoquía colombiana con énfasis en especies de interés ornamental*. (pp. 17–32). Bogotá, DC: Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y Universidad Nacional de Colombia.
- Sarmiento J., Bigorne R., Carvajal-Vallejos F. M., Maldonado M., Leciak E., Oberdorff T.** (Eds.). (2014). *Peces de Bolivia/Bolivian fishes*. Bolivia: Plural editores. 211 pp.
- Sarmiento, J.** (2000). Observaciones preliminares sobre la composición y distribución de la ictiofauna de la Estación Biológica del Beni, Bolivia. En O., Herrera-MacBryde, F., Dallmeier, B., MacBryde, J., Comiskey y C. Miranda (Eds). *Biodiversidad, conservación y manejo en la región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia* (pp. 129-150.). Washington D.C., USA: SI/MAB Series, (4).
- Tejerina-Garro, F. L., Fortin, R., Rodríguez, M. A.** (1998). Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*. **51** (4): 399-410. Doi: 10.1023/A:1007401714671
- Tonn, W. M. & Magnuson, J. J.** (1982). Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*. **63** (4): 1149-1166. Doi: 10.2307/1937251
- Trujillo, F., Caro-Caro, C., Lasso, C. A., Usma, J. S.** (2014). Humedales de la Orinoquía-Esteros. En C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, y Trujillo (Eds.). *XI. Humedales de la Orinoquía (Colombia-Venezuela)*. Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia (pp. 163–166). Bogotá, D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/31361>
- Villa-Navarro, F. A., Roa, M., Albornoz, G., Montoya, D.** (2015). PECES. In C. Osorio-Peláez, C. A. Lasso, y F. Trujillo (Eds.). *XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía* (pp. 227–249). Bogotá, DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9301>
- Villa-Navarro, F.A., Urbano-Bonilla, A., Ortega-Lara, A., Taphorn, D. C., Usma-Oviedo, J. S.** (2011). Peces del Casanare. En J. S. Usma y F. Trujillo (Eds.). *Biodiversidad del Casanare: Ecosistemas estratégicos del departamento* (pp. 120-137). Bogotá, D.C., Colombia: Gobernación del Casanare – WWF Colombia.
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., Caramaschi, É. P.** (2008). Fish ecology in tropical streams. En D. Dudgeon (Ed). *Tropical stream ecology* (pp. 107-III). Academic Press. Hong Kong.
- Winemiller, K. O. & Rose, K. A.** (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic sciences*. **49** (10): 2196-2218. Doi: 10.1139/f92-242
- Zamudio, J., Urbano-Bonilla, A., Preciado-Silva, V., Rodríguez-Cubillos, D., Herrera-Collazos, E. E.** (2017). Ichthyofauna of piedmont and savannah environments in the Casanare River drainage, Orinoco Basin, Colombia. *Biota colombiana*. **18** (2): 199-211. <https://doi.org/10.21068/c2017.v18n02a13>

Original article

Phytoplankton functional groups as environmental indicators at a high neotropical mountain reservoir in Colombia

Grupos funcionales del fitoplancton como indicadores de las condiciones ambientales de un embalse de alta montaña neotropical en Colombia

✉ Cristian Hakspiel-Segura¹, ✉ Betsy Paola Barrios-Galván², ✉ Gabriel Pinilla-Agudelo^{3,*}

¹Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México

²Laboratorio de Limnología, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia

³Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Abstract

Phytoplankton is a fundamental productive component of lentic ecosystems, which also directly reflects environmental variability. This study evaluated the dynamics of phytoplankton in response to the monthly variability of physicochemical properties of a neotropical high Andes reservoir, El Neusa, from July to October 2004. Samples were collected and analyzed for taxonomic identification to species or the lowest possible level and categorized in functional groups (FGs). A total of 111 species of phytoplankton belonging to nine classes and 20 FGs were recorded. Among these phytoplankton classes, Chlorophyceae (36 species), Euglenophyceae (13 species), Bacillariophyceae, (14 species), and Conjugatophyceae (25 species) were the most species-rich and highest in abundance. The overall phytoplankton abundance was largest in August ($8.5 \times 10^4 \pm 2.7 \times 10^4$ ind.L⁻¹) and September ($8.9 \times 10^4 \pm 4.6 \times 10^4$ ind.L⁻¹); however, the distribution of phytoplankton classes was not statistically different among sampling sites (Friedman-ANOVA; $p > 0.01$). *Chlorella* sp. ($2.4 \times 10^4 \pm 2.0 \times 10^4$ ind.L⁻¹), and *Chloromonas grovei* ($2.5 \times 10^4 \pm 4.4 \times 10^3$ ind.L⁻¹), belonging to functional group X1, were dominant, representing together between 54% and 78% of the average monthly abundance. Simple correlations and multivariate analysis between physicochemical variables and phytoplankton revealed that conductivity, pH, and total suspended solids had a key influence on the distribution of both dominant species and FGs. These analyses indicated that hydrological (precipitation and runoff) and water stability (stratification and mixing) conditions determined environmental changes and the selection of phytoplankton functional groups. The main features of the dominant FGs and the trophic state of El Neusa were also discussed.

Keywords: Andean reservoir; Chlorophyceae; El Neusa; Planktonic microalgae.

Resumen

El fitoplancton es fundamental en la productividad de los ecosistemas lénticos y refleja rápida y directamente las fluctuaciones en la variabilidad ambiental. En este estudio se evaluó mensualmente la dinámica del fitoplancton y su respuesta a la variabilidad de las propiedades fisicoquímicas de un embalse de alta montaña neotropical entre julio y octubre del 2004. Se tomaron y analizaron muestras para la identificación taxonómica y las algas se categorizaron en grupos funcionales (FG). Se registraron 111 especies pertenecientes a nueve clases y 20 FG. Las clases más ricas y abundantes fueron las clorofíceas (36 especies), las euglenofíceas (13 especies), las bacillariofíceas (14 especies) y las conjugatofíceas (25 especies). La abundancia total fue mayor en agosto ($8,5 \times 10^4 \pm 2,7 \times 10^4$ ind.L⁻¹) y septiembre ($8,9 \times 10^4 \pm 4,6 \times 10^4$ ind.L⁻¹); sin embargo, la distribución de las clases algales no fue estadísticamente diferente entre los sitios de muestreo (Friedman-ANOVA; $p > 0,01$). *Chlorella* sp. ($2,4 \times 10^4 \pm 2,0 \times 10^4$ ind.L⁻¹) y *Chloromonas grovei* ($2,5 \times 10^4 \pm 4,4 \times 10^3$ ind.L⁻¹), del grupo funcional X1, dominaron y representaron en conjunto entre el 54 y el 78 % de la abundancia mensual. Los

Citation: Hakspiel-Segura C, Barrios-Galván BP, Pinilla-Agudelo G. Phytoplankton functional groups as environmental indicators at a high neotropical mountain reservoir in Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):817-832, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1326>

Editor: Gabriel Roldán

***Corresponding autor:** Gabriel Pinilla-Agudelo; gapinillaa@unal.edu.co

Received: October 19, 2020

Accepted: July 30, 2021

Published: September 17, 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

análisis estadísticos revelaron que la conductividad, el pH y los sólidos suspendidos totales influyeron en la distribución de las especies y de los FG. Así, las condiciones hidrológicas (precipitación y escorrentía) y de estabilidad del agua (estratificación y mezcla) determinaron los cambios ambientales y la selección de los grupos funcionales del fitoplancton. También se examinaron las principales características de los FG dominantes y el estado trófico de El Neusa.

Palabras clave: Clorofíceas; El Neusa; Microalgas planctónicas; Reservorio andino.

Introduction

In Colombia, lentic systems such as lakes, lagoons, marshes, swamps, and reservoirs represent ~2.5 % (2,825,800 hectares) of the continental territory, of which 62,200 hectares correspond to reservoirs (IDEAM, 2019). Reservoirs, that are artificial and formed by river damming or accumulation of water in a valley using a dam, cover only 305.7 million hectares worldwide (Deemer, *et al.*, 2016). Nevertheless, due to their capacity to store water, these reservoirs supply a high demand for water resources for human consumption, agriculture, and livestock (Lindström, *et al.*, 2012). Also, many of them provide electro-motive energy and are subject to economic activities such as tourism, aquaculture, and artisanal fisheries, among other ecosystem services (Tortajada, 2015).

Unlike temperate latitudes, seasonal changes in highland tropical ecosystems are more sensitive to the variability of the hydrological cycle than thermal contrasts (Catalan & Donato, 2016). For example, meteorological components such as wind speed, solar radiation, and cloudiness, among others, may exert a significant influence on the physicochemical properties of the water column to which plankton communities subsequently respond (Duque & Donato, 1992). A simple and traditional way of researching some limnological aspects has been through the recording of environmental variables coupled with an analysis of the key biological communities (Verniest & Greulich, 2019). In this sense, phytoplankton has been, perhaps, the best-studied hydrobiological component due mainly to its rapid physiological response to the environmental conditions, as well as to its ecological role in the production of molecular oxygen and the transference of organic matter to higher trophic levels (Pinilla, *et al.*, 2000 and references therein). Also, phytoplankton is relatively easy to sample in the field and analyze in the laboratory (Ramírez, 2000).

Although biogeographic barriers between tropical biomes favor a phytoplankton structure with endemic and cosmopolitan species, some populations also occur in certain areas or periods that reveal a particular environmental origin or condition (Coesel, 1983). Therefore, the combined study of physicochemical dynamics and phytoplankton structure contributes to the validation of existing information on ecological succession patterns and those bio-indicator species, independently or sorted into functional groups (Pulido-López & Pinilla-Agudelo, 2017; Hernández, *et al.*, 2020). The use of functional group assignments not only contributes to the understanding of how algae are distributed, but also provides ecological information by considering grouping by habitat preference, trophic specialization, and eco-physiological properties, among others (Reynolds, *et al.*, 2002). Given that there are very few published studies in Colombia rendering data on the continuous monitoring of these limnological properties and even less of the functional characterization of algae, the knowledge of ecological interactions and the current trophic status of aquatic ecosystems remains poorly understood. For this reason, sporadic efforts that investigate temporal fluctuations at a monthly or seasonal scale contribute valuable information.

This study was conducted in El Neusa reservoir, a Neotropical highland dam located in the Colombian Andean mountains. This aquatic system is one of the three principal reservoirs, along with Tominé and Sisga, which feeds the water distribution system to the northern zone of the Bogotá Plateau (Jiménez-Aldana & Santana-López, 2017). The amount of published limnological information in El Neusa reservoir has been limited so far, as well as efforts for assessing its current trophic state and understand biological responses in the face of environmental variability. The purpose of this study was to investigate the monthly dynamics (from July to October 2004) of the phytoplankton community both

at taxonomic and functional group (FG) composition levels, and its relationship with some environmental variables. Our hypothesis was based on the expectation that the phytoplankton FGs composition is a consequence of the hydrological regime and water column stratification conditions. We also examined the dominant FGs to contrast the previously elucidated trophic state in this reservoir.

Materials and methods

Study area

El Neusa (maximum depth 38 m, average depth 6 m, volume 118 millions of m³, surface area 9.6 km², and catchment area 135 km²) is an artificial reservoir situated at 2,977 m altitude and located at 5° 08' 30" N and 73° 58' 28" W in the jurisdiction of the municipalities of Cogua and Tausa in the department of Cundinamarca, Colombia (Márquez & Guillot, 2001). It was built in 1952 by damming the rivers Las Juntas, Cubillos, and Siguateque, which are currently their main tributaries. According to the climatology and the hydrological cycle (from 1953 to 2003), this region presents a bimodal regime of precipitation with two relatively drought seasons (monthly multi-annual average rainfall <80 mm) lasting from December to February and July to September, and two rainy seasons (monthly multi-annual average rainfall >90 mm) from April to June and October to November (Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca-CAR, 2005). Near the littoral, some agricultural subsistence crops and touristic activities prevail while inside the reservoir, trout farming is carried out, as well as some sport fishing and other recreational activities (García & Matallana, 2016). The littoral and shallow areas of the reservoir are usually covered by a dense amount of non-native macrophyte, *Egeria densa*, which is eventually removed when its biomass becomes excessive (Carrillo, *et al.*, 2006).

Sampling and lab analysis

The sampling was carried out monthly from July to October 2004. According to the meteorological station Lagunitas (No. 21201190), located at 10.8 km from the study area, values of monthly cumulative precipitation were lowest (33 and 45 mm) in July and August 2004 and highest (72 and 89 mm) in September and October; although the second maximum peak of rainfall was delayed until November (116 mm) (IDEAM, 2017a).

We studied four sites inside the reservoir (Figure 1): two corresponded to shallow littoral zones and were designated as Las Juntas (5° 11' 02" N, 73° 55' 47" W) and Cubillos (5° 09' 04" N, 73° 58' 47" W) given their proximity to the mouth of those two

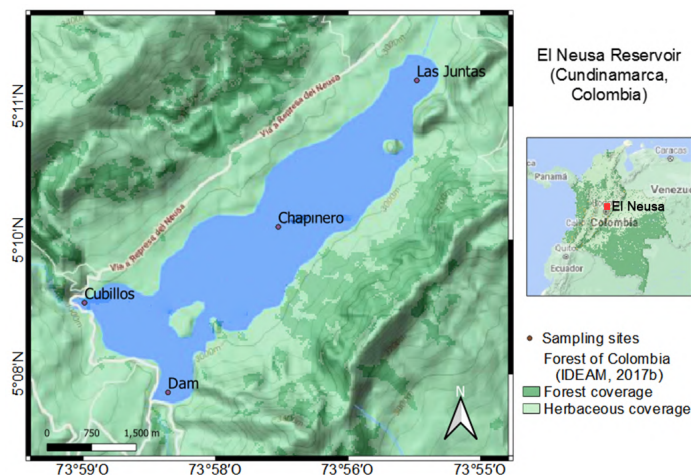


Figure 1. Location map of the study area in the El Neusa reservoir. The sampling sites were Las Juntas, Chapinero, the Dam, and Cubillos surface. The map is a composition of Google Terrain (2020) (Magna Sirgas georeferencing) and forest maps provided on the IDEAM webpage (2017b).

rivers; the remaining sampling sites were located in two areas comprising both zones, limnetic and hypolimnion, in the central and southern parts of the reservoir, which are locally named as Chapinero (5° 09' 43" N, 73° 57' 02" W) and the Dam (5° 08' 15" N, 73° 58' 02" W), respectively.

Physicochemical data (temperature, dissolved oxygen, pH, dissolved solids, and suspended solids) were obtained by the use of multiparameter data sonde (Hydrolab Surveyor® 4). We estimated the depth of the mixing layer (MLD) in the epilimnion zone of the Dam based on the criterion of the isothermal layer. The MLD was defined as the depth at which the temperature difference (ΔT) with respect to the surface value remains less than 0.8 °C (Kara, *et al.*, 2000).

We collected water samples for analysis of nutrients, chlorophyll *a*, and phytoplankton structure manually at the surface (0.5 m). Additionally, we obtained one set of discrete samples from the water column of Las Juntas (from 1.5 to 2 m depth) and two from Chapinero and the Dam with a horizontal Van Dorn bottle at variable levels depending on the bottom and the euphotic layer (1% surface irradiation $-I_0$) depths, the latter defined as ~ 2.7 times the Secchi disk depth. The deepest and intermediate samples from Chapinero and the Dam, respectively, corresponded to the base of the euphotic layer (1% I_0) while the deepest sample from the Dam was always immersed in the aphotic zone. For nutrient and chlorophyll *a* analyses, volumes between 0.5 and 1 L of the samples were filtered through glass fiber filters (Whatman GF/F) and stored at -20°C. The concentrations were obtained by fluorometric and spectrophotometric techniques, respectively (Rice, *et al.*, 2012). The equipment, technical specifications, and analytical procedures to achieve these environmental data are described in Hakspiel-Segura, *et al.* (2015; 2017), who published most of these data. Total nitrogen (TN) in the dissolved fraction was assessed through the micro-Kjeldahl method plus the sum of nitrite and nitrate while total phosphorus (TP), also in the dissolved fraction, was determined colorimetrically by digestion with nitric acid-sulfuric acid and subsequent reaction with ascorbic acid (Rice, *et al.*, 2012). Phytoplankton samples were destined both for qualitative and quantitative analysis.

For taxonomic identification, surface water was concentrated through a 30 μm net and fixed immediately in Transeau solution. Samples for organism abundance analyses were fixed with Lugol's solution at a 1% final concentration. At the Jorge Tadeo Lozano University's limnology laboratory, we dispensed known volumes of the fixed sample in 10 ml sedimentation (Utermöhl) chambers for at least 12 hours before analyzing them with an inverted Olympus CK2 microscope (Sournia, 1978). Taxa were identified at 100X, 400X, and 1000X total magnification to the lowest possible taxonomic level while organism counting was made at 400X. We used Parra, *et al.* (1982 a, b, c, 1983 a, b), Komarek & Fott (1983), Krammer & Lange-Bertalot (1986), and Popovsky & Pfister's (1990) taxonomic keys. To visualize the trends of different types of phytoplankton, they were grouped up to the class taxonomic hierarchy and functional groups (FG), this last considering that the taxa shared morphological, physiological, and phenological features according to Reynolds, *et al.* (2002) and Padisák, *et al.* (2009) criteria.

Statistical analysis

We used non-parametric analysis as the environmental and biologic variables were not homoscedastic or normally distributed, even after the data were transformed to log or square root. A non-parametric Friedman's analysis of variance (ANOVA) and Kendall's coefficients of concordance (W) were used to assess the variation in rank abundance of phytoplanktonic groups among multiple repeated measures within sampling sites and months. Kendall's W values of 0 represent no agreements, whereas $W = 1$ represents full agreement (Kendall & Babington-Smith, 1939; Legendre, 2005). The Spearman's (ρ) rank correlation coefficient was calculated to establish the association between physicochemical variables and phytoplankton group abundance. We performed a canonical correspondence analysis (CCA) to construct a set of orthogonal latent variables which better explains the variation in the taxa abundance allowing for a significant understanding of

environmental conditions in which some representative taxa or FG inhabit successfully (Johnson & Altman, 1999). Dominant phytoplankton species and FGs were selected for the CCA based on their frequency (in more than 78 % of all sampling locations) and average abundance (more than 300 individuals L⁻¹) during the study period. A Monte Carlo permutation test was also performed to examine the significance of the CCA axes (Ter Braak, 1986). Spearman's rank correlation coefficients and Friedman-ANOVA analyses were conducted using STATISTICA v. 8.0 software (StatSoft, 2008) while the CCA for phytoplankton and environment relationship multiparametric analysis was performed using PCORD v6.0 software (McCune & Mefford, 2011).

Results

Environmental background

The meteorological and physicochemical parameters of the study area and water column are summarized in **table S1**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1326/3105> as supplementary material. During the study period, rainfall always exceeded total evaporation levels. However, in September–October, evaporation barely reached 23% to 30% of the accumulated monthly rainfall compared to July (47%) and August (90%). The MLD fluctuated from 5 to 8.5 m in July–August and 4.3 to 4.5 m in September–October. This behavior coincided with a gradual increase in temperature and a slight decrease in pH and dissolved oxygen. The pH was positively and significantly correlated with temperature and negatively with conductivity (Spearman $\rho = 0.64$ and -0.60 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$). Dissolved oxygen tended to decrease with depth reaching values near hypoxia (< 1.9 mg L⁻¹) in deeper waters (20 - 27 m) for most samplings, except in August when a minimum value of 4.0 mg L⁻¹ to 24 m depth was obtained.

No vertical and horizontal trends in inorganic nutrients were detected. Most of the nitrite and nitrate measures from the two first months were below the detection limit, so the ammonia contributed largely to the dissolved inorganic nitrogen (DIN). This condition was the opposite in September–October when the oxidized forms contributed on average with $\sim 60 \pm 16$ % of the DIN. Both nitrate and nitrite showed a positive significant relationship with water temperature (Spearman $\rho = 0.44$ and 0.35 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$) and with total dissolved solids (DS) (Spearman $\rho = 0.50$ and 0.54 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$) while ammonia was inversely correlated to water temperature (Pearson $r = -0.65$, $p < 0.05$). The largest value of nitrate and nitrite were detected in October at the Cubillos River following an increase in the total volume of the reservoir (CAR, 2005). TN maintained relatively high values from July to August, as reflected in the negative significant correlations with temperature, nitrate, and nitrite (Spearman $\rho = -0.35$, -0.41 and -0.50 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$). TP was positively associated with TN and dissolved inorganic phosphorus (DIP) (Spearman $\rho = 0.36$ and 0.42 , $p < 0.05$, $n = 32$), showing relatively wide fluctuation among sites and months, except in October when TP and TN showed consistent lower values in all locations. The concentrations of phosphorus fractions were not entirely congruent with each other explained by the conceptual fact that, eventually, there was 41 % of samples showing lesser content of phosphorus in the TP than the DIP. This feature could be related to limitations for the release of scavenged phosphorus from organic matter during the digestions of recalcitrant material. Overall, DS was lower in August than in the remaining sampling months. Particularly, the total suspended solids (SS) showed the lowest monthly average value in July, between 3 and 17-fold lower than the remaining monthly average concentrations. Both DS and SS were weakly but significantly correlated with each other (Spearman $\rho = 0.36$, $p < 0.05$, $n = 32$).

Phytoplankton community

The phytoplankton community in this reservoir was represented by 111 species belonging to nine classes (**Table S2**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1326/3106>). These groups corresponded to Chlorophyceae (36 species), Euglenophyceae (13 species),

Bacillariophyceae (14 species), Conjugatophyceae (25 species), Cyanophyceae (11 species), Chrysophyceae (three species), Dinophyceae (four species), Cryptophyceae (three species), and Xanthophyceae (two species), the first four being the richest in species and the highest in abundance.

In general, the abundances of phytoplankton taxa didn't show a significant variation among sites in each sampling month (Kendall's concordance coefficient $W = 0.06$ to 0.24 ; Friedman-ANOVA $\chi^2 = 4.1$ to 17.6 , $n = 9$, $df = 7$ to 8 , $p > 0.01$). The temporal variability of phytoplankton taxa presented a relatively similar trend in most sampling locations as we found no significant differences in their abundance across months (Kendall's concordance coefficient $W = 0.07$ to 0.4 ; Friedman-ANOVA $\chi^2 = 1.9$ to 11.15 , $n = 9$, $df = 3$, $p > 0.01$) except in Las Juntas (Kendall's concordance coefficient $W = \sim 0.5$; Friedman-ANOVA, $p < 0.01$), which fluctuated widely in both abundance and contribution of most phytoplankton taxa.

Chlorophyceae was recorded as the most dominant group in El Neusa with an average contribution of $\sim 72\%$ to the total phytoplankton population followed by Euglenophyceae, Bacillariophyceae, and Conjugatophyceae with 10.1% , 6.3% , and 5.0% , respectively. Maximum abundance of phytoplankton was recorded in August (average: $8.5 \times 10^4 \pm 2.7 \times 10^4$ ind. L^{-1}) and September (average: $8.9 \times 10^4 \pm 4.6 \times 10^4$ ind. L^{-1}) with the highest contribution of Chlorophyceae, Euglenophyceae, and Conjugatophyceae. Euglenophyceae showed its highest abundances in October and, interestingly, Bacillariophyceae abundance diminished substantially in September while a little increase of Conjugatophyceae was detected (Figure 2 a, b).

The most abundant phytoplankton species during the study period were *Chlorella* sp. (average: $2.4 \times 10^4 \pm 2.0 \times 10^4$ ind. L^{-1}) and *Chloromonas grovei* (average: $2.5 \times 10^4 \pm 4.4 \times 10^3$ ind. L^{-1}), both from the class Chlorophyceae. These species contributed between 54% and 78% of the average monthly abundance of phytoplankton. Generally, *Chlorella* sp. always maintained high abundances in most samples during the study period. *C. grovei* abundances were spatially and temporally more fluctuating as it was absent in July and registered high values in August and September. Two species of Euglenophyceae

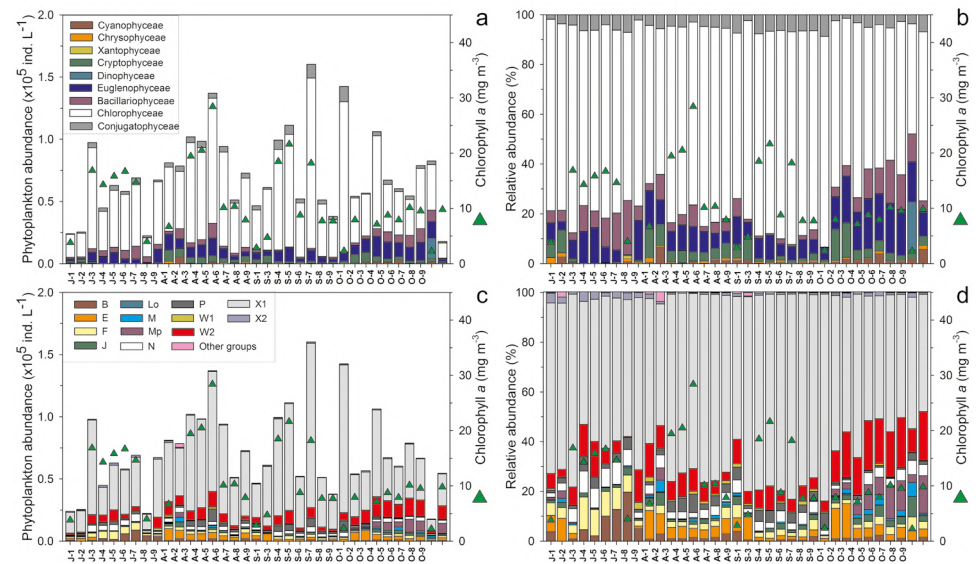


Figure 2. Temporal and spatial variability of the abundance of phytoplanktonic classes and functional groups (FGs) in the El Neusa reservoir between July and October 2004. **a.** Ind. L^{-1} of algae classes; **b.** Relative abundance of algae classes; **c.** Ind. L^{-1} of FGs; **d.** The relative contribution of FGs. Triangles represent the concentration of chlorophyll-*a*. At axis X: J: July; A: August; S: September; O: October; numbers 1 to 2: Las Juntas from the surface to midwater layer; 3 to 5 and 6 to 8: Chapinero and the Dam, respectively, from the surface to deep layer; 9: Cubillos surface

(*Trachelomonas planctonica* and *T. varians*) were also among the most frequent species, as well as the diatom *Cyclotella operculata* and the desmid *Cosmarium contractum*. Other species such as *Nephrocystium agardhianum*, *Botryococcus braunii*, *Chlamydocapsa ampla*, *Sphaerocystis schroeteri*, *Rhodomonas lacustris* var. *nannoplanctica*, *Scenedesmus obtusus*, *S. acunae*, and *Aulacoseira granulata* were also highly frequent (88% to 100% of the samples), but their monthly average abundance was rarely as high as 2.2×10^3 ind. L⁻¹.

Cyclotella operculata contributed remarkably within the diatoms group, although it showed a progressive decrease in abundance from July to October. In August, this species dominated this group in most locations together with the central diatoms *A. granulata* and *Cyclotella planktonica*. All diatoms species declined abruptly in September and subsequently emerged with a monospecific bloom of *Fragilaria capucina* ($3.2 \times 10^3 \pm 3.1 \times 10^3$ ind. L⁻¹) in October which accounted for 60% to 94% of the total abundance of diatoms. Eventually, some species of Cryptophyceae (*Cryptomonas ovata*, *Plagioselmis lacustris*, and *R. lacustris* var. *nannoplanctica*) became abundant in August and October. In September, *Closterium aciculare*, from the Conjugatophyceae, had a higher abundance; similarly, some species of Chlorophyceae such as *B. braunii*, *C. ampla*, *Elakatothrix gelatinosa*, and *Oocystis natans*, reached a relatively high abundance in August in all sites.

Phytoplankton functional groups

The spatial and temporal dynamics of the abundance and relative contribution of FGs are shown in **Figure 2 c, d**. The microalgae observed in the El Neusa reservoir were grouped into 20 FGs as follows: B, E, F, J, L₀, M, MP, N, P, W1, W2, X1, X2, D, G, H1, K, Lm, T, and Y. The last seven groups were generally the lowest in abundance and actually absent in more than 60% of the samples. Members of the W2 and X1 groups were the most abundant in all samples with an average of 10% and 68%, respectively, of the total phytoplankton abundance. Group X1 included three species, two of which were the most dominant in this study, while the W2 group was composed of seven species of the genus *Trachelomonas*. On average, FGs E, F, and N accounted for about 4% of the total phytoplankton abundance representing the third-largest relative contribution. The groups with more than nine species (F, J, MP, N, and P) dropped into the low-to-moderate range of abundance (range of monthly average: $\sim 1.1 \times 10^1$ to 5.0×10^3 ind. L⁻¹) contributing as a whole only 16% of the average phytoplankton abundance. Group N was the richest in taxa with 16 species followed by group P with 13 species. Both assemblages consisted mainly of Desmidiaceae species but also involved some diatoms. D, K, Lm, T, and Y were monospecific groups with relatively very low abundances ($< 1.2 \times 10^2$ ind. L⁻¹). The rest of the groups had between two and eight species and among them only groups B and E showed moderate abundance (range of monthly average: 5.0×10^2 to 4.6×10^3 ind. L⁻¹), i.e., over 80% in the samplings. Groups B, F, and N increased their abundances and relative contributions in July while the most important increases of MP and W2 groups were recorded in October and for X1 and P in August and September. Remarkably, the largest abundance averages and relative contributions for groups E and J were observed in August and October, although the maximum values of E were generally associated with Las Juntas.

Spearman's rank correlation coefficients between environment and phytoplankton

Spearman's rank correlation coefficients calculated for the physicochemical variables and phytoplankton group abundance are shown in **table 1**. As an indirect indicator of phytoplankton biomass, Chlorophyll-*a* had positive significant correlations with the abundance of total phytoplankton and Chlorophyceae (Spearman $\rho = 0.38$ and 0.46 , respectively, $p < 0.05$). Total phytoplankton abundance was strongly and positively correlated to Euglenophyceae, Conjugatophyceae, and Chlorophyceae (Spearman $\rho = 0.65$, 0.77 , and 0.92 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$). Bacillariophyceae was negatively associated with conductivity, nitrate, and suspended solids and positively related to pH (Spearman $\rho = -0.55$, -0.40 , -0.37 , and 0.41 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$). Cryptophyceae and Chrysophyceae were positively correlated to conductivity (Spearman $\rho = -0.56$ and

0.42, respectively, $p < 0.05$, $n = 32$) while a negative association was observed between Cryptophyceae and pH and between Cyanophyceae and TP (Spearman $\rho = -0.56$ and 0.40 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$).

Concomitantly, we reproduced a nonparametric correlation analysis between the FGs and the environmental variables as shown in **table 2**. In general, a greater number of significant relationships emerged compared to the environmental matrix (**Table S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1326/3105>). The Spearman coefficients showed the strongest significant and inverse correlations between conductivity and the groups B and F (Spearman $\rho = -0.57$ and -0.53 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$) and between pH and the groups E and W1 (Spearman $\rho = -0.58$ and -0.50 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$).

Table 1. Spearman’s rank correlation coefficient (ρ) between physico-chemical parameters and phytoplankton group abundance in the El Neusa reservoir ($n = 32$).

Phytoplankton group	T	DO	CON	pH	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	DIP	TN	TP	DS	SS
Cyanophyceae	-0.18	-0.34	0.32	-0.23	0.05	0.07	0.22	-0.26	-0.07	-0.40*	-0.14	0.05
Chrysophyceae	0.00	-0.23	0.42*	-0.33	0.04	0.24	-0.06	-0.04	-0.25	-0.11	-0.27	0.23
Xantophyceae	-0.05	-0.07	-0.16	-0.04	-0.10	-0.29	0.14	-0.19	-0.14	-0.16	-0.24	0.04
Cryptophyceae	-0.13	-0.29	0.51*	-0.56*	-0.25	-0.15	0.06	-0.04	0.21	-0.25	-0.31	0.02
Dinophyceae	0.01	-0.07	0.35	-0.26	0.10	0.03	0.05	0.05	-0.01	0.07	0.27	-0.31
Euglenophyceae	0.26	0.01	-0.10	0.21	0.10	0.12	-0.05	-0.26	-0.12	-0.29	0.03	-0.04
Bacillariophyceae	-0.02	0.04	-0.55*	0.41*	0.03	-0.40*	0.18	-0.26	0.00	-0.37*	0.00	-0.50*
Conjugatophyceae	0.06	0.08	-0.10	-0.02	-0.31	-0.15	-0.01	-0.10	0.17	0.04	-0.22	0.34
Chlorophyceae	0.20	0.12	-0.07	-0.02	-0.11	-0.04	-0.24	-0.07	0.17	0.07	-0.22	0.27
Total phytoplankton	0.28	0.07	-0.02	0.05	-0.04	0.03	-0.18	-0.15	0.08	-0.10	-0.11	0.18

T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: conductivity; NO₂⁻: nitrite; NO₃⁻: nitrate; NH₄⁺: ammonia; DIP: dissolved inorganic phosphorus; DS: total dissolved solids; SS: total suspended solids; TN: total nitrogen; TP: total phosphorus. Significant cases at confidence interval of 95% are highlighted in bold and marked with asterisks only as a guide.

Table 2. Spearman’s rank correlation coefficient (ρ) between physico-chemical parameters and dominant phytoplankton functional groups (FG) in the El Neusa reservoir ($n = 32$).

Functional groups	T	DO	CON	pH	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	DIP	TN	TP	DS	SS
B	-0.18	0.31	-0.57*	0.18	-0.52*	-0.07	0.16	-0.18	0.19	-0.12	-0.20	-0.40*
E	-0.16	-0.16	0.45*	-0.58*	-0.14	-0.20	0.04	0.08	0.19	-0.22	-0.37*	0.10
F	-0.08	0.42*	-0.53*	0.09	-0.47*	-0.23	0.55*	-0.27	0.10	-0.15	-0.14	-0.15
H1	0.03	-0.02	0.27	-0.20	0.11	0.09	-0.33	0.33	0.06	0.08	0.20	0.14
J	0.05	-0.18	0.09	-0.01	0.15	0.22	0.05	-0.47*	-0.21	-0.56*	-0.08	0.09
L ₀	0.07	0.20	0.28	-0.16	0.14	0.45*	-0.21	0.02	0.00	-0.07	0.25	-0.15
M	-0.29	-0.35	0.05	-0.14	-0.07	-0.08	-0.02	-0.41*	-0.11	-0.42*	-0.32	0.07
MP	0.06	0.06	0.16	-0.01	0.15	0.21	-0.23	-0.22	-0.33	-0.36*	0.00	-0.20
N	0.16	0.43*	-0.44*	0.29	-0.29	-0.05	0.59*	-0.14	0.09	-0.06	0.05	-0.01
P	-0.08	0.16	-0.16	-0.04	-0.19	-0.35*	0.52*	0.11	0.37*	0.18	-0.22	0.42*
W1	-0.24	-0.15	0.42*	-0.50*	0.15	-0.11	-0.04	0.31	0.24	0.13	-0.26	0.43*
W2	0.22	0.32	-0.14	0.16	0.17	0.20	0.37*	-0.26	-0.18	-0.30	0.04	0.05

T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: conductivity; NO₂⁻: nitrite; NO₃⁻: nitrate; NH₄⁺: ammonia; DIP: dissolved inorganic phosphorus; DS: total dissolved solids; SS: total suspended solids; TN: total nitrogen; TP: total phosphorus. Significant cases at confidence interval of 95% are highlighted in bold and marked with asterisks only as a guide.

The strongest positive correlation was observed between ammonia and the groups F, N, and P (Spearman $\rho = 0.55, 0.59, \text{ and } 0.52$, respectively, $p < 0.05$, $n = 32$). Other relatively strong and significant relationships occurred between nitrite and group B and between TP and group J (Spearman $\rho = -0.52$ and -0.56 , respectively, $p < 0.05$, $n = 32$). There was no relationship between group X1 and environmental factors.

Canonical correspondence analysis (CCA)

The CCA on the 20 most abundant species and 13 physicochemical variables (Table 1) for a set of 32 samples showed correlations that may explain the environmental control on the phytoplanktonic structure at El Neusa (Figure 3). The eigenvalues (λ) on the three axes ($\lambda_1 = 0.18$, $\lambda_2 = 0.04$, and $\lambda_3 = 0.03$, respectively) accounted respectively for 40.0%, 9.2%, and 6.3% of the explained variance. The Monte Carlo permutation test ($n = 999$ permutations) indicated that these eigenvalues were highly significant ($p < 0.01$), which validates the use of this method. The first biplot axis was weighted (canonical

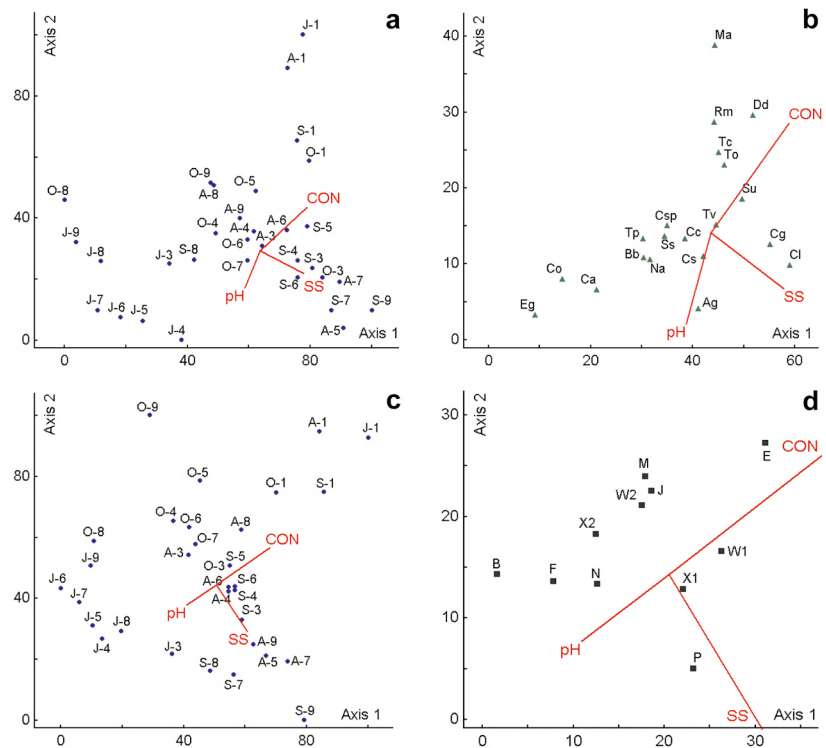


Figure 3. CCA biplots for the two first axis of the relation between abiotic variables (environment) and phytoplankton taxa or functional groups (FGs) in the El Neusa reservoir between July and October 2004. **a.** Sampling sites of taxa vs. environmental variables; **b.** Dominant taxa vs. environmental variables; **c.** FGs sampling sites vs. environmental variables; **d.** FGs vs. environmental variables. The upper panels refer to dominant phytoplankton species and the lower panels to the dominant FGs. Blue points, green triangles, and black squares stand for the individual samplings (date/site), dominant species, and dominant FGs, respectively; red vectors indicate each of the environmental variables with higher canonical coefficient correlations ($r_c > 0.3$) pointing in the direction of maximum value. Triangles represent the concentration of chlorophyll-*a*. At axis X: J: July; A: August; S: September; O: October; numbers 1 to 2: Las Juntas from the surface to midwater layer; 3 to 5 and 6 to 8: Chapinero and the Dam, respectively, from the surface to deep layer; 9: Cubillos surface. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: conductivity; NO_2^- : nitrite; NO_3^- : nitrate; NH_4^+ : ammonia; DIP: dissolved inorganic phosphorus; DS: total dissolved solids; SS: total suspended solids; TN: total nitrogen; TP: total phosphorus. Species acronyms for dominant phytoplankton species: Ag: *A. granulata*; Bb: *B. braunii*; Ca: *C. ampla*; Cs: *Chlorella* sp.; Cg: *C. grovei*; Cl: *C. aciculare*; Cc: *C. contractum*; Co: *C. raciborskii*; Ma: *M. acaroides*; Na: *N. agardhianum*; Ss: *S. schroeteri*; Su: *S. ulvella*; Rm: *R. lacustris* var. *nannoplantica*; Tc: *T. caudata*; Tp: *T. planctonica*; Tv: *T. varians*; To: *T. volvocina*

correlation coefficients: r_c) positively by conductivity ($r_c = 0.61$) and negatively by the total suspended solids ($r_c = -0.57$) while the second biplot axis was correlated directly with conductivity ($r_c = 0.71$) and inversely with pH ($r_c = 0.59$). Samplings and environmental variables featured on the CCA ordination biplot (**Figure 3 a, c**) showed a strong negative correlation between a group conformed mostly by sampling sites during July and the variables of conductivity and total suspended solids for the first biplot axis. Also, a positive correlation was observed between these variables associated with the first axis and the sites that were sampled mainly in September. For the second biplot axis, conductivity was positively associated with all samplings from the surface water at Las Juntas and with some samplings in October; this variable was also inversely correlated with most of the samples collected in Chapinero and the Dam in July and some taken in September. In the same biplot axis, pH had an opposite behavior to that described for conductivity.

The first ordination axis of the CCA (**Figure 3 b**) showed that taxa such as *T. planctonica*, *C. operculata*, *C. ampla*, *B. braunii*, *E. gelatinosa*, and *N. agardhianum* responded negatively to the increment in conductivity and total suspended solids; on the contrary, *Dinobryon divergens*, *Synura ulvella*, *C. aciculare*, and *C. grovei* were positively correlated with these variables. At the positive end of the second biplot axis, *Mallomonas acaroides*, *D. divergens*, *R. lacustris* var. *nannoplanctica*, *Trachelomonas caudata*, and *T. volvocina* correlated positively with the increasing conductivity and inversely with the pH and the total suspended solids. For this same second axis, the species *A. granulata*, *C. operculata*, *C. aciculare*, *C. ampla*, and *E. gelatinosa* presented an opposite response to that mentioned above.

The CCA ordination performed on physicochemical variables and phytoplankton FGs (**Figure 3 d**) showed that the first canonical axis and the overall test were significant (Monte Carlo test, $p < 0.03$). The eigenvalues of the tree first CCA axes explained, respectively, the 24.0% ($\lambda = 0.046$), 15.6% ($\lambda = 0.03$) and 4.4% ($\lambda = 0.009$) of the total FGs variation among samples. The distribution of environmental variables vectors was similar to that in the CCA shown in **figure 3** for the dominant species. In the first biplot axis, group E was positively associated with conductivity and suspended solids while at the other end of this axis the groups B, F, N, and X2 were positively related to pH. In axis two, the groups E, M, J, and W2 were positively related to conductivity and negatively to suspended solids while the P group had the opposite behavior (**Figure 3 d**). Group X1 was located very close to the centroid of the biplot, which suggests a limited dependence of this group of algae with respect to the reservoir's physicochemical environment.

Discussion

Our results provide a spatial and temporal account of the phytoplanktonic groups and their relationship with environmental variables in El Neusa, a neotropical high mountain lentic ecosystem, during the transition from relative drought (July) to rainy conditions (October), as well as a shift from vertically homogeneous conditions in terms of water temperature, dissolved oxygen, and pH to a more stratified water column (Hakspiel-Segura, *et al.*, 2015). Most of our physical-chemical measurements matched those values and ranges reported for this water body before (Larrahondo-Molina, 1992; Rivera, 1997; Canosa & Pinilla, 1999; Canosa & Pinilla, 2007). Those similarities suggest the absence of pronounced disturbances that could have irreversibly altered the water quality between the 1990s and the 2004-2005 period. However, the 2005 monthly average DIP concentrations showed levels 2 to 5-fold higher than those previously observed, which may have impacted the abundance and composition of the phytoplanktonic community. García & Matallana (2016) reported that for 2015, the monitoring carried out by the CAR revealed that the physicochemical and bacteriological characteristics of this reservoir were within the permissible limits of quality for human use, although some variables such as nutrients may have increased, even within these tolerance ranges.

In our study, the phytoplanktonic composition was temporal and spatially dominated by Chlorophyceae. This group was characterized for being species-rich but with very few abundant ones, which normally prevail under meso-eutrophic conditions (**Pinilla, 2000; Peña-Salamanca, et al., 2005**). The remarkable numerical predominance of *Chlorella* sp. and *C. grovei* are usually associated with high organic pollution and rich nutrient status (**Padma-Priya, et al., 2017; Duque & Donato, 1992**). The earliest study at El Neusa reservoir performed by **Uchima (1987)** indicated the predominance of dinoflagellates and euglenoids. Next, **Pino (1995)** and **Rivera (1997)** showed that Bacillariophyceae and Conjugatophyceae were the most abundant groups (represented mainly by the genera *Aulacoseira*, *Tabellaria*, *Staurostrum*, *Staurodesmus*, and *Closterium*) associated with the prevalence of relatively low nutrient enrichment, conductivity, and N/P ratios. In a study conducted between February and May 1997, **Canosa & Pinilla (2007)** confirmed the largest contribution of Bacillariophyceae ($\sim 4.0 \times 10^4$ ind. L⁻¹) and also detected an increasing population of Euglenophyceae ($\sim 1.0 \times 10^3$ ind. L⁻¹), which contrasted with a lower average abundance of Conjugatophyceae, Chlorophyceae, Cyanophyceae, and Dinophyceae ($\sim 2.0 \times 10^2$ to $\sim 7.0 \times 10^2$ ind. L⁻¹) indicating oligo to mesotrophic conditions. The phytoplankton community with Chlorophyceae as the dominant group confirms that over the years (1988 to 2004) there was a shift towards a higher quantity of nutrients, also supported by the decrease in the relative contribution of Conjugatophyceae over time, which is a sensitive bioindicator group of mostly oligotrophic conditions as reported in several temperate and tropical high-mountain lakes (**Coesel, 1983; Banderas-Tarabay, et al., 1991; Rivera, et al., 2005**). Besides, different findings on the trophic status at El Neusa reservoir have been registered based on the enumeration of bacterioplankton and virioplankton by epifluorescence microscopy reflecting oligo to mesotrophic conditions (**Hakspiel-Segura, et al., 2015; 2017**).

In general, the correlation analysis indicated that dominant groups were less sensitive to changes in most environmental variables compared to the less predominant groups. Probably, physicochemical changes among samples were not sufficiently marked so as to cause modifications in dominant groups, therefore, most of these were possibly generalist species that coexist in a wide spectrum of environmental conditions as long as they find minimum nutritional resources. For example, it is known the wide trophic range of *Chlorella* (**Reynolds, 1998**). Likely, the dominance and number of individuals per mL of *Chlorella* sp. may be less evident when its carbon biomass is measured since it is a very small species. A rough estimate of biomass based on a range of carbon values per cell of *Chlorella vulgaris* under cultivation conditions (**Hu, 2014**) indicates that the average biomass of this microalga in El Neusa may fluctuate between 550 and 980 pg C L⁻¹. This range is between 1.5% and 2.6% of the bacterial biomass observed during the same months at El Neusa (**Hakspiel-Segura, et al., 2015**). Compared to mesotrophic Neotropical hydroelectric reservoirs from the Paraná-Paraguay and Paraíba do Sul basins (**Silva, et al., 2014**), this microalga could contribute up to 5 % of the nano- and micro-phytoplankton biomass.

It was not clear how nutrients controlled the phytoplankton species in the El Neusa reservoir. This apparent decoupling between nutrients and algae taxa could be due to the short time series and the low amount of sampling in our study. However, we do not exclude that this relationship may be obscured by other potential mechanisms of algal abundance control, such as zooplankton grazing and viral lysis, whose impact and seasonal variability are unknown at El Neusa. Besides, along the whole study period, DIN and DIP concentrations were not limiting for phytoplankton growth according to the respective values of 0.08 - 0.1 mg N L⁻¹ and 0.003 - 0.005 µg P L⁻¹ established by **Reynolds (1997)**.

According to the CCA analysis, moderately abundant species, such as *E. gelatinosa*, *C. ampla*, and *C. operculata*, showed their most notable increases during low rainfall months (July and August) under low values of conductivity, suspended solids, and nitrogen. Nutrients were depleted (or under limit detection) as a consequence of limited terrestrial (runoff) or fluvial inputs. The increase in conductivity and suspended solids from August to October along the second axis biplot of the CCA depends directly on the

hydrological regime, which affects the runoff of nutrients and other inorganic and organic compounds to the water body from the soil and surrounding terrestrial landscape. For the El Peñol-Guatapé reservoir (Department of Antioquia, Colombia), **Gil-Guarín, et al.** (2020) also concluded that the hydrological conditions had a determining role in the structuring of phytoplankton communities. The prevalence of pH slightly lower than 7 in this period indicates that the input of allochthonous organic matter favored mineralization processes, which possibly decreased the concentrations of dissolved oxygen (**Table 1**). These conditions lead to an increase in mixotrophic microalgae populations (**Saad, et al.**, 2016), which is consistent with the responses on the CCA biplot of taxa such as the genera *Euglena* and *Trachelomonas* and the species *D. divergens* and *R. lacustris* var. *nannoplantica*, that can feed on dissolved labile organic matter or planktonic prokaryotes (**Yamaguchi, et al.**, 2012; **Ballen-Segura, et al.**, 2017). Coincidentally, in that period, the abundance of bacterioplankton decreased in most sampling locations while both autotrophic and heterotrophic nanoflagellates, morphologically similar to the potential mixotrophs mentioned above, maintained relatively high densities when measured by epifluorescence microscopy (**Hakspiel-Segura, et al.**, 2015).

The most abundant functional groups (X1 and W2) describe the assemblage of El Neusa matching quite well with the reservoir conditions. The members of FG X1, which was constituted by relatively few species (3 taxa), are nanoplanktonic cells, typical of shallow, well-mixed, meso-eutrophic environments, and tolerant to stratification (**Reynolds, et al.**, 2002). Its scarce relationship with physicochemical variables (no Spearman correlations or association with any parameter in the CCA) is a clear indication that they are organisms with a broad niche, that is, of rather eurioic characteristics. The algae of the W2 group (8 taxa) are bottom-dwelling euglenoids, typically of mesotrophic shallow waters (**Reynolds, et al.**, 2002). The X1 and W2 associations, unlike other functional groups whose organisms respond to primary adaptive life-cycle strategies (C: invasive colonists, S: stress-tolerant, or R: ruderal tolerant to disturbance), may have taxa of intermediate strategies such as CR, CS, or CRS (**Moura, et al.**, 2007). We think that the highest abundances of the invasive motile cells of *C. grovei* (an X1 member) have probably resulted from a combination of their large capacity of fast-growing and efficient exploitation of available resources (C-strategist), as well as the low removal of its biomass from the water column by active grazing or passive filtration feeding mechanisms (**Reynolds**, 1997; **Elliott, et al.**, 2001; **Reynolds**, 2006). Euglenoids of the FG W2, which are principally CS-strategists, might eventually be associated with lower light availability (e.g., hypolimnion or near-bottom waters) given their capacity to exploit rich organic matter environments (**Reynolds, et al.**, 2002; **Becker, et al.**, 2009) for which they dominated throughout the study and increased in October in response to the hydrological behavior and its consequences, as already mentioned.

Due to our study's time scale and the strong predominance of groups X1 and W2, it was difficult to establish a clear phytoplankton successional pattern. However, some less abundant FGs, such as B, F, J, MP, and X2, responded differently to environmental factors in association with the variability of the hydrological balance in the region. On the other hand, the predominance of cyanobacterial groups H1 and S, typical of eutrophic reservoirs or seasonal enrichment conditions in Neotropical systems (**Lewis**, 1986; **Moura, et al.**, 2007; **Rodrigues, et al.**, 2018), were not observed in El Neusa, which may be partially a result of the role of low temperatures limiting the growth of cyanobacteria rather than the positive effects of a high DIP and the long residence time (~800 days) of the reservoir (**Roldán & Ramírez**, 2008; **Mowe, et al.**, 2014).

Conclusions

Our results indicate a complex relationship between the phytoplankton group structure and the water body environment. Among the environmental variables, mainly conductivity, suspended solids, and pH varied according to hydrological conditions driving the dynamics

of relatively fewer dominant species while the presence of low to moderate DIN and DIP concentrations point to a prevalence of oligo to mesotrophic characteristics while the phytoplanktonic structure dominated by groups X1 and W2 suggests that the El Neusa reservoir may be effectively changing its trophic status. It is expected that nutrient loading increases progressively as a result of natural eutrophication plus the effect of potential anthropogenic forcing (e.g., intensification of subsistence land farming, semi-intensive trout farming, wastewater discharges, etc.). Possibly, the location in a high Neotropical mountain of El Neusa with the consequent lower water temperature slows down the eutrophication process, but in the long term, its water quality is supposed to deteriorate if internal and external factors increasing nutrients are maintained, as has probably been the case in recent years. Our study confirmed that a functional approach helps to understand the processes involved in the functioning and organization of aquatic ecosystems. Thus, the efforts to maintain a monitoring of physicochemical and phytoplankton FGs in water bodies like El Neusa would help to provide a timely diagnosis for decision-making, prevention, and damage restoration in this ecosystem. It would also be advisable to further widen research efforts with a better temporal monitoring resolution and longer study duration.

Supplementary material

Table S1. Range of meteorological, physico-chemical, and chlorophyll a (Chl a) data for discrete sampling depths in the El Neusa reservoir from July to October 2004. See the table S1 in <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1326/3105>

Table S2. List of phytoplanktonic taxa with its functional groups at the El Neusa reservoir. See the table S2 in <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1326/3106>

Acknowledgements

This research was co-funded partially by *Colciencias* and *Universidad Jorge Tadeo Lozano* (UJTL) through the project “*Estructura y variación espacio-temporal de la comunidad bacteriana en el embalse del Neusa, un ecosistema altoandino*”. Special thanks to the Laboratory of Limnology at the UJTL for the facilities, equipment, and material provided for the taxonomic analyses. Our sincere thanks also to the many individuals who helped in collecting data and samples at the El Neusa reservoir.

Author contributions

C. H-S contributed to the statistical analyses and writing of the manuscript. BPB-G did the sampling and the taxonomic identification. GP-A directed the study and wrote the manuscript.

Conflicts of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Ballen-Segura, M., Felip, M., Catalan, J.** (2017). Some mixotrophic flagellate species selectively graze on archaea. *Applied and Environmental Microbiology*. **83**: e02317-16. Doi: 10.1128/AEM.02317-16
- Banderas-Tarabay, A., González-Villela, R., de la Lanza Espino, G.** (1991). Limnological aspects of a high-mountain lake in Mexico. *Hydrobiologia*. **224**: 1-10. Doi: 10.1007/BF00006360
- Becker, V., Huszar, V. L. M., Crossetti, L. O.** (2009). Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia*. **628**: 137-151. Doi: 10.1007/s10750-009-9751-7
- Canosa, A. & Pinilla, G.** (1999). Bacteriological eutrophication indicators in four Colombian water bodies (South America). *Lakes & Reservoirs Research & Management*. **4** (1-2): 23-27. Doi: 10.1046/j.1440-1770.1999.00079.x
- Canosa, A. & Pinilla, G.** (2007). Relaciones entre las abundancias del bacterioplancton y del fitoplancton en tres ecosistemas lénticos de los Andes Colombianos. *Revista de Biología Tropical*. **55** (1): 135-146.

- Catalán, J. & Donato, J.** (2016). Perspectives for an integrated understanding of tropical and temperate high-mountain lakes. *Journal of Limnology*. **75** (s1): 215-234. Doi: 10.4081/jlimnol.2016.1372
- Coesel, P. F. M.** (1983). The significance of desmids as indicators of the trophic status of freshwaters. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*. **45**: 388-393. Doi: 10.1007/BF02538128
- Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR).** (2005). Datos hidrológicos e hidráulicos del embalse del Neusa. Informe técnico. Bogotá, Colombia: CAR.
- Carrillo, Y., Guarín, A., Guillot, G.** (2006). Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (Neusa, Colombia). *Aquatic Botany*. **85** (1): 7-15. Doi: 10.1016/j.aquabot.2006.01.006
- Deemer, B. R., Harrison, J. A., Li, S., Beaulieu, J. J., Delsontro, T., Barros, N., Bezerra-Neto, J. F., Powers, S. M., dos Santos, M. A., Vonk, J. A.** (2016). Greenhouse gas emissions from reservoir water surfaces: A new global synthesis. *BioScience*. **66** (11): 949-964. Doi: 10.1093/biosci/biw117
- Duque, S. & Donato, J. Ch.** (1992). Biología y ecología del fitoplancton de las aguas dulces en Colombia. Cuadernos Divulgativos Universidad Javeriana. **35**: 1-21.
- Elliott, J. A., Irish, A. E., Reynolds, C. S.** (2001). The effects of vertical mixing on a phytoplankton community: a modelling approach to the intermediate disturbance hypothesis. *Freshwater Biology*. **46**: 1291-1297. Doi: 10.1046/j.1365-2427.2001.00754.x
- García, L.J. & Matallana, W.A.** (2016). Recopilación documental del estado actual y usos del agua del embalse del Neusa, Cundinamarca. Tesis de Pregrado, Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia.
- Gil-Guarín, I. C., Villabona-González, S. L., Parra-García, E., Echenique, R. O.** (2020). Environmental factors driving phytoplankton biomass and diversity in a tropical reservoir. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **44** (171): 423-436. Doi: 10.18257/raccefn.1052
- Google Terrain.** (2020). Mapa de El Neusa, Colombia. Last accessed on October 14, 2020. Available at: <https://www.google.com/earth/>
- Hakspiel-Segura, C., Canosa-Torrado, A., Niño-García, J. P.** (2015). Variación espacial y temporal del bacterioplancton en un reservorio de alta montaña en los Andes colombianos. *Hidrobiológica*. **25** (1): 62-63.
- Hakspiel-Segura, C., Rosso-Londoño, C., Canosa-Torrado, A., Niño-García, J. P.** (2017). Spatial and temporal dynamics of virioplankton in a high-mountain tropical reservoir, El Neusa (Cundinamarca, Colombia). *Latin American Journal of Aquatic Research*. **45** (2): 341-355. Doi: 10.3856/vol45-issue2-fulltext-10
- Hernández, E., Aguirre, N., Palacio, K., Palacio, J., Ramirez, J. J., Duque, S. R., Mogollón, M., Kruk, C.** (2020). Clasificación de grupos morfofuncionales del fitoplancton en seis sistemas lénticos de las regiones Caribe, Andina y Amazónica de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **44** (171): 392-406. Doi: 10.18257/raccefn.1082.
- Hu, W.** (2014). Dry Weight and cell density of individual algal and cyanobacterial cells for algae. Master's Thesis, Faculty of the Graduate School. University of Missouri-Columbia. Last accessed on October 2, 2020. Available at: <https://mospace.umsystem.edu/xmlui/handle/10355/46477>
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).** (2019). Estudio nacional del agua 2018. Bogotá. Last accessed on July 27, 2021. Available at: <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/023858/023858.html>
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).** (2017a). Datos meteorológicos y pluviométricos. Estación Meteorológica Lagunillas (No. 21201190). Last accessed on October 2, 2020. Available at: <http://www.ideam.gov.co/solicitud-de-informacion>
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).** (2017b). Mapa de bosques, Colombia- Área continental. Subdirección de Ecosistemas - Proyecto SMBYC. Last accessed on October 14, 2020. Available at: <http://www.siac.gov.co/catalogo-de-mapas>
- Jiménez-Aldana, M. & Santana-López, F.** (2017). Water distribution system of Bogotá City and its surrounding area, Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá – EAB E.S.P. *Procedia Engineering*. **186**: 643-653. Doi: 10.1016/j.proeng.2017.03.281
- Johnson, K. W. & Altman, N. S.** (1999). Canonical correspondence analysis as an approximation to Gaussian ordination. *Environmetrics*. **10**: 39-52. Doi: 10.1002/(SICI)1099-095X(199901/02)10:1<39::AID-ENV334>3.0.CO;2-3

- Kara, A., Rochford, P. A., Hurlburt, H.E.** (2000). An optimal definition for ocean mixed layer depth. *Journal of Geophysical Research*. **105** (C7):16803-16821. Doi:10.1029/2000JC900072
- Komarek, J. & Fott, B.** (1983). Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Chlorococcales. In G. Huber-Pestalozzi (Ed.), *Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie*. 7. Teil, 1 Hälfte. Stuttgart, Germany: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele & Obermiller). Doi: 10.1111/j.1756-1051.1985.tb02080.x
- Kendall, M.G. & Babington-Smith, B.** (1939). The problem of m rankings. *Annals of Mathematical Statistics*. **10**: 275-287.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H.** (1986). Bacillariophyceae. 1. Teil 1: Naviculaceae. In H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Band 2/1. Jena, Germany: Gustav Fisher Verlag. 576 pp.
- Larrahondo-Molina, M.** (1992). Aprovechamiento acuícola de embalses en Colombia. In J. R. Juárez, E. Varsi (Eds.), *Avances en el manejo y aprovechamiento acuícola de embalses en América Latina y el Caribe. Proyecto Aquila II*. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Last accessed on October 2, 2020. Available at: <http://www.fao.org/3/ab488s/AB488S04.htm>
- Legendre, P.** (2005). Species associations: the Kendall coefficient of concordance revisited. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*. **10** (2): 226-245. Doi: 10.1198/108571105X46642
- Lindström, A., Granit, J., Weinberg, J.** (2012). Large-scale water storage in the water, energy and food nexus: Perspectives on benefits, risks and best practices. SIWI Paper 21. SIWI, Stockholm. 31 pp.
- Márquez, G. E. & Guillot, G. H.** (2001). *Ecología y efecto ambiental de embalses: aproximación con casos colombianos*. Serie de publicaciones del posgrado en gestión ambiental. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia. 218 pp.
- McCune, B. & Mefford, M. J.** (2011). PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 6.0. Oregon, USA: MjM Software Design.
- Moura, A., Bittencourt-Oliveira, M., Dantas, Ê., Arruda-Neto, J.** (2007). Phytoplanktonic associations: a tool to understanding dominance events in a tropical Brazilian reservoir. *Acta Botanica Brasilica*. **21** (3): 641-648. Doi: 10.1590/1676-0611-BN-2016-0159
- Mowe, M.A.D., Mitrovic, S. M., Lim, R. P., Furey, A., Yeo D. C. J.** (2014). Tropical cyanobacterial blooms: a review of prevalence, problem taxa, toxins and influencing environmental factors. *Journal of Limnology*. **74** (2): 205-224. Doi: 10.4081/jlimnol.2014.1005
- Padisák, J., Crossetti, L. O., Naselli-Flores, L.** (2009). Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*. **621**: 1-19. Doi: 10.1007/s10750-008-9645-0
- Padma-Priya, K. T., Seeta, Y., Manikya Reddy, P.** (2017). Distribution and diversity of chlorophyceae in Saroornagar Lake, Hyderabad. *IOSR Journal of Environmental Science, Toxicology and Food Technology*. **11** (4): 114-121. Doi: 10.9790/2402-110402114121
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V., Rivera, P., Orellana, M.** (1982a). Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. I. Cyanophyceae. Santiago, Chile: Universidad de Concepción. 69 pp.
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V., Rivera, P., Orellana, M.** (1982b). Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. II. Chrysophyceae-Xanthophyceae. Santiago, Chile: Universidad de Concepción. 82 pp.
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V., Rivera, P., Orellana, M.** (1982c). Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. III. Cryptophyceae-Dinophyceae-Euglenophyceae. Santiago, Chile: Universidad de Concepción. 99 pp.
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V.** (1983a). Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. V. Chlorophyceae. Parte I. Volvocales. Santiago, Chile: Universidad de Concepción. 151 p.
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V.** (1983b). Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile. V. Chlorophyceae. Parte II. Zygnematales. Santiago, Chile: Universidad de Concepción.
- Peña-Salamanca, E. J., Palacios, M. L., Ospina-Álvarez, N.** (2005). *Algas como indicadores de contaminación*. Cali: Universidad del Valle. 164 pp.
- Pinilla, G. A.** (2000). *Indicadores biológicos en ecosistemas acuáticos continentales de Colombia. Compilación bibliográfica*. Bogotá: Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Centro de Investigaciones Científicas. 67 pp.

- Pino, J. C.** (1995). El fitoplancton y el estado trófico de los embalses de Chuza, Neusa y Tominé (Cundinamarca, Colombia). Tesis de pregrado, Facultad de Biología Marina. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Bogotá, Colombia.
- Popovsky, J., Pfister, L. A.** (1990). Dinophyceae (Dinoflagellida). In H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer (Eds.), Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, Germany: Gustav Fischer Verlag. 272 pp.
- Pulido-López, P. C. & Pinilla-Agudelo, G.** (2017). Evaluación del estado trófico de El Salitre, último humedal urbano de referencia en Bogotá. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. **41** (158): 41-50. Doi: 10.18257/raccefn.411
- Ramírez, J. J.** (2000). Fitoplancton de agua dulce: aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios. Medellín, Colombia: Universidad de Antioquia. 207 pp.
- Reynolds, C. S.** (1997). Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Oldendorf /Luhe, Germany: Ecology Institute. 371 pp.
- Reynolds, C. S.** (1998). What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? Hydrobiologia. **369-370**: 11-26. Doi: 10.1023/A:1017062213207
- Reynolds, C. S.** (2006). The ecology of phytoplankton. UK: Cambridge University Press. 524 pp.
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, K., Naselli-Flores, L., Melo, S.** (2002). Towards classification of the freshwater phytoplankton. Journal of Plankton Research. **24**: 417-428. Doi: 10.1093/plankt/24.5.417
- Rice, E. W., Baird, R. B., Eaton, A. D., Clesceri, L. S.** (2012). APHA (American Public Health Association): Standard method for the examination of water and wastewater. 22th ed. Washington DC, USA: AWWA (American Water Works Association) and WEF (Water Environment Federation). 1496 pp.
- Rivera, C.** (1997). Variaciones en la composición y abundancia vertical y horizontal del fitoplancton del embalse del Neusa. Tesis de pregrado, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Rivera, C., Solano, D., Zapata, A., Donato, J.** (2005). Phytoplankton diversity in a tropical high mountain lake. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. **29**: 418-421. Doi: 10.1080/03680770.2005.11902046
- Rodrigues, L. C., Pivato, B. M., Galli-Vieira, L. C., Bovo-Scomparin, V. M., Bortolini, J. C., Pineda, A., Train, S.** (2018). Use of phytoplankton functional groups as a model of spatial and temporal patterns in reservoirs: a case study in a reservoir of central Brazil. Hydrobiologia. **805** (1): 147-161. Doi: 10.1007/s10750-017-3289-x
- Roldán, G. & Ramírez, J. J.** (2008). Fundamentos de limnología neotropical. 2ª ed. Medellín, Colombia: Editorial Universidad de Antioquia. 440 pp.
- Saad, J. F., Unrein, F., Tribelli, P. M., López, N., Izaguirre, I.** (2016). Influence of lake trophic conditions on the dominant mixotrophic algal assemblages. Journal of Plankton Research. **38**: 818-829. Doi: 10.1093/plankt/fbw029
- Silva, L. H. S., Huszar, V. L. M., Marinho, M. M., Rangel, L. M., Brasil, J., Domingues, C. D., Branco, C. C., Roland, F.** (2014). Drivers of phytoplankton, bacterioplankton, and zooplankton carbon biomass in tropical hydroelectric reservoirs. Limnologia. **48**: 1-10. Doi: 10.1016/j.limno.2014.04.004
- Statsoft, Inc.** (2008). Statistica for Windows (Data Analysis Software System), Version 8.0. 298 p. Computer Program Manual, Quick Reference. Statsoft. Inc., Tulsa, USA.
- Sournia, A.** (1978). Phytoplankton manual. Paris, Francia: UNESCO.
- Ter Braak, C. J. F.** (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradients analysis. Ecology. **67**: 1167-1179.
- Tortajada, C.** (2015). Dams: an essential component of development. Journal of Hydraulic Engineering. **20** (1): A4014005-1–A4014005-9. Doi: 10.1061/(ASCE)HE.1943-5584.0000919
- Uchima, J.** (1987). Aspectos limnológicos del embalse del Neusa. Tesis de pregrado, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Verniest, F. & Greulich, S.** (2019). Methods for assessing the effects of environmental parameters on biological communities in long-term ecological studies - A literature review. Ecological Modelling. **414**: 108732. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2019.108732
- Yamaguchi, A., Yubuki, N., Leander, B. S.** (2012). Morphostasis in a novel eukaryote illuminates the evolutionary transition from phagotrophy to phototrophy: description of *Rapaza viridis* n. gen. et n. sp. (Euglenozoa, Euglenida). BMC Evolutionary Biology. **12**: 29. Doi: 10.1186/1471-2148-12-29

Artículo original

Ciclos del dióxido de carbono en la formación y utilización de combustibles fósiles y su efecto en el cambio climático

Carbon dioxide cycles in the formation and use of fossil fuels and their effect on climate change

Fanor Mondragón

Profesor Emérito Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Artículo de posesión para admisión de Fanor Mondragón, como miembro de número a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Resumen

El dióxido de carbono es una molécula que ha estado presente en la Tierra desde su formación hasta nuestros días y participa en los diferentes ciclos de transformación del carbono. El más importante es el asociado a la conversión de carbono inorgánico a carbono orgánico a través del proceso de fotosíntesis catalizado por la enzima rubisco, el cual permitió el origen de la vida en la Tierra y el almacenamiento de energía solar durante millones de años en lo que hoy llamamos combustibles fósiles. En esta revisión se presenta un breve recuento de los cambios en la concentración atmosférica del CO₂ desde su formación hasta nuestros días. Además, se discute la formación y el estudio de las estructuras químicamente complejas que caracterizan algunos de los combustibles fósiles, así como los mecanismos químicos por los cuales se recupera la energía almacenada y se vuelve a generar CO₂ al usar dichos combustibles. Se analizan asimismo las implicaciones del uso acelerado de estos recursos en los últimos 150 años, lo que ha llevado el sistema “tierra” a un aumento crítico de la temperatura, con la consecuente necesidad de acciones urgentes para que el incremento sea inferior a 1,5 °C con referencia a la época preindustrial, pues, de no hacerlo, ello tendría consecuencias catastróficas para la vida en la Tierra.

Palabras claves: Dióxido de carbono; Combustibles fósiles; Carbón; Impacto ambiental

Abstract

Carbon dioxide is a molecule that has been around since the early stages of the formation of Earth until the present day as part of various carbon transformation cycles. The most important of these is the process involved in the conversion of inorganic carbon into organic carbon catalyzed by the Rubisco enzyme. This reaction was the beginning of life on earth, as well as the mechanism used by nature to store energy and produce what we know today as fossil fuels. This review presents an analysis of the changes of the CO₂ atmospheric concentration and of the complex chemical structures that characterize some of the fossil fuels and the chemical mechanisms used today to recover that stored energy. By using these fuels CO₂ is generated again. The accelerated use of fossil fuels in the last 150 years is bringing the Earth to a critical situation concerning the rise of the planet's surface temperature. Urgent actions are required to keep this increase 1.5 °C below that of the pre-industrial era to avoid catastrophic results for life on earth.

Keywords: Carbon dioxide; Fossil fuels; Coal; Environmental impact.

Citación: Mondragón F. Ciclos del dióxido de carbono en la formación y utilización de combustibles fósiles y su efecto en el cambio climático. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):833-849, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.1364>

Editor: Fernando Martínez

***Correspondencia:**

Fanor Mondragón; fmondra@gmail.com

Recibido: 10 de diciembre de 2020

Aceptado: 1 de junio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

El dióxido de carbono en la evolución de la Tierra

Se estima que tanto el carbono como el agua llegaron a la Tierra durante su formación en planetesimales que la impactaron constantemente (Hayes & Waldbauer, 2006; Kasting & Ackerman, 1987). La atmósfera primitiva de la Tierra fue reductora durante los primeros 2.000 millones de años (Rasool & McGovern, 1966; Tang & Chen, 2013). Los modelos

más aceptados indican que inicialmente la atmósfera contenía principalmente H_2 , CO_2 , H_2O , NH_3 , CH_4 , H , y O (Trigo-Rodríguez, *et al.*, 2013). El hidrógeno era el principal componente, pero durante los primeros 1.000 millones de años escapó al espacio, quedando CO_2 , H_2O , N_2 , NH_3 y CH_4 en la atmósfera. Bajo estas condiciones, la temperatura de la atmósfera fue controlada por el efecto invernadero del NH_3 , el CH_4 , la H_2O y el CO_2 . Buena parte del CO_2 pasó a formar carbonatos y silicatos y a disolverse en el mar, con lo cual bajó significativamente su concentración. La acumulación de CO_2 en el mar fue muy importante, debido a que hace unos 3.500 millones de años la Tierra tenía casi el doble del agua en los mares y la masa continental era solamente de 3 a 5 % de la que tenemos hoy (Johnson & Wing, 2020). Con este proceso se iniciaron también las reacciones de fotosíntesis que generan O_2 (Sagan & Mullen, 1972). Simultáneamente, empezó a darse la fotodisociación del NH_3 para formar aminoácidos en fase acuosa, dando lugar a la formación de los componentes orgánicos del origen de la vida en los mares primitivos. Las reacciones de fotosíntesis condujeron a la aparición de O_2 en la atmósfera de forma extremadamente lenta; transcurrieron unos 1.000 millones de años desde que empezaron a darse las reacciones de fotosíntesis hasta la aparición de O_2 en la atmósfera con una concentración de ~ 0,02 % (Shih, *et al.*, 2016). Cuando este oxígeno salió a la atmósfera reaccionó con el amoníaco y metano atmosféricos, reduciendo grandemente el efecto invernadero de estos dos gases y estableciendo las condiciones para una glaciación muy importante de la Tierra. Esta etapa se identifica geológicamente como el periodo de la “Gran oxidación”, a partir del cual empezó a darse la transición irreversible para la Tierra de un ambiente reductor a un ambiente oxidante. Desde entonces, en la segunda mitad de la existencia de la Tierra, el ciclo del CO_2 ha sido el factor regulador de las condiciones de efecto invernadero. La glaciación que indujo la transición de atmósfera reductora a atmósfera oxidante ocurrió en el periodo conocido como Hurónico, hace unos 2.200 millones de años, durante el cual toda la Tierra quedó cubierta por una capa de hielo que se conoce como “bola de nieve” y que pudo durar hasta unos 300 millones de años. Algunos investigadores estiman que la temperatura llegó hasta los -50 °C, en tanto que otros plantean que la glaciación no fue global sino parcial (Sagan & Mullen, 1972) para poder explicar que los primeros indicios de vida en ese entonces sobrevivieran a estas condiciones tan drásticas.

Los ciclos en los que interviene el CO_2 son extremadamente complejos, ya que involucran procesos que pueden durar desde algunos minutos hasta varios millones de años (Berner, 2003). La variación periódica en la concentración del CO_2 atmosférico se considera el factor más importante tanto en el inicio como en la terminación de las glaciaciones. Entre 500 y 900 millones de años atrás la Tierra sufrió varias glaciaciones globales conocidas como tierra-bola de nieve.

En periodos más recientes, las condiciones paleoclimáticas de la Tierra han sido estudiadas con simulaciones que toman en consideración las variaciones climáticas, el albedo, la circulación de los océanos y la topografía continental. De esta manera se calculó la concentración del CO_2 atmosférico durante el periodo Carbonífero y comienzos del periodo Permiano. El resultado que se observa en la **figura 1** (Feulner, 2017) indica que los niveles de CO_2 estuvieron entre 300 y 700 ppm durante todo el periodo Carbonífero. Es importante observar que al final de este periodo hubo un descenso drástico en la concentración de CO_2 que, según el modelo utilizado, llegó a valores tan bajos como las 37 ppm. Este evento estuvo acompañado de las fluctuaciones orbitales y la reducción de ~3 % de la luminosidad del sol, llevando a la Tierra a la mayor glaciación del tipo “bola de nieve” de los últimos 500 millones de años (Montañez, *et al.*, 2016), posiblemente similar a la descrita en el periodo Hurónico.

Además de la información sobre la concentración del CO_2 en el período geológico observado en la **figura 1**, se han hecho investigaciones para evaluar la concentración de O_2 en la atmósfera. La evidencia sugiere que la concentración de este gas ha fluctuado relativamente poco en los últimos 600 millones de años, con excepción de un periodo hace 250 a 350 millones, cuando la concentración de O_2 atmosférico pudo llegar a valores

elevados, 35 a 40 %; este punto máximo ocurrió hace 300 millones de años y se cree que se debió a la evolución de las grandes plantas vasculares en la parte final del Carbonífero. El crecimiento de una vegetación exuberante dio como resultado la producción de grandes cantidades de biomasa rica en lignina resistente a la descomposición por el tipo de bacterias que existían en ese ambiente; por ello se acumuló en pantanos y lechos marinos dando lugar a las extensas formaciones de carbón (Feulner, 2017) que hoy tenemos en diferentes lugares de Europa, Asia y Norteamérica.

Por otro lado, la concentración de CO₂ en la atmósfera en los últimos 800.000 años se ha evaluado analizando el aire atrapado en el hielo de los polos en muestras tomadas hasta a 3.200 m de profundidad en la Antártida (Lüthi, et al., 2008). Las muestras se analizaron por espectroscopia láser de absorción, determinación isotópica y cromatografía de gases; los datos que se muestran en la figura 2 son el promedio de 4 a 6 muestras tomadas en diferentes perforaciones. Como se ilustra en esta figura, la concentración de CO₂ en la

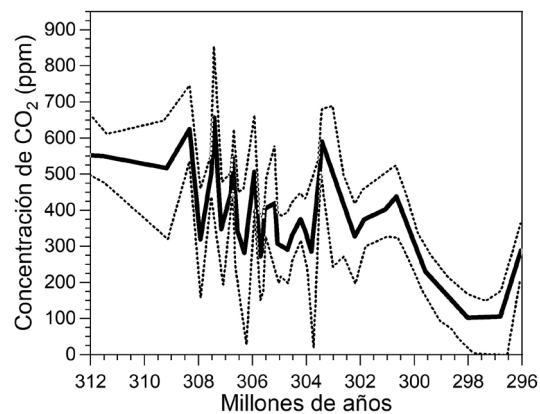


Figura 1. Simulación de la concentración de CO₂ atmosférico en la segunda mitad del periodo Carbonífero (hace 359 a 299 millones de años) y comienzos del pérmico (hace 299 a 252 millones de años). Cada 1 a 2 millones de años se presentaron grandes cambios en la concentración del CO₂ atmosférico, dando lugar a enfriamientos parciales de la Tierra antes de presentarse la gran glaciación a finales del Carbonífero y principios del pérmico. Figura adaptada de Feulner (2017)

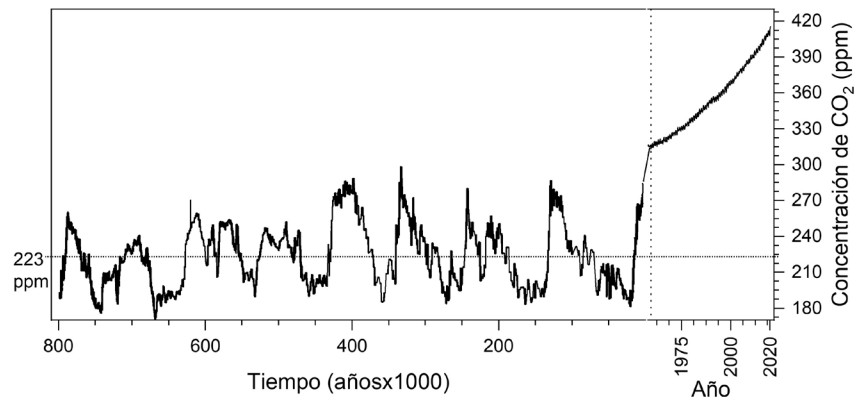


Figura 2. En la parte izquierda se encuentra la variación de la concentración de CO₂ atmosférico en los últimos 800.000 años determinada experimentalmente en muestras de hielo antártico. Obsérvese que en todo este tiempo la concentración no supera las 300 ppm de CO₂, y cada mínimo en la curva corresponde a una glaciación parcial de la Tierra. En la parte derecha se presenta la concentración de CO₂ en los últimos 70 años y se ve que el valor en mayo de 2020 fue de 417 ppm de CO₂, casi el doble del promedio en los últimos 800.000 años. Figura adaptada de Lüthi, et al., 2008 y la National Oceanic and Atmospheric Administration - NOAA, 2020

atmósfera terrestre ha sido cíclica, similar a lo observado hace 300 millones de años. El CO₂ varió entre 172 ppm hace 667.000 años y 300 ppm hace 340.000 años; en este periodo la Tierra tuvo ocho ciclos de glaciaciones parciales.

En la parte derecha de la **figura 2** se presenta la concentración del CO₂ atmosférico de los últimos 70 años obtenida de los datos de una estación atmosférica para el monitoreo de gases en la tropósfera que puedan inducir cambios en el clima terrestre. El observatorio está localizado en el volcán de Mauna Loa en Hawai, en un sitio remoto que no se ve afectado directamente por las grandes fuentes contaminantes. Regularmente se analizan el CO₂, el CH₄, el SO₂, el N₂O, el CO y el O₃, los CFC, aerosoles y parámetros de radiación solar (NOAA, 2020). La **figura 2** ilustra un aumento vertiginoso en la concentración de CO₂ atmosférico en décadas recientes, casi el doble del promedio (223 ppm) registrado en los últimos 800.000 años, valor que es muy superior a los propios del desarrollo natural de la evolución geológica de la Tierra. En julio del 2020 se registró una concentración de 417 ppm de CO₂, y es claro que este aumento tan alto corresponde al CO₂ antropogénico originado por el uso intensivo de combustibles fósiles (carbón, petróleo y gas natural), principalmente por los países más desarrollados (Inglaterra, Alemania, Estados Unidos, Japón, Corea y, actualmente, China e India). Hoy se liberan anualmente a la atmósfera alrededor de 40.000.000.000 toneladas de CO₂ (Babacan, *et al.*, 2020; Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC, 2019). De esta cantidad, el 25 a 30 % es absorbido por los océanos (Fuss, *et al.*, 2014) y un 8 a 30 % por la vegetación existente y la meteorización de minerales. El resto del CO₂ se acumula en la atmósfera causando el efecto invernadero, que se traduce en un aumento continuo de la temperatura promedio de la Tierra. Se estima que en la atmósfera hay 3x10¹² toneladas de CO₂, y en los océanos unas 45 veces la cantidad equivalente de carbono (Renforth & Henderson, 2017). El tiempo de permanencia del carbono inorgánico disuelto en el mar es alrededor de 100.000 años; sin embargo, este tiempo puede variar con los cambios en la alcalinidad. Para limitar el calentamiento global a 1.5 °C se requiere que las emisiones de CO₂ estén entre 25.000 y 30.000 millones de toneladas para el 2030 (Babacan, *et al.*, 2020), con cero emisiones a partir del 2050. En un informe publicado en el 2019 por el Fondo Monetario Internacional (FMI, 2019) se estimó que los daños causados al ambiente por los principales países consumidores de combustibles fósiles pueden estar alrededor de los dos trillones de dólares.

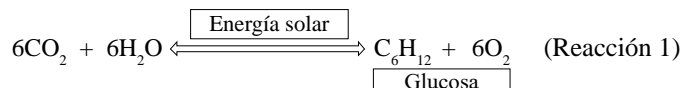
Ciclos del carbono

En la **figura 3** se ilustran los grandes macro-ciclos en los que participa el carbono. El carbono se encuentra en el océano, las rocas, los sedimentos, el manto, el núcleo, los organismos vivos y la atmósfera. Cada uno de estos sitios tiene su propio ciclo de transformación, que involucra procesos de alta complejidad química y física evaluados con diferentes modelos. El principal mecanismo de rotación del carbono en cada uno de los ciclos es a través del CO₂ (Galvez, *et al.*, 2020; Hartmann, *et al.*, 2013; Renforth & Henderson, 2017), lo que permite la transformación de carbono inorgánico a carbono orgánico, y que dio origen a la vida en la Tierra.

Todos los ciclos que se presentan en la **figura 3** son de muy larga duración debido a que tienen una cinética muy lenta, por lo que algunos de ellos duran millones de años. A continuación se presentan las principales reacciones del CO₂ en el ciclo orgánico e inorgánico.

Ciclo orgánico del carbono

De las reacciones esquematizadas en la **figura 3**, la fotosíntesis es una etapa fundamental para la incorporación del carbono en materiales orgánicos. A través del proceso de la fotosíntesis, el CO₂ facilita la formación de las estructuras químicas necesarias para la evolución de los seres vivos, provee oxígeno, alimentos y la energía para el sostenimiento de la vida. Esquemáticamente la reacción neta de fotosíntesis se puede representar como:



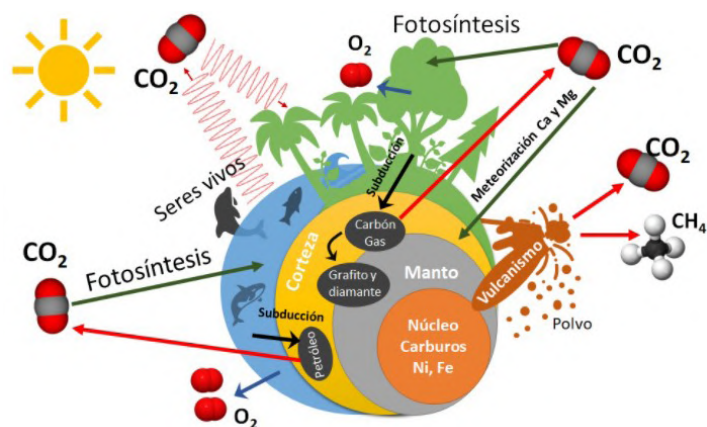


Figura 3. Representación esquemática de los principales macro-ciclos de transformación del carbono en la Tierra. El carbono tiene dos orígenes: uno está asociado al CO, el CO₂ y el CH₄ durante su formación, y el otro es el carbono que llegó por el bombardeo de planetesimales durante la primera etapa de formación de la Tierra. El principal mecanismo de interacción con los ecosistemas terrestres es a través del CO₂ en el proceso de fotosíntesis, que transforma el carbono inorgánico en carbono orgánico dando lugar a un proceso espontáneo de almacenamiento de energía solar. Los diamantes se forman en la interfase entre el manto y la corteza. Se estima que la mayor cantidad de carbono en la Tierra está en el núcleo, en forma de carburos de Ni y de Fe.

Sin embargo, la reacción no tiene lugar por interacción directa de las moléculas de CO₂ y de H₂O como se presenta en la Reacción 1, sino que constituye una reacción de altísima complejidad química que se puede dividir en dos etapas: la primera consistente en la fijación del carbono y la segunda en su transformación en glucosa.

En la fijación del CO₂ hay una enzima conocida como la rubisco (ribulosa-1,5 bifosfato carboxilaza/oxigenasa). Es la enzima más abundante en la Tierra (**Gómez-Fernández, et al., 2018**), que fue determinante en el origen de la vida al permitir la transformación del carbono inorgánico en carbono orgánico (**Shih, et al., 2016**). La reacción de conversión del CO₂ se ha venido dando desde hace más de 4.000 millones de años, cuando la atmósfera era aún predominantemente reductora (**Trigo-Rodríguez, et al., 2013**). La enzima rubisco ha evolucionado a través del tiempo, dando origen a la rubisco 1B en las plantas superiores, algas y la mayoría de las cianobacterias, y a la rubisco 1A en las protobacterias y las cianobacterias marinas. Ambas enzimas existieron en ambientes que tenían muy altas concentraciones de CO₂, unas 1.000 veces superiores a la actual. Una característica muy particular de esta enzima es que discrimina entre ¹³C y ¹²C. Selectivamente procesa más ¹²C, lo cual ha sido de gran importancia para identificar rutas metabólicas en la biosfera primitiva, ya que la materia orgánica que pasó por el proceso de fotosíntesis tiene cerca de 20 % menos ¹³C que el existente en la atmósfera (**Berner, 2003**). Paradójicamente, el sitio activo de la enzima rubisco no diferencia entre una molécula de CO₂ y una de O₂, ya que tiene la capacidad de procesarlas en una secuencia catalítica análoga para ambas reacciones (**Kannappan & Gready, 2008**). Este comportamiento se ha explicado por las similitudes en el potencial electrostático del O₂ y del CO₂. El mecanismo es de una reacción ácido-base en multietapas, donde la descomposición del CO₂ es asistida por una molécula de agua que facilita el acceso del CO₂ al sitio activo. La química de estas reacciones se sigue investigando tanto experimental como computacionalmente (**Kannappan & Gready, 2008**). Las principales reacciones se presentan en el esquema de la **figura 4**. La actividad catalítica de la rubisco se activa por la luz solar e inicia el proceso de incorporación de una molécula de CO₂ en la estructura de la molécula de ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP), un proceso de varias etapas, ilustradas en la **figura 4**, que conducen a la formación de dos moléculas del ácido 3-fosfoglicérico (PGA), las cuales posteriormente forman fosfatos de fructosa y glucosa. Esta secuencia de reacciones fue descrita en 1954 en una serie de investigaciones

con un muy elegante tratamiento experimental usando $^{14}\text{CO}_2$ y cromatografía de papel para la caracterización de los productos (Bassham, *et al.*, 1954). Los experimentos realizados en tiempos de reacción muy cortos les permitieron a estos autores plantear la existencia de una enzima que cataliza la reacción de carboxilación (Quayle, *et al.*, 1954). Por estas investigaciones sobre asimilación del CO_2 en las plantas, Calvin fue galardonado con el Premio Nobel de Química en 1961.

Cuando una molécula de O_2 llega al sitio activo de la enzima rubisco, esta la procesa y la incorpora en una molécula RuBP en el sitio donde se produce la reacción con el CO_2 (Figura 4). Sin embargo, el mecanismo químico posteriormente conduce a la formación de una molécula de PGA y una molécula de 2-fosfoglicolato (PG), la cual es tóxica, ya que inhibe varias de las enzimas requeridas para el procesamiento del CO_2 (Erb & Zarzycki, 2018; Kannappan & Gready, 2008; Parry, *et al.*, 2006). Lo paradójico de este proceso es que ambas reacciones tienen lugar en el mismo sitio activo (Figura 4), donde los intermediarios están coordinados en un complejo Mg^{2+} . En el caso de la reacción con oxígeno, la planta pierde hasta un 50 % de eficiencia de la actividad catalítica.

Por otro lado, es verdaderamente asombroso el diseño que la naturaleza ha logrado con la enzima rubisco, la cual tiene una altísima capacidad para “atrapar” moléculas de CO_2 que se encuentran extremadamente diluidas ($\sim 0,041\%$ en la atmósfera) entre las moléculas de O_2 ($\sim 20\%$) y las moléculas de N_2 ($\sim 80\%$). Para que una molécula de CO_2 llegue al sitio activo que está ubicado en las hojas de la planta, primero debe pasar por un poro (estoma) en la epidermis de la hoja, formado por dos células que cambian de forma para controlar la entrada y salida de gases. El poro puede tener entre 600 y 3.000 nanómetros (nm) mientras que la molécula de CO_2 tiene un diámetro cinético de 0,33 nm, y la molécula de O_2 un diámetro de 0,34 nm; es decir, se puede suponer que, entrópicamente, en esos poros hay una distribución estadística de moléculas similar a la del aire. En época de sequía el poro se cierra para evitar pérdida de agua en la planta, pero al mismo tiempo restringe la entrada del CO_2 , que es su fuente de carbono, y, por lo tanto, se reduce el crecimiento del organismo.

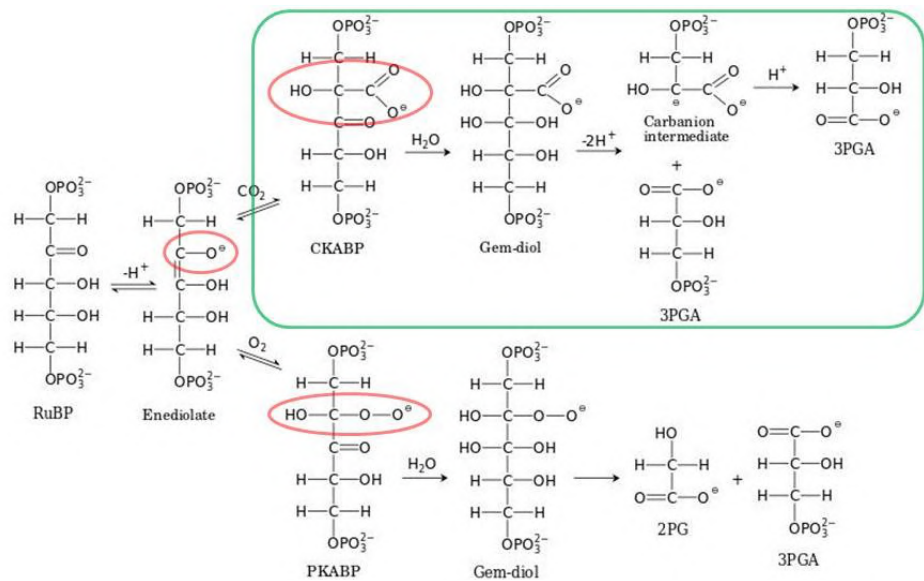


Figura 4. Esquema simplificado de las reacciones químicas ácido-base que tienen lugar en el sitio activo, el cual puede reaccionar con una molécula de CO_2 o con una molécula de O_2 , ambas catalizadas por la enzima rubisco, y en los dos casos asistidas por una molécula de agua. Cada paso que aquí se ilustra consiste de muchas reacciones elementales. Cuando llega una molécula de O_2 al sitio activo (parte inferior de la figura) el proceso pierde hasta un 50 % de eficiencia. Figura adaptada de Kannappan & Gready, 2008.

La fotosíntesis es una reacción que ha evolucionado durante miles de millones de años (Hayes & Waldbauer, 2006; Shih, *et al.*, 2016). Se espera entonces que termodinámicamente se encuentre en las mejores condiciones energéticas, tanto de configuraciones geométricas, sitios activos, intermediarios, rangos de temperatura y rangos de concentración de reactivos. Sin embargo, se considera que es una reacción muy lenta, ya que procesa solo entre 1 y 10 moléculas de CO₂ por segundo (Erb & Zarzycki, 2018). A este mecanismo hay que adicionarle que, como se mencionó anteriormente, el O₂ interfiere con la reacción de asimilación del CO₂; por esta razón se adelantan muchas investigaciones (Erb & Zarzycki, 2018; Kannappan & Gready, 2008; Parry, *et al.*, 2006) para tratar de mejorar la eficiencia de la reacción y, de esta manera, buscar que las plantaciones sean más productivas. Se han logrado algunos avances trasladando la enzima rubisco de unas plantas a otras, pero en lo fundamental, la reacción sigue siendo la misma (Parry, *et al.*, 2006), y los aumentos en la productividad no han sido los deseados.

Durante muchos años se consideró que la única ruta de transformación de carbono inorgánico a carbono orgánico era la indicada por el ciclo de Calvin, tanto en zonas continentales como en el mar. Sin embargo, investigaciones recientes han permitido elucidar al menos cinco mecanismos adicionales para estas reacciones autotróficas, las cuales tienen importancia para las reacciones de asimilación del CO₂ en el mar. De todas maneras, las reacciones indicadas en el ciclo de Calvin son las más importantes para la conversión del carbono inorgánico a carbono orgánico (Hügler & Sievert, 2011; Kono, *et al.*, 2017).

Una vez la molécula de CO₂ es incorporada en una estructura orgánica, el proceso químico puede seguir diferentes rutas según sea el ambiente en el que se encuentra, acuático o terrestre, como se ilustra en la **figura 3**. En la segunda parte de esta revisión de la literatura se presentará la ruta que conduce a la formación del carbón en la Tierra.

Ciclo inorgánico del carbono

Entre los macro-ciclos del carbono en la Tierra está la ruta de reacciones del CO₂ presente en la atmósfera, que conducen a su atrapamiento en compuestos inorgánicos en presencia o en ausencia de agua. Las reacciones inorgánicas en la eliminación del CO₂ atmosférico son: a) la interacción alcalina con los océanos y b) la meteorización de carbonatos y silicatos. En el caso de las reacciones en medio acuoso, el CO₂ presente en la atmósfera puede reaccionar con el agua de los océanos para formar un ácido débil (ácido carbónico): CO₂ + H₂O → H₂CO₃, que se disocia para formar el ion bicarbonato (HCO₃⁻) y el ion carbonato (CO₃²⁻). La proporción de esta disociación depende de la alcalinidad de la solución, entre más alta sea esta, mayor será el grado de disociación del ácido carbónico y, por lo tanto, aumenta la cantidad de carbono que se puede retener en los océanos. Se ha encontrado que el equilibrio CO₂-H₂O en los primeros 100 m por debajo del nivel del mar puede tardar alrededor de un año, en tanto que el equilibrio CO₂-H₂O a grandes profundidades puede tardar cientos de años (Kheshgi, 1995). Dado que el océano tiene alta alcalinidad y un alto volumen de agua, la cantidad de carbono que se puede retener en los océanos es la equivalente a 1,4x10¹⁴ toneladas de CO₂ (Renforth & Henderson, 2017).

Hipotéticamente, si solo se utilizara este procedimiento para reducir la cantidad de CO₂ atmosférico, sería necesario incrementar la alcalinidad de los océanos. Esto se puede lograr por adición de Na₂CO₃, que se disuelve fácilmente en agua, pero este compuesto no es muy abundante en la Tierra. El CaCO₃, por otro lado, sí existe en buenas cantidades, pero para que sea soluble se necesita tratarlo térmicamente y convertirlo en CaO, con un alto consumo de energía y liberación de CO₂. Se estima que en los océanos hay alrededor de 1,5x10¹⁹ mol de Ca (Kheshgi, 1995). Si se quisiera absorber todo el CO₂ producido en un año (~ 4,0x10¹⁰ toneladas), se requerirían cerca de 1x10¹⁵ mol de Ca, lo que cambiaría la concentración de Ca en los océanos en aproximadamente 0,01 %. Teóricamente, el mar podría ser el sistema que ayude a la humanidad a reducir significativamente la cantidad de CO₂ en la atmósfera, teniendo en cuenta que el tiempo de permanencia del carbono inorgánico disuelto en el mar es alrededor de 100.000 años (Renforth & Henderson, 2017). Actualmente los océanos absorben de 30 a 40 % del carbono producido por el

hombre. Si no se hace absolutamente nada, las simulaciones indican que el mar podría reducir el nivel de CO₂ en la atmósfera a valores existentes en la era preindustrial en unos 200.000 años (**Renforth & Henderson, 2017**).

En cuanto a la meteorización de minerales naturales y antropogénicos, estas son reacciones a través de las cuales se puede remover el CO₂ atmosférico en grandes cantidades. Las transformaciones químicas de los silicatos y carbonatos contenidos en las rocas están íntimamente relacionadas con el clima y el ambiente terrestre a través de los ciclos biogeoquímicos de estos minerales. Dichos mecanismos han sido factores determinantes del clima terrestre durante miles de millones de años (**Hartmann, et al., 2013**). En general, los silicatos se producen por reacciones a altas temperaturas y tienen la característica de ser inestables en presencia de agua en la superficie de la Tierra, degradándose en una serie de reacciones conocidas como meteorización química.

Las siguientes son algunas de las reacciones del CO₂ con minerales naturales y antropogénicos:

- a. Magnesita: $\text{MgCO}_3 \text{ (s)} + \text{CO}_2 \text{ (g)} + \text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Mg}^{2+} \text{ (sln)} + 2\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- b. Calcita: $\text{CaCO}_3 \text{ (s)} + \text{CO}_2 \text{ (g)} + \text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Ca}^{2+} \text{ (sln)} + 2\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- c. Dolomita: $\text{CaMg (CO}_3)_2 \text{ (s)} + 2\text{CO}_2 \text{ (g)} + 2\text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Ca}^{2+} \text{ (sln)} + \text{Mg}^{2+} \text{ (sln)} + 4\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- d. Fosterita: $\text{MgSiO}_4 \text{ (s)} + 4\text{CO}_2 \text{ (g)} + 4\text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow 2\text{Mg}^{2+} \text{ (sln)} + \text{H}_4\text{SiO}_4 \text{ (sln)} + 4\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- e. Anortita: $\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8 \text{ (s)} + 2\text{CO}_2 \text{ (g)} + 3\text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Ca}^{2+} \text{ (sln)} + \text{Al}_2\text{Si}_2\text{(OH)}_4 \text{ (sln)} + 2\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- f. Lima: $\text{CaO (s)} + 2\text{CO}_2 \text{ (g)} + \text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Ca}^{2+} \text{ (sln)} + 2\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- g. Portlandita: $\text{Ca(OH)}_2 \text{ (s)} + 2\text{CO}_2 \text{ (g)} + \text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Ca}^{2+} \text{ (sln)} + 2\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- h. Periclasa: $\text{MgO (s)} + 2\text{CO}_2 \text{ (g)} + \text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Mg}^{2+} \text{ (sln)} + 2\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$
- i. Brucita: $\text{Mg(OH)}_2 \text{ (s)} + 2\text{CO}_2 \text{ (g)} + \text{H}_2\text{O (l)} \rightarrow \text{Mg}^{2+} \text{ (sln)} + 2\text{HCO}_3^- \text{ (sln)}$

Las primeras investigaciones sobre la reacción del CO₂ con minerales fueron realizadas por el químico francés Jacques Joseph Ebelmen en 1845, quien en su momento planteó que los cambios en la concentración de CO₂ atmosférico podrían inducir variaciones en la temperatura de la superficie de la Tierra (**Hartmann, et al., 2013**). Los iones alcalinos y alcalinotérreos (Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺) que se producen en las reacciones de meteorización son transportados por los ríos al océano, aumentando su alcalinidad. En los océanos, a lo largo de periodos geológicos de tiempo se precipitan como minerales o se intercambian con otros elementos en los basaltos submarinos. Además, la meteorización trae asociada la liberación de elementos químicos que son nutrientes para las plantas cuando están a nivel de trazas, por ejemplo: P, Fe, Ni, Cr, Cd, etc.

La principal dificultad para utilizar la meteorización de minerales para retener el CO₂ es que la cinética de estas reacciones es muy lenta; para mejorar este aspecto se han propuesto varias estrategias como la reducción del tamaño de las partículas minerales, cambios del pH, y variaciones en la temperatura y la presión. A pesar de estas limitaciones, recientemente se ha propuesto la remoción de CO₂ atmosférico a gran escala usando la meteorización de minerales. Estas propuestas usan principalmente los basaltos, rocas abundantes en la superficie de la Tierra, ricas en silicatos de Fe y Mg. Se ha planteado un mega-proyecto de varias décadas con proyección al 2050 para capturar hasta 2.000 millones de toneladas de CO₂ por año (**Beerling, et al., 2020**), nivel de captura de CO₂ que se requiere para mantener el aumento de la temperatura dentro de los rangos propuestos en el Acuerdo de París. Es indudable que este tipo de tratamientos tan voluminosos y agresivos tienen impactos ambientales en las zonas de aplicación. Por ejemplo, las variaciones en el pH de la Tierra, los ríos y el mar tienen consecuencias desconocidas. Hasta donde se pudo establecer, no hay estudios del uso de este tipo de control del CO₂ en grandes espacios y por largos periodos de tiempo. La aplicación de dicho proceso es extremadamente costosa: los datos obtenidos por simulaciones indican que el costo por tonelada de CO₂ absorbido puede variar entre 80 y 180 dólares dependiendo de la región donde se realice en proceso. El modelo ha sido propuesto para su implementación en los Estados Unidos, India, China, Brasil y algunos países europeos.

Formación del carbón

Como se ilustra en la **figura 3**, parte del carbono inorgánico que se transforma en carbono orgánico a través de la fotosíntesis conduce a la formación de vegetación terrestre, tan importante en la evolución del clima. Geológicamente, la vegetación más exuberante sobre la Tierra se presentó en un lapso de aproximadamente 60 millones de años, en el periodo conocido como Carbonífero (359-299 millones de años atrás). Durante el Carbonífero la vegetación creció en zonas pantanosas donde, al morir los árboles, se descomponían en un ambiente acuoso con limitada concentración de oxígeno; asimismo, las bacterias existentes en este periodo no eran muy eficientes para oxidar la lignina, a pesar de tener concentraciones de O_2 hasta del 40 % (**Figura 5**). El crecimiento y muerte de la vegetación se repitió durante innumerables ciclos a lo largo de millones de años dando lugar a la sedimentación de la materia orgánica. En esta etapa ocurrieron principalmente dos eventos: uno bioquímico o diagenético, en el que el material vegetal se descompuso por acción de hongos y bacterias en las condiciones anaerobias de pantanos y humedales, produciendo un material conocido como turba. Esta acumulación de material condujo a la subsidencia del suelo dando lugar a que la materia orgánica fuera desplazada cada vez a mayores profundidades, donde cada 100 m de profundidad la temperatura aumenta 3 a 5 °C. El segundo evento en la formación del carbón es el geoquímico, que ocurre a temperaturas moderadas (usualmente menores de 100 °C), muy altas presiones que pueden llegar a miles de atmósferas, y tiempos de reacción de millones de años en un ambiente libre de oxígeno. Durante este periodo tuvieron lugar un gran número de reacciones químicas que transformaron lentamente la materia vegetal en un producto con alta concentración de carbono y cantidades variables de oxígeno, hidrógeno, nitrógeno y azufre, producto que hoy conocemos como “carbón”. Este es un nombre genérico que se usa para identificar un material con una composición química que depende de las condiciones en las cuales se formó. Además, durante el periodo de sedimentación el material vegetal recibió gran cantidad de componentes inorgánicos arrastrados por las aguas o el viento y, por esta razón, el carbón es un sólido que tiene una mezcla muy variada de componentes orgánicos e inorgánicos, lo que lo convierte en un material altamente heterogéneo que contiene la energía solar almacenada por fotosíntesis durante millones de años en enlaces

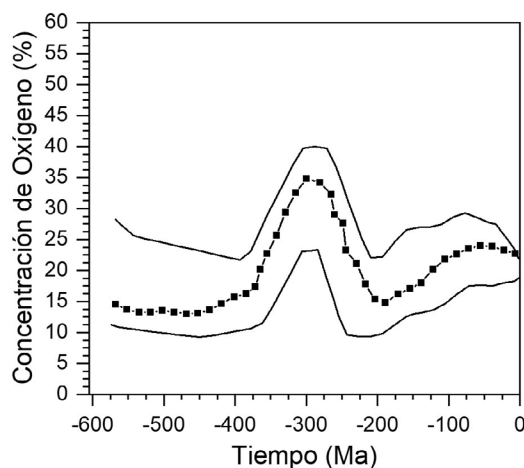


Figura 5. Variación en la concentración atmosférica de O_2 en los últimos 600 millones de años estimada a partir de las proporciones de $^{13}C/^{12}C$ y $^{32}S/^{34}S$ en experimentos de laboratorio y en análisis de sedimentos. El máximo en la concentración de O_2 atmosférico, hasta un 40%, coincide con la mayor abundancia de vegetación en la Tierra durante el periodo Carbonífero como producto de la reacción de fotosíntesis (Reacción 1). Obsérvese que la concentración de O_2 ha tenido una tendencia a permanecer más o menos estable por millones de años fluctuando alrededor de un 20 % de O_2 . Figura adaptada de la publicación de **Berner** (2000).

carbono-carbono, carbono-hidrógeno, carbono-oxígeno, carbono-nitrógeno y carbono-azufre, principalmente. En este proceso enormes cantidades de CO₂ fueron consumidas por la exuberante vegetación que creció durante esta época. Al mismo tiempo la atmósfera terrestre tuvo las más altas concentraciones de oxígeno de toda la existencia de la Tierra, llegando a valores tan altos como 40 % (**Figura 5**). Según la información obtenida por simulaciones del clima en el Carbonífero, la concentración de CO₂ bajó de aproximadamente 700 ppm a valores inferiores a 100 ppm, dando lugar a una glaciación importante de la Tierra al final del periodo Carbonífero (**Feulner, 2017**) (**Figura 1**). Si se mantuvieran los parámetros solares y terrestres constantes, las simulaciones indican que para una concentración de CO₂ de 100 ppm la temperatura de la superficie de la Tierra fluctuaría entre -1,5 y +0,5 °C. Al periodo Carbonífero le siguió el periodo Permiano, una época durante la cual la mayoría de la fauna y la flora terrestres desapareció de la superficie de la Tierra.

Es importante tener presente que cuando se inicia el Carbonífero toda la masa continental estaba agrupada en un supercontinente concentrado en el hemisferio sur de la Tierra, el cual empieza a separarse por movimientos tectónicos para dar lugar a los continentes que hoy conocemos. Por esta razón, mucho del carbón formado durante el periodo Carbonífero se encuentra diseminado en los diferentes continentes, el 90 % concentrado en seis países: USA, Rusia, China, India, Australia y Sur África (**van Krevelen, 1993**). Sin embargo, no todo el carbón que se conoce en la Tierra se formó en el Carbonífero. Hoy encontramos formaciones carboníferas de hace más de 500 millones años, como las reservas de Shungite en Rusia, con concentraciones de carbono superiores al 95 % (**van Krevelen, 1993**). Carbones de formación reciente como los colombianos, tienen menos de 100 millones de años; por ejemplo, los carbones de Boyacá se formaron hace unos 70 millones de años, los de Cerrejón hace unos 60 millones de años y los de Antioquia hace unos 30 millones de años (**Suescún-Gomez, 1978**).

Como ya se mencionó, las mayores transformaciones químicas del material vegetal tuvieron lugar durante la etapa geoquímica, en un ambiente reductor libre de oxígeno. Las principales reacciones fueron la pérdida de grupos polares del tipo -OH y -COOH en forma de agua y CO₂, lo cual hizo que el material pasara de ser hidrofílico a hidrofóbico. En esta etapa también hubo evolución del metano, que, en muchos casos, quedó atrapado en el lecho del carbón. Entre más altas sean las temperaturas (cercanía a volcanes o grandes profundidades) del área donde se formó el carbón, y entre mayor sea el tiempo de reacción a esas condiciones, mayor es el grado de pérdida de grupos hidroxilos, carboxilos y metilos, y, por lo tanto, el contenido de carbono aumenta su concentración en el carbón, de manera que hoy se encuentran carbones que tienen desde un 50 hasta un 95 % de carbono.

Desde el punto de vista químico, en los carbones con bajos contenidos de carbono las estructuras predominantes son monoaromáticas y nafténicas, altamente sustituidas y entrelazadas en una estructura de tipo polímero. A medida que aumenta el contenido de carbono se forman unidades con 2, 3, 4 y más anillos aromáticos, heteroaromáticos, hidroaromáticos y nafténicos. Ejemplos de este tipo de estructuras son el benceno, el naftaleno, el fenantreno, el fluoreno, la antraquinona, el dibenzofurano, el benzotiofeno, el dibenzotiofeno, la piridina, la quinolina, y el carbazol, entre otros (**Figura 6**) (**Berkowitz, 1985**).

Todas las estructuras aromáticas e hidroaromáticas están unidas entre sí por grupos éter, metilénicos, carbonilo, puentes de azufre, o enlaces C-C entre las unidades aromáticas formando una red macromolecular en tres dimensiones (**Figura 6**). Este tipo de estructuras hipotéticas ha sido de gran utilidad para entender los procesos en los cuales se utiliza el carbón.

Usos del carbón

El carbón tiene muchos usos entre los cuales están la generación de electricidad, la producción de hierro en altos hornos, de aluminio, cemento, papel, productos químicos y farmacéuticos, amoníaco, hidrógeno, fertilizantes agrícolas, solventes, plásticos, carburos

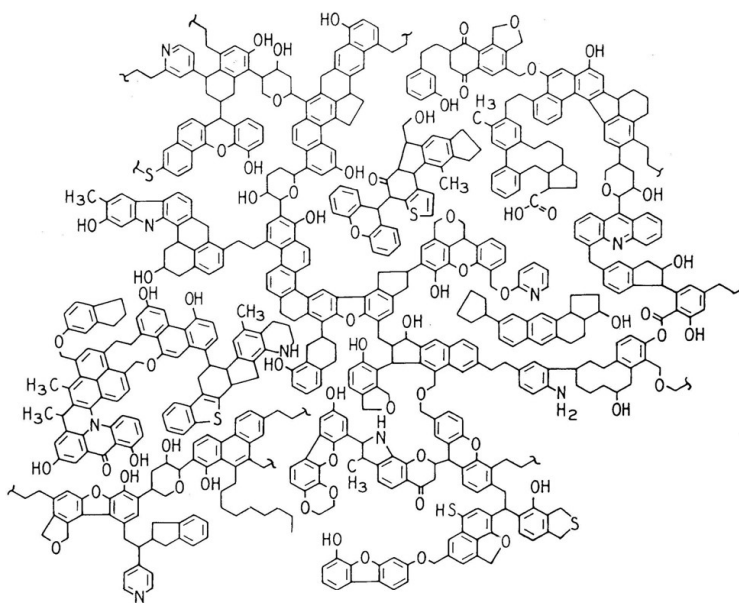


Figura 6. Esquema en dos dimensiones que ilustra el tipo de estructuras químicas promedio que se encuentran en un carbón. La cantidad de estructuras aromáticas, heteroaromáticas, hidroaromáticas y alifáticas en un carbón determinado dependen del grado de metamorfismo de la materia vegetal. Dada la alta complejidad del material, para la representación de las moléculas que hay en un carbón es necesario hacer análisis por resonancia magnética nuclear (^{13}C , ^1H , ^{18}O) en estado sólido y en líquidos de los extractos solubles en solventes, así como espectroscopia infrarroja con transformadas de Fourier, espectroscopia de fluorescencia, espectroscopia ultravioleta, difracción de rayos-X, espectrometría de masas, peso molecular promedio, análisis elemental (C, H, N, S, O), y reacciones de oxidación, hidrogenación y solubilización en solventes. Los de bajo grado de carbonificación son predominantemente monoaromáticos, y al aumentar el contenido de carbono aumentan los anillos aromáticos y heteroaromáticos. Figura adaptada de **Shinn** (1984)

metálicos, carbones activos, fibras de carbono, nanotubos de carbono, grafeno, supercapacitores, enmiendas húmicas, diésel, gasolinas, etc. De todas estas aplicaciones, los combustibles fósiles han sido mayoritariamente utilizados como fuente energética. En el caso de la energía primaria, el consumo mundial reportado en el 2019 muestra la siguiente distribución: petróleo 33 %, carbón 27 %, gas natural 24 %, hidroeléctrica 6 %, renovables 5 %, y nuclear 4 %. Esto indica que el 84 % de la energía que consume la humanidad es fósil; se estima que para el 2050 los combustibles fósiles continuarán aportando el 70 % de la energía (**Höök, et al., 2010**). Asimismo, hay proyecciones que indican que los combustibles fósiles alcanzarán su máximo uso en el 2025, y ese valor se sostendrá por unos 50 años, para luego disminuir lentamente hasta el año 2200 (**Mohr, et al., 2015**). Esto evidencia la enorme dependencia de la humanidad de estos recursos, con un porcentaje muy importante de la canasta energética mundial representado por el carbón, con la consecuente producción de CO_2 y otros gases de efecto invernadero. Esta proyección de la balanza energética puede cambiar cuando se haga uso intensivo de energías sostenibles y se acceda al uso masivo del hidrógeno, especialmente con la fusión nuclear.

Como ya se mencionó, el carbón se forma a muy altas presiones en un ambiente reductor. En el momento en que este material se extrae de la mina sufre un cambio drástico en presión y queda expuesto a un ambiente oxidante, lo que induce grandes cambios tanto morfológicos como químicos que afectan su reactividad y, por lo tanto, sus usos. La oxidación del carbón no solo causa reducción del poder calorífico, sino pérdida de la solubilidad en solventes, la capacidad coquizante, la transferencia de hidrógeno y, en muchos casos, la oxidación con el oxígeno del aire conduce a la autocombustión (**García, et al., 1999; López, et al., 1998**).

Dependiendo del uso que se le dé al carbón, hay dos aproximaciones conceptualmente diferentes:

a. La destrucción completa de la estructura química, lo que se hace con dos propósitos, uno, para recuperar la energía de los enlaces C-C en la reacción de combustión con O_2 , en la que los productos finales son el calor, el CO_2 y H_2O . El otro es la reacción del carbón con H_2O o CO_2 , llamada reacción de gasificación, donde los principales productos finales son H_2 y CO , los cuales se utilizan para combustión o como materia prima para otros procesos como las reacciones de Fischer-Tropsch (Pérez, *et al.*, 2019), para la producción de combustibles o productos químicos y el H_2 para uso en celdas de combustible.

Tanto la combustión como la gasificación del carbón son procesos que se desarrollaron empíricamente hace más de 100 años, y, por lo tanto, no se tenía información de los mecanismos a nivel molecular de las reacciones elementales de adsorción y desorción de productos, de las geometrías termodinámicamente estables, la naturaleza de sitios activos, los estados de transición, y las migraciones de las especies superficiales, entre otros. Todo esto es importante para buscar la optimización de procesos que contribuyan a reducir el impacto ambiental causado por el uso de los combustibles fósiles. Con el desarrollo de equipos con gran capacidad de cómputo y programas basados en la mecánica cuántica, ha sido posible analizar problemas de alta complejidad química, como los de las reacciones de combustión, gasificación, licuefacción y pirólisis del carbón. Por ejemplo, utilizando los métodos más actualizados, se analizaron en detalle las reacciones de gasificación de materiales carbonosos con O_2 , CO_2 , H_2 y H_2O . Por primera vez se elucidó el mecanismo de desorción de una molécula de CO a partir de especies carbonilo. Asimismo, para buscar una simplificación en el tiempo de cómputo se desarrolló una aproximación con modelos multicapa que facilitara el uso de altos niveles de teoría en los sitios activos y átomos vecinos en las estructuras químicas donde ocurren las reacciones de combustión y gasificación (Espinal, *et al.*, 2009; Montoya, *et al.*, 2002; Montoya, *et al.*, 2001).

b. La otra forma de utilizar el carbón es tratar de conservar las estructuras químicas antes mencionadas por medio de reacciones selectivas que rompan los enlaces más débiles que se muestran en la figura 6 con la utilización de hidrógeno molecular a alta presión o hidrógeno naciente generado *in situ*, catalizadores y solventes apropiados (Mondragon, *et al.*, 1984; Mondragon, *et al.*, 1982) para despolimerizar las macromoléculas en el carbón. Estas reacciones se utilizan para producir combustibles, solventes, productos químicos, etc. También se pueden aprovechar las estructuras químicas en el carbón para inducir reacciones controladas de condensación y producir carbones activos de diferente porosidad: grafito, electrodos, supercapacitores, nanotubos de carbono, grafeno, etc.

Impacto ambiental del uso intensivo de los combustibles fósiles

Utilizar la energía almacenada en los recursos fósiles impacta el medio ambiente en toda la cadena de los procesos, desde su recuperación en la mina o yacimiento, su transporte y procesamiento hasta uso final. En cada una de estas etapas se generan residuos de naturaleza específica que deben ser tratados adecuadamente. Son muchos y muy variados los contaminantes que afectan el suelo, el agua y el aire. En el caso de las emisiones gaseosas tenemos la producción de CO_2 , CO , SO_x , NO_x , H_2S , CH_4 , y el material particulado, entre otros.

De todos estos gases el CO_2 es el mayor causante de impactos ambientales por los enormes volúmenes en los que se produce y por sus propiedades físicas de irradiar la frecuencia infrarroja de nuevo hacia la Tierra induciendo el calentamiento de los océanos y del aire cercano a la superficie terrestre. Hoy se estima que la temperatura promedio de la Tierra ha aumentado de 1,0 a 1,1 °C con respecto a la temperatura en la era preindustrial, es decir, el periodo entre 1850 y 1900. En el Acuerdo de París del 2015 las Naciones Unidas piden a todos los países adelantar actividades para que el aumento de la temperatura de la Tierra se mantenga 2 °C por debajo de la temperatura de la era preindustrial y que, en lo posible, ese aumento sea inferior a 1,5 °C, recomendaciones planteadas sin poner fechas límites para su cumplimiento (United Nations Framework Convention on

Climate Change - UNFCCC, 2015). Posteriormente, en el 2019, las Naciones Unidas publicaron un informe del Panel sobre el Cambio Climático donde determinaron fechas para el cumplimiento de ciertas metas (**IPCC**, 2019), las cuales se presentan más adelante. La expansión térmica de los océanos es una de las consecuencias indirectas más serias del CO_2 , ya que aumenta el nivel del mar, el cual se ha venido elevando a una velocidad de 3 mm/año desde 1993 (**Vermeersen, et al.**, 2018). Hay modelos que predicen para el año 2100 aumentos que van desde 20 hasta 160 cm, según sea el control de las emisiones; las consecuencias serán bastante serias y afectarán a millones de personas en todo el mundo. El otro efecto indirecto son los cambios en el clima que tienen como consecuencia sequías, lluvias torrenciales, inundaciones e intensas olas de calor mortíferas y que generan continuos incendios forestales. Entre los efectos directos del CO_2 está el impacto en ecosistemas marinos debido a la acidificación de los mares, perjudicando el crecimiento de corales y el proceso de fotosíntesis. Hay otro efecto directo que apenas se empieza a evaluar, que es el relacionado con la reducción de capacidades cognitivas de las personas al estar expuestas a concentraciones de CO_2 de alrededor de 700 ppm (**Karnauskas, et al.**, 2020). Estos niveles se alcanzan fácilmente en espacios cerrados, como salones de clase, restaurantes, submarinos, aviones, etc; se estima que si no hay mitigación de las emisiones de CO_2 , para el año 2100 las capacidades cognitivas de la humanidad podrían verse reducidas en un 20 % (**Karnauskas, et al.**, 2020).

Dada la magnitud de la contaminación atmosférica con CO_2 , no hay un procedimiento que por sí solo pueda mitigarla. El Panel de la Naciones Unidas plantea cinco acciones (**IPCC**, 2019): a) uso de bioenergía (biomasa de segunda generación y residuos forestales) con captura y almacenamiento de CO_2 ; b) aforestación y reforestación intensiva; c) secuestro de carbono usando biochar; d) fertilización de los océanos, y e) captura del CO_2 del aire y almacenamiento del mismo. En el informe se plantea que, para cumplir con la meta de 1,5 °C en el año 2030, se debe reducir la emisión de CO_2 a unas 30.000.000.000 toneladas por año. Para el 2050 se deben tener cero emisiones netas de CO_2 a la atmósfera junto con reducciones drásticas de las emisiones de CH_4 , y a partir del 2050 y hasta el 2100 las emisiones deben ser negativas. Sin embargo, a pesar de los grandes esfuerzos que hoy se hacen en todo el mundo, ninguna de las cinco acciones antes mencionadas se encuentra en desarrollo a gran escala, lo cual hace pensar que será muy difícil lograr el objetivo propuesto por las Naciones Unidas.

Se espera que la bioenergía en procesos de gasificación y combustión sea la opción más importante para reducir el CO_2 , ya que puede utilizarse para generar electricidad, combustibles líquidos, compuestos químicos (reacciones de Fischer-Tropsch), biogás, y para producir hidrógeno. A pesar de que las tecnologías de combustión y gasificación de biomasa son ampliamente conocidas requieren ajustes y posiblemente un cambio conceptual de estos procesos para la recuperación eficiente del CO_2 . Otro aspecto que es fundamental en la bioenergía es la necesidad de enormes extensiones de tierra para producir la biomasa requerida de cultivos, que para el año 2050 podría ser de 7.000.000 km² (un área similar a la de Estados Unidos), con el consecuente impacto sobre el suelo, las aguas y las emisiones gaseosas de N_2O (**IPCC**, 2019). La decisión sobre la bioenergía dependerá de un análisis económico consistente con el costo a largo plazo que va a implicar el cambio climático. Se estima que las inversiones globales para el suministro de energía baja en carbono pueden llegar a cuatro trillones de dólares hasta el 2050.

A las opciones ya planteadas debe añadirse la eficiencia energética y la optimización de los procesos actuales como los únicos métodos que pueden contribuir a reducir las emisiones de CO_2 en un lapso de 4 a 5 años (**Babacan, et al.**, 2020). Para optimizar los procesos de transformación de los recursos fósiles y así disminuir las emisiones de CO_2 es necesario conocer en detalle su química. En este sentido se vienen investigando diferentes reacciones a nivel experimental y computacional: por ejemplo, cómo se genera una molécula de CO_2 en las reacciones de combustión y gasificación (**Orrego, et al.**, 2009; **Radovic**, 2009; **Sánchez & Mondragón**, 2007). Asimismo, se exploran alternativas para usar el CO_2 como reactivo en la gasificación de la biomasa y el carbón (**Molina & Mondragón**,

1998), y el coque de petróleo y el reformado de metano con diferentes tipos de catalizadores, como las perovskitas o hidrotalcitas, para producir gas de síntesis y posteriormente elaborar productos químicos mediante el proceso de Fisher Tropsch (**Daza, et al., 2008; Gallego, et al., 2009; Gallego, et al., 2006**). Utilizando técnicas analíticas avanzadas se estudia la química involucrada en la formación de material particulado y las opciones para reducir su emisión a la atmósfera (**Salamanca, et al., 2012; Santamaria, et al., 2010**). La mayor parte de estas investigaciones están en la fase de prueba de concepto y la implementación de las tecnologías que de ellos se deriven y muestren ser promisorias requiere de la experimentación en plantas piloto, lo que puede tomar varios años.

Conclusiones

La investigación científica ha permitido entender a partir de la geología, la química, la biología y la física los procesos que han tenido lugar en la Tierra desde su formación hasta nuestros días. Por ejemplo, entender cómo en periodos geológicos el CO₂ almacenó energía solar por la ruta fotosintética basada en la enzima rubisco que hoy recuperamos mediante procesos de combustión y gasificación. La utilización de los recursos fósiles en un periodo de tiempo muy corto (100 a 200 años) está rápidamente retornando a la atmósfera todo el CO₂ almacenado mediante reacciones que ocurrieron en periodos geológicos sin permitir que se establezcan los equilibrios naturales, lo que tiene serias consecuencias por la enorme acumulación de CO₂ en la atmósfera, por ejemplo, el aumento de la temperatura promedio de la Tierra con la consecuente alteración de todos los ecosistemas.

Uno de los retos más grandes que tiene la humanidad en este siglo es encontrar formas para descarbonizar los procesos energéticos que utilizamos y así reducir los niveles de CO₂ en la atmósfera, lo que requiere grandes cambios en los sistemas sociales, económicos y tecnológicos. Las Naciones Unidas han propuesto metas específicas para el 2030 y el 2050 relacionadas con la descarbonización de la atmósfera. Sin embargo, será extremadamente difícil cumplir dichas metas debido a la enorme cantidad de investigación básica que se requiere y, además, las tecnologías necesarias para lograrlo aún están por desarrollarse. En este análisis hay que incluir el gran impacto positivo que representará la energía nuclear obtenida por la fusión de deuterio y tritio, experimentos que se adelantan en varios países y que se espera que empiecen a generar energía eléctrica en unos 20 a 30 años.

Gran parte del cambio climático del que ya estamos siendo testigos se debe a un aumento promedio de solo 1,0 a 1,1 °C en la superficie de la Tierra; si no se toman medidas contundentes para reducir las emisiones de CO₂ y otros gases de efecto invernadero, la temperatura seguirá aumentando y tendremos ciclones e inundaciones mucho más frecuentes, aumentará el nivel del mar y habrá sequías, olas de calor, incendios forestales, etc. Seremos testigos de la acidificación de los océanos, de la aparición de enfermedades transmitidas por vectores, y algo que apenas se empieza a evaluar, es decir, la reducción de las capacidades cognitivas de los humanos.

Las opciones que tendrían un efecto más rápido en la reducción de las emisiones de CO₂ son: a) la implementación pronta de políticas para la optimización de la eficiencia energética en todos los procesos antropogénicos; b) la implementación de la bioenergía utilizando biomasa de segunda generación, y c) la aceleración de los procesos de descarbonización de la atmósfera. No es mucho el tiempo que tenemos para tratar de dejar un planeta con mejores condiciones a las generaciones futuras.

Agradecimientos

El autor agradece el apoyo recibido de la Universidad de Antioquia y de Colciencias (hoy Minciencias) para los proyectos de investigación durante más de 30 años. Asimismo, el apoyo de los profesores, estudiantes de doctorado y maestría en Ciencias Químicas y de pregrado en Química adscritos al grupo de investigación QUIREMA del Instituto de Química de la Universidad de Antioquia, quienes desarrollaron varias de las investigaciones

que se reportan en esta revisión; la colaboración de los Doctores Jaime Gallego y Juan Espinal en la adaptación de las figuras del texto, y de la Doctora K. Mondragón-Shem en la edición del manuscrito.

Conflicto de intereses

El autor declara que no tiene conflicto de intereses con la presente publicación.

Referencias

- Babacan, O., De Causmaecker, S., Gambhir, A., Fajardy, M., Rutherford, A. W., Fantuzzi, A., Nelson, J.** (2020). Assessing the feasibility of carbon dioxide mitigation options in terms of energy usage. *Nature Energy*. **5** (9): 720-728. Doi:10.1038/s41560-020-0646-1
- Bassham, J. A., Benson, A. A., Kay, L. D., Harris, A. Z., Wilson, A. T., Calvin, M.** (1954). The Path of Carbon in Photosynthesis. XXI. The Cyclic Regeneration of Carbon Dioxide Acceptor1. *Journal of the American Chemical Society*. **76** (7): 1760-1770. Doi:10.1021/ja01636a012
- Beerling, D. J., Kantzas, E. P., Lomas, M. R., Wade, P., Eufrazio, R. M., Renforth, P., Banwart, S. A.** (2020). Potential for large-scale CO₂ removal via enhanced rock weathering with croplands. *Nature*. **583** (7815): 242-248. Doi:10.1038/s41586-020-2448-9
- Berkowitz, N.** (1985). *The Chemistry of Coal*. **7**: 173-182. United States: Elsevier.
- Berner, R. A.** (2000). Isotope Fractionation and Atmospheric Oxygen: Implications for Phanerozoic O₂ Evolution. *Science*. **287** (5458): 1630-1633. Doi:10.1126/science.287.5458.1630
- Berner, R. A.** (2003). The long-term carbon cycle, fossil fuels and atmospheric composition. *Nature*. **426** (6964): 323-326. Doi:10.1038/nature02131
- Daza, C. E., Gallego, J., Moreno, J. A., Mondragón, F., Moreno, S., Molina, R.** (2008). CO₂ reforming of methane over Ni/Mg/Al/Ce mixed oxides. *Catalysis Today*. **133-135**: 357-366. Doi:10.1016/j.cattod.2007.12.081
- Erb, T. J. & Zarzycki, J.** (2018). A short history of RubisCO: the rise and fall (?) of Nature's predominant CO₂ fixing enzyme. *Current Opinion in Biotechnology*. **49**: 100-107. Doi: 10.1016/j.copbio.2017.07.017
- Espinal, J. F., Mondragón, F., Truong, T. N.** (2009). Thermodynamic evaluation of steam gasification mechanisms of carbonaceous materials. *Carbon*. **47** (13): 3010-3018. Doi:10.1016/j.carbon.2009.06.048
- Feulner, G.** (2017). Formation of most of our coal brought Earth close to global glaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **114** (43): 11333-11337. Doi:10.1073/pnas.1712062114
- Fondo Monetario Internacional.** (2019). Global Fossil Fuel Subsidies Remain Large: An Update Based on Country-Level Estimates. IMF Working Paper WP/19/89. pp 1-37.
- Fuss, S., Canadell, J. G., Peters, G. P., Tavoni, M., Andrew, R. M., Ciais, P., Yamagata, Y.** (2014). Betting on negative emissions. *Nature Climate Change*. **4** (10): 850-853. Doi:10.1038/nclimate2392
- Gallego, G. S., Marín, J. G., Batiot-Dupeyrat, C., Barrault, J., Mondragón, F.** (2009). Influence of Pr and Ce in dry methane reforming catalysts produced from La_{1-x}AxNiO_{3-δ} perovskites. *Applied Catalysis A: General*. **369** (1-2): 97-103. Doi:10.1016/j.apcata.2009.09.004
- Gallego, G. S., Mondragón, F., Barrault, J., Tatibouët, J.-M., Batiot-Dupeyrat, C.** (2006). CO₂ reforming of CH₄ over La-Ni based perovskite precursors. *Applied Catalysis A: General*. **311**: 164-171. Doi: 10.1016/j.apcata.2006.06.024
- Galvez, M. E., Fischer, W. W., Jaccard, S. L., Eglinton, T. I.** (2020). Materials and pathways of the organic carbon cycle through time. *Nature Geoscienc*. **13** (8): 535-546. Doi:10.1038/s41561-020-0563-8
- García, P., Hall, P. J., Mondragón, F.** (1999). The use of differential scanning calorimetry to identify coals susceptible to spontaneous combustion. *Thermochimica Acta*. **336** (1-2): 41-46. Doi:10.1016/s0040-6031(99)00183-5
- Gómez-Fernández, B. J., García-Ruiz, E., Martín-Díaz, J., Gómez de Santos, P., Santos-Moriano, P., Plou, F. J., Alcalde, M.** (2018). Directed *-in vitro-* evolution of Precambrian and extant Rubiscos. *Scientific Reports*. **8** (1): 1-11. Doi: 10.1038/s41598-018-23869-3
- Hartmann, J., West, A. J., Renforth, P., Köhler, P., De La Rocha, C. L., Wolf-Gladrow, D. A., Scheffran, J.** (2013). Enhanced chemical weathering as a geoengineering strategy to reduce atmospheric carbon dioxide, supply nutrients, and mitigate ocean acidification. *Reviews of Geophysics*. **51** (2): 113-149. Doi: 10.1002/rog.20004

- Hayes, J. M. & Waldbauer, J. R.** (2006). The carbon cycle and associated redox processes through time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **361** (1470): 931-950. Doi: 10.1098/rstb.2006.1840
- Höök, M., Zittel, W., Schindler, J., Aleklett, K.** (2010). Global coal production outlooks based on a logistic model. *Fuel*. **89** (11): 3546-3558. Doi: 10.1016/j.fuel.2010.06.013
- Hügler, M. & Sievert, S. M.** (2011). Beyond the Calvin Cycle: Autotrophic Carbon Fixation in the Ocean. *Annual Review of Marine Science*. **3** (1): 261-289. Doi: 10.1146/annurev-marine-120709-142712
- Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC.** (2019). Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. <https://www.ipcc.ch/sr15/>
- Johnson, B. W. & Wing, B. A.** (2020). Limited Archaean continental emergence reflected in an early Archaean 18O-enriched ocean. *Nature Geoscience*. **13** (3): 243-248. Doi:10.1038/s41561-020-0538-9
- Kannappan, B. & Gready, J. E.** (2008). Redefinition of Rubisco Carboxylase Reaction Reveals Origin of Water for Hydration and New Roles for Active-Site Residues. *Journal of the American Chemical Society*. **130** (45): 15063-15080. Doi:10.1021/ja803464a
- Karnauskas, K. B., Miller, S. L., Schapiro, A. C.** (2020). Fossil Fuel Combustion Is Driving Indoor CO₂ Toward Levels Harmful to Human Cognition. *Geohealth*. **4** (5): 1-21. Doi: 10.1029/2019gh000237
- Kasting, J. F. & Ackerman, T. P.** (1987). Response: Earth's Early Atmosphere. *Science*. **235** (4787): 415b. Doi: 10.1126/science.235.4787.415b
- Kheshgi, H. S.** (1995). Sequestering atmospheric carbon dioxide by increasing ocean alkalinity. *Energy*. **20** (9): 915-922. Doi: 10.1016/0360-5442(95)00035-f
- Kono, T., Mehrotra, S., Endo, C., Kizu, N., Matusda, M., Kimura, H., Ashida, H.** (2017). A RuBisCO-mediated carbon metabolic pathway in methanogenic archaea. *Nature Communications*. **8** (1): 1-12. Doi: 10.1038/ncomms14007
- López, D., Sanada, Y., Mondragón, F.** (1998). Effect of low-temperature oxidation of coal on hydrogen-transfer capability. *Fuel*. **77** (14): 1623-1628. Doi: 10.1016/s0016-2361(98)00086-6
- Lüthi, D., Le Floch, M., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J.-M., Siegenthaler, U., Stocker, T. F.** (2008). High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000–800,000 years before present. *Nature*. **453** (7193): 379-382. Doi: 10.1038/nature06949
- Mohr, S. H., Wang, J., Ellem, G., Ward, J., Giurco, D.** (2015). Projection of world fossil fuels by country. *Fuel*. **141**: 120-135. Doi: 10.1016/j.fuel.2014.10.030
- Molina, A. & Mondragón, F.** (1998). Reactivity of coal gasification with steam and CO₂. *Fuel*. **77** (15): 1831-1839. Doi: 10.1016/s0016-2361(98)00123-9
- Mondragon, F., Kamoshita, R., Katoh, T., Itoh, H., Ouchi, K.** (1984). Coal liquefaction by the hydrogen produced from methanol. *Fuel*. **63** (5): 579-585. Doi: 10.1016/0016-2361(84)90149-2
- Mondragón, F., Makabe, M., Itoh, H., Ouchi, K.** (1982). Coal liquefaction by the hydrogen produced from methanol. *Fuel*. **61** (4): 392-393. Doi: 10.1016/0016-2361(82)90058-8
- Montañez, I. P., McElwain, J. C., Poulsen, C. J., White, J. D., DiMichele, William A., Wilson, J. P., Hren, M. T.** (2016). Climate, pCO₂ and terrestrial carbon cycle linkages during late Palaeozoic glacial–interglacial cycles. *Nature Geoscience*. **9** (11): 824-828. Doi: 10.1038/ngeo2822
- Montoya, A., Mondragón, F., Truong, T. N.** (2002). First-Principles Kinetics of CO Desorption from Oxygen Species on Carbonaceous Surface. *The Journal of Physical Chemistry A*. **106** (16): 4236-4239. Doi: 10.1021/jp0144294
- Montoya, A., Truong, T.-T. T., Mondragón, F., Truong, T. N.** (2001). CO Desorption from Oxygen Species on Carbonaceous Surface: 1. Effects of the Local Structure of the Active Site and the Surface Coverage. *The Journal of Physical Chemistry A*. **105** (27): 6757-6764. Doi: 10.1021/jp010572l
- National Oceanic and Atmospheric Administration - NOAA.** (2020). Global Monitoring Laboratory - About Mauna Loa Observatory. Retrieved from <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/obop/mlo/aboutus/aboutus.html>
- Orrego, J. F., Zapata, F., Truong, T. N., Mondragón, F.** (2009). Heterogeneous CO₂ Evolution from Oxidation of Aromatic Carbon-Based Materials. *The Journal of Physical Chemistry A*. **113** (29): 8415-8420. Doi: 10.1021/jp903362g

- Parry, M. A. J., Madgwick, P. J., Carvalho, J. F. C., Andralojc, P. J.** (2006). Paper Presented At International Workshop On Increasing Wheat Yield Potential, Cimmyt, Obregón, México, 20–24 March 2006. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco. *The Journal of Agricultural Science*. **145** (1): 31-43. Doi: 10.1017/s0021859606006666
- Pérez, S., Mondragón, F., Moreno, A.** (2019). Iron ore as precursor for preparation of highly active χ -Fe₅C₂ core-shell catalyst for Fischer-Tropsch synthesis. *Applied Catalysis A: General*. **587**: 1-8. Doi:10.1016/j.apcata.2019.117264
- Quayle, J. R., Fuller, R. C., Benson, A. A., Calvin, M.** (1954). Enzymatic Carboxylation of Ribulose Diphosphate I. *Journal of the American Chemical Society*. **76** (13): 3610-3611. Doi: 10.1021/ja01642a089
- Radovic, L. R.** (2009). Active Sites in Graphene and the Mechanism of CO₂ Formation in Carbon Oxidation. *Journal of the American Chemical Society*. **131** (47): 17166-17175. Doi: 10.1021/ja904731q
- Rasool, S. I. & McGovern, W. E.** (1966). Primitive Atmosphere of the Earth. *Nature*. **212** (5067): 1225-1226. Doi: 10.1038/2121225a0
- Renforth, P. & Henderson, G.** (2017). Assessing ocean alkalinity for carbon sequestration. *Reviews of Geophysics*. **55** (3): 636-674. Doi: 10.1002/2016rg000533
- Sagan, C. & Mullen, G.** (1972). Earth and Mars: Evolution of Atmospheres and Surface Temperatures. *Science*. **177** (4043): 52-56. Doi: 10.1126/science.177.4043.52
- Salamanca, M., Mondragón, F., Agudelo, J. R., Santamaría, A.** (2012). Influence of palm oil biodiesel on the chemical and morphological characteristics of particulate matter emitted by a diesel engine. *Atmospheric Environment*. **62**: 220-227. Doi: 10.1016/j.atmosenv.2012.08.031
- Sánchez, A. & Mondragón, F.** (2007). Role of the Epoxy Group in the Heterogeneous CO₂ Evolution in Carbon Oxidation Reactions. *The Journal of Physical Chemistry C*. **111** (2): 612-617. Doi: 10.1021/jp065701i
- Santamaría, A., Yang, N., Eddings, E., Mondragón, F.** (2010). Chemical and morphological characterization of soot and soot precursors generated in an inverse diffusion flame with aromatic and aliphatic fuels. *Combustion and Flame*. **157** (1): 33-42. Doi: 10.1016/j.combustflame.2009.09.016
- Shih, P. M., Occhialini, A., Cameron, J. C., Andralojc, P. J., Parry, M. A. J., Kerfeld, C. A.** (2016). Biochemical characterization of predicted Precambrian RuBisCO. *Nature Communications*. **7** (1): 1-11. Doi: 10.1038/ncomms10382
- Shinn, J. H.** (1984). From coal to single-stage and two-stage products: A reactive model of coal structure. *Fuel*. **63** (9): 1187-1196. Doi: 10.1016/0016-2361(84)90422-8
- Suescún-Gómez, D.** (1978). Coal deposits in Colombia. In *Coal Resources of the Americas Selected Papers*. ISBN: 9780813721798, Geological Society of America. Boulder, Colorado (USA). (pp. 49-56).
- Tang, H. & Chen, Y.** (2013). Global glaciations and atmospheric change at ca. 2.3 Ga. *Geoscience Frontiers*. **4** (5): 583-596. Doi: 10.1016/j.gsf.2013.02.003
- Trigo-Rodríguez, J. M., Raulin, F., Muller, C., Nixon, C.** (2013). The early evolution of the atmospheres of terrestrial planets. New York: Springer Science+Business Media. pp 2-3.
- United Nations Framework Convention on Climate Change - UNFCCC.** (2015). Paris Agreement. (C.N.464.2017.TREATIES-XXVII.7.d). United Nations Framework Convention on Climate Change. <https://treaties.un.org/doc/Publication/CN/2017/CN.464.2017-Eng.pdf>
- van Krevelen, D. W.** (1993). *Coal: Typology - Chemistry - Physics - Constitution* (3 ed.): Elsevier. Amsterdam ; New York. pp 533 - 701.
- Vermeersen, B. L. A., Slangen, A. B. A., Gerkema, T., Baart, F., Cohen, K. M., Dangendorf, S., van der Wegen, M.** (2018). Sea-level change in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Geosciences*. **97** (3): 79-127. Doi: 10.1017/njg.2018.7

Original article

Brewer's spent grain as substrate for enzyme and reducing sugar production using *Penicillium* sp. HC1

Cascarilla de cebada como sustrato para la producción de enzimas y azúcares reductores usando *Penicillium* sp. HC1

Marcela Bernal-Ruiz¹, Alejandro Correa-Lozano¹, Laura Gomez-Sánchez¹,
Balkys Quevedo-Hidalgo^{2,*}, Lilia Carolina Rojas-Pérez³, Catalina García-Castillo¹,
Ivonne Gutiérrez-Rojas², Paulo César Narváez-Rincón³

¹Departamento de Microbiología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

²Departamento de Microbiología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Grupo de Biotecnología Ambiental e Industrial (GBAI), Bogotá, Colombia

³Departamento de Ingeniería Química y Ambiental, Universidad Nacional de Colombia, Grupo de Procesos Químicos y Bioquímicos, Bogotá, Colombia

Abstract

Brewer's spent grain (BSG) is the main solid waste from the brewing process. It is recognized as a valuable resource for biobased industries because of its composition, high availability, and low cost. The objective of this study was to employ BSG as a substrate to produce the enzymes endoglucanase, cellobiohydrolase, β -glucosidase, and xylanase, as well as reducing sugars using *Penicillium* sp. HC1. For enzyme production, we evaluated BSG submerged fermentation at different concentrations (1%, 3%, and 5%, w/v) and two sources of nitrogen (yeast extract and ammonium sulfate) on different days (6, 10, and 12) in a 100 mL Erlenmeyer flask. The highest enzyme activity was obtained after 10 days. The enzyme extract obtained using 3% BSG (w/v) and 5 g L⁻¹ of ammonium sulfate showed the highest xylanase activity (25013 \pm 1075 U L⁻¹). Using BSG 5% (w/v) without nitrogen supplementation, the endoglucanase activity was 909.7 \pm 14.2 U L⁻¹ while under the same conditions but using BSG 3% (w/v), the β -glucosidase and cellobiohydrolase activity was 3268.6 \pm 229.9 U L⁻¹ and 103.15 \pm 8.1 U L⁻¹, respectively. Maximum reducing sugar concentrations using an enzyme dosage of 1000 U g⁻¹ of xylanase were: 2.7 g L⁻¹ xylose, 1.7 g L⁻¹ arabinose, and 3.3 g L⁻¹ glucose after 6 h of hydrolysis. Results demonstrated it is possible to produce enzymes and reducing sugars using *Penicillium* sp. HC1 and BSG as substrate and BSG grinding only as pretreatment.

Keywords: Brewer's spent grain; *Penicillium* sp; Xylanase; Reducing sugars; Hydrolysate, cellulase production.

Resumen

La cascarilla de cebada (*brewer's spent grain*, BSG) es el principal residuo sólido del proceso cervecero. Es un recurso valioso para las industrias de base biológica por su composición, alta disponibilidad y bajo costo. El objetivo de este trabajo fue emplearla como sustrato para producir endoglucanasas, celobiohidrolasas, β -glucosidasas y xilanasas, así como azúcares reductores utilizando *Penicillium* sp. HC1. Se evaluaron fermentaciones sumergidas a nivel en matraz de 100 mL para la producción de enzimas. Se estudió el efecto de la concentración de BSG (1, 3 y 5 % p/v) y la fuente de nitrógeno (extracto de levadura y sulfato de amonio) a los 6, 10 y 12 días. La mayor actividad de todas las enzimas evaluadas se obtuvo a los 10 días. La mayor actividad de xilanasas (25.013 \pm 1.075 U L⁻¹) se obtuvo con 3 % de BSG (p/v) y 5 g L⁻¹ de sulfato de amonio. Al usar BSG al 5 % (w/v) sin suplementación de nitrógeno, se obtuvo la mayor actividad de endoglucanasas (909,7 \pm 14,2 U L⁻¹), en tanto que en las mismas condiciones, pero empleando BSG 3 % (w/v), las actividades de β -glucosidasas y celobiohidrolasas fueron 3268,6 \pm 229,9 U L⁻¹ y 103,15 \pm 8,1 U L⁻¹,

Citation: Bernal-Ruiz M, Correa-Lozano A, Gomez-Sánchez L, *et al.* Brewer's spent grain as substrate for enzyme and reducing sugar production using *Penicillium* sp. HC1. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):850-863, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1379>

Editor: Myriam Sánchez de Gómez

***Corresponding autor:**

Balkys Quevedo-Hidalgo;
bquevedo@javeriana.edu.co

Received: January 19, 2021

Accepted: July 30, 2021

Published: September 17, 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

respectivamente. Las concentraciones máximas de azúcares reductores usando una dosis de 1000 U g⁻¹ de xilanasas fueron: 2,7 g L⁻¹ de xilosa, 1,7 g L⁻¹ de arabinosa y 3,3 g L⁻¹ de glucosa, después de 6 h. Los resultados demostraron que es posible producir enzimas y azúcares reductores usando *Penicillium* sp. HCl y BSG como sustrato y la molienda como único pretratamiento.

Palabras clave: Cascarilla de cebada; *Penicillium* sp; Xilanasas; Azúcares reductores; Hidrolizado, producción de celulasas.

Introduction

The brewing process generates different wastes and by-products that can be valorized by implementing biorefinery techniques (Olajire, 2020; Mussatto, *et al.*, 2013). In a brewery, malted barley is milled and mixed with water in a mash tun where temperature slowly increases from 37 to 78°C to promote enzymatic hydrolysis of malt constituents. This enzymatic conversion stage (mashing) produces a sweet liquid known as wort which later is boiled in presence of hops and cooled to be used as a fermentation medium to produce beer. The insoluble, undegraded malted barley grain forms a bed within the mash tun and the sweet wort is filtered through it. The residual solid fraction from mashing is known as brewer's spent grain (BSG) (Mussatto, *et al.*, 2006). Approximately 20 kg of wet BSG are generated per 100 L of brewed beer (Steiner, *et al.*, 2015). The Colombian beer production in 2019 was about 23.835.228 hL (DANE, 2019), which means that 476.705 t of wet BSG were generated.

BSG is the most abundant by-product in the beer industry representing approximately 85% (w/w) of the total wastes and by-products from the beer-brewing process (Lynch, *et al.*, 2016). It is mainly composed of lignin, cellulose, hemicellulose, and proteins (Steiner, *et al.*, 2015; Wang, *et al.*, 2015). Due to its composition, high availability, and low cost, BSG is recognized by different authors as a valuable renewable resource for industry (Paz, *et al.*, 2019; Puligundla & Mok, 2021; Corchado-lopo, *et al.*, 2021) with potential applications in the pharmaceutical, food, cosmetics, personal care, polishes, and coatings industries, as well as in other sectors including the production of liquid biofuels (Shen, *et al.*, 2019; Jackowski, *et al.*, 2020).

BSG valorization through the production of chemical compounds requires hydrolysis to obtain cellulose and hemicellulose, raw materials used for the production of reducing sugars (Mussatto, 2014). Although BSG hydrolysis results from the action of acids, alkalis, or enzymes (Rafiqul, *et al.*, 2014; Jackowski, *et al.*, 2020), the use of the latter has several advantages compared to chemicals for food and feed applications, besides a more precise control of the process, the nature of the components yielded, and the production of fractions that retain bioactivity. Additionally, as enzymatic processes do not generate potentially toxic side streams, they are considered more environmentally friendly (Lynch, *et al.*, 2016) and inherently safe.

A promising chemical product that can be obtained from BSG by implementing biorefinery techniques is xylitol, a functional sweetener with important applications in the food and pharmaceutical industries (Swart, *et al.*, 2021). Xylitol production requires xylose, which is the result of the complex mixture of cellulose, hemicellulose, and lignin from BSG (Carvalho, *et al.*, 2006; Mussatto & Roberto, 2008). Partial BSG degradation to release xylose and other sugars has been reported in previous works with enzyme extracts from *Bacillus subtilis* (Motesafi, *et al.*, 2016) and *Fusarium oxysporum* (Puligundla & Mok, 2021). To carry out complete and efficient BSG enzymatic hydrolysis, the action of an enzyme cellulolytic and xylanolytic complex is necessary. The β-(1-4) cellulose linkages are broken by cellulases, a multicomponent enzyme system composed of three major enzymes: cellobiohydrolase (exoglucanase), endoglucanase, and β-glucosidase, which act synergistically (Shi, *et al.*, 2011). The complete saccharification of hemicellulose in a short reaction time (Xiros, *et al.*, 2011) requires a complex mixture of xylanase, β-xylosidase, endomannanase, β-mannosidase, α-L-arabinofuranosidase, and α-galactosidase (Shi, *et al.*, 2011; Xiros, *et al.*, 2011) because hemicellulose nature is more heterogeneous than cellulose.

Considering that the *Penicillium* genus produces xylanolytic enzymes (**Knob, et al., 2010; Terrasan, et al., 2010; Pedraza-Zapata, et al., 2017**), in this study we proposed to use BSG as a substrate to produce an enzyme extract from *Penicillium* sp. HC1 and determine the effect of BSG concentration and two nitrogen sources (yeast extract and ammonium sulfate) on the activity of endoglucanase, cellobiohydrolase, β -glucosidase, and xylanase at 6, 10, and 12 days. Then we assessed the BSG enzymatic hydrolysis using the extract with the highest xylanase activity at its optimum pH and temperature for producing reducing sugars and determining the effect of BSG concentration, the dosage of xylanase, and the reaction time.

Materials and methods

Conditions for enzyme production from BSG using Penicillium sp. HC1

BSG source and characterization. The BSG supplied by Bavaria S.A. from the brewery located in Tocancipá, Colombia, was dried at 50°C to achieve 10% of humidity and then ground and sieved to obtain particles smaller than 1 mm. BSG was characterized according to the standardized methods reported by the United States National Renewable Energy Laboratory (NREL) (**Hyman, et al., 2008**).

Enzyme production conditions. We isolated *Penicillium* sp. HC1 from soils where rice-harvesting had taken place (**Gutiérrez-Rojas, et al., 2012**). We selected it given their cellulolytic and xylanolytic activity. The fungus was conserved on agar plates at 4°C in the biotechnology laboratory at Pontificia Universidad Javeriana (Bogotá, Colombia), then reactivated in potato dextrose agar (PDA), and incubated at 25°C for eight days. For inoculum production, the fungus was cultured in the same medium and incubated at 28°C for eight days. Conidia were suspended in 0.85% saline solution (w/v) and 0.1% Tween 80 (v/v). Its concentration was adjusted to 10⁶ mL⁻¹ and 2 mL of this suspension were used to inoculate liquid media for enzyme production. Cultures were prepared in 100 mL Erlenmeyer flasks charging 18 mL of a solution composed of (g L⁻¹): 0.3 KH₂PO₄; 0.83 MgSO₄·7H₂O; 0.3 CaCl₂; 0.005 FeSO₄·7H₂O; 1.56 mg L⁻¹ MnSO₄; 1.4 mg L⁻¹ ZnSO₄, and 0.2 mL L⁻¹ Tween 80 (**Mandels & Weber, 1969**) and the mass of BSG required to obtain 1, 3 or 5% (w/v) suspensions. According to the experimental design, some cultures were not supplemented with a source of nitrogen while others were supplemented with an organic (yeast extract) or inorganic (5 g L⁻¹ ammonium sulfate) source of nitrogen. For all the cultures the pH value was adjusted to 6.0 using a solution of NaOH (0.1N) or HCl (0.1N) as required. Cultures were incubated at 30°C at 150 rpm and taken out at different times (6, 10, or 12 days) for evaluation. The content of each Erlenmeyer flask was centrifuged at 15.300×g for 15 minutes at 7°C (Sorvall RC 6 Plus, Thermo Scientific Co., Waltham, MA, USA). We filtered the enzyme extract under sterile conditions with 0.22 μ m membranes and then assessed the endoglucanase, cellobiohydrolase (exoglucanase), β -glucosidase, and xylanase activity.

Enzyme activity assessment. We determined the endoglucanase activity (E.C 3.2.1.4) in a reaction mixture containing 500 μ L 2% carboxymethylcellulose (CMC) (w/v) (Sigma, St. Louis, MO, USA) prepared in 50 mM citrate buffer at pH 5.0 with 500 μ L enzyme extract under appropriate dilution at 40°C for 60 minutes (**Ghose, 1987**). Reducing sugars were determined by the 3,5 dinitrosalicylic acid method (DNS) (**Miller, 1959**). A unit of enzyme activity was defined as the quantity of enzyme required to release 1 μ mol reducing-sugar equivalent to glucose per minute under the test conditions.

The cellobiohydrolase activity (E.C 3.2.1.91) was determined in a reaction mixture containing 500 μ L 1% microcrystalline cellulose or Avicel (w/v) (Sigma, St. Louis, MO, USA) (**de Siqueira, et al., 2010**) prepared in 50 mM citrate buffer at pH 5.0 with 500 μ L enzyme extract under appropriate dilution at 40°C for 60 minutes. Reducing sugars were quantified by DNS. A unit of enzyme activity was defined as the quantity of enzyme required to release 1 μ mol reducing sugar per minute equivalent to glucose under assay conditions.

For assessing β -glucosidase activity (E.C 3.2.1.21) we used the methodology described by Valášková & Baldrian (2006) using 5 mM *p*-nitrophenyl- β -D-glucopyranoside (PNPG) (Sigma, St. Louis, MO, USA) as a substrate prepared in 50 mM sodium acetate buffer at pH 5.0. The reaction mixture contained 400 μ L substrate and 100 μ L enzyme extract incubated at 40°C for 60 minutes; it was stopped by adding 250 μ L 0.5 M sodium carbonate and the absorbance was read at 400 nm. We calculated the enzyme activity using a *p*-nitrophenol standard curve. A unit of enzyme activity was defined as the quantity of enzyme required to release 1 μ mol *p*-nitrophenol per minute under assay conditions.

The xylanase activity, or endo-1,4-B-D-xylanase xylan hydrolase (EC 3.2.1.8), was determined in a reaction mixture containing a 50 μ L sample and 450 μ L 1% beechwood xylan (w/v) prepared in 50 mM citrate buffer (pH 5.3). We determined the enzyme activity at 50°C for 5 minutes (Bailey, *et al.*, 1992) while for the released reducing sugars we used the DNS technique with xylose as the standard. A unit of xylanase activity was defined as the quantity of enzyme required to release 1 μ mol of reducing sugar per minute equivalent to xylose under test conditions.

Statistical analysis

A randomized block experimental design was used considering two factors, three levels, and two blocks. We evaluated the factors of BSG concentration (levels: 1, 3 and 5% w/v) and the additional nitrogen source supplement (levels: without supplement, with an organic source, and an inorganic source at 5 g L⁻¹). According to this design, nine experiments were performed in triplicates and evaluated at three different times: 6, 10, and 12 days of culture as shown in **table 1**. We analyzed the data for statistical significance using a one-way ANOVA to evaluate the association and the influence among variables with the Design-Expert V. 10 software (Stat-Ease, Inc, Minneapolis, USA). The response variables were endoglucanase, cellobiohydrolase, β -glucosidase, and xylanase enzyme activity.

BSG treatment for hydrolysate preparation. Considering the BSG composition, the increasing interest for xylanolytic enzymes in recent years, and their potential applications in hydrolytic processes (Song, *et al.*, 2016; de Sousa Gomes, *et al.*, 2017; Li, *et al.*, 2018), we selected the conditions that generated the highest xylanase (enzyme extract) production for hydrolysate preparation.

To produce enzyme extract, we used 1 L Erlenmeyer flasks containing 180 mL of the solution already described supplemented with 5 g L⁻¹ ammonium sulfate as a nitrogen source. We added 3% BSG (w/v) to each Erlenmeyer flask and then 20 mL 10⁶ mL⁻¹ conidia suspension was inoculated and incubated for 10 days at 150 rpm. After incubation, we separated the enzyme extract by centrifugation at 30°C 15300×g for 20 min and then

Table 1. Variables and their levels employing a factorial design for *Penicillium* sp. HCl enzyme production and BSG as a substrate

Treatment	BSG concentration	Nitrogen source
	% (w/v)	5 gL ⁻¹
T1	1	No nitrogen source
T2	1	Yeast extract
T3	1	Ammonium sulfate
T4	3	Without
T5	3	Yeast extract
T6	3	Ammonium sulfate
T7	5	Without
T8	5	Yeast extract
T9	5	Ammonium sulfate

at 7°C Sorvall RC 6 Plus (Thermo Scientific Co, Waltham, MA, USA). The supernatant was filtered under sterile conditions with 0.22 µm nitrate cellulose membranes. Finally, the xylanase enzyme activity was determined following the procedure already described.

Effect of pH and temperature on the xylanase activity of the enzyme extract. The effect of pH on the xylanase activity of the enzyme extract was evaluated at a 3 to 8 pH under a constant temperature of 50 °C using the following buffers: 0.1 M sodium citrate (pH 3, 3.5, 4, 5, 5.5, 6, 6.5, and 7) and 0.1 M sodium phosphate (pH 8). The effect of temperature on the xylanase activity from the enzyme extract was evaluated at temperatures ranging from 30 to 70°C with 10°C intervals at the pH selected according to the results of the previous stage.

Reducing sugar production. The xylanase dosage and the BSG concentration effects on reducing sugar production were determined using a central compound design (CCD) determined by the Design-Expert V. 10 (Stat-Ease, Inc, Minneapolis, USA) statistical software. Thus, the previously mentioned two factors were evaluated at two levels (+1 and -1), two axial points (+1.5 and -1.5), and one central point (0) resulting in nine treatments and 29 experiments with their respective replicas (five replicas for the central point and three for the axial points and the levels). For establishing the effect of time on enzyme hydrolysis for reducing sugars production, all experiments were evaluated at six reaction times (2, 4, 6, 8, 10, and 24 h).

For the experiments, we used 100 mL Erlenmeyer flasks with 20% effective volume. The BSG mass was added according to the experiment concentration and sterilized at 121°C for 15 minutes. Next, the enzyme extract solution was diluted in citrate buffer at optimal pH and we added 20 mL sterile solution to the flasks and shook them at 150 rpm at the optimal temperature at the dosage and time established in the experimental design. The content of each Erlenmeyer flask was centrifuged at 15300 × *g* for 15 minutes at 7°C (Sorvall RC 6 Plus, Thermo Scientific Co., Waltham, MA, USA), and the supernatant was filtered under sterile conditions employing 0.22 µm membranes. The concentration of reducing sugars and the sugar profile were determined by DNS and HPLC, respectively.

Statistical analysis

To evaluate if pH and temperature had a significant effect on xylanase activity, we used a one-way ANOVA performed in the Design Expert V. 10 software (Stat-Ease, Inc, Minneapolis, USA). Likewise, a two-way ANOVA was carried out on experimental design results (CCD) to evaluate BSG concentration, xylanase dosage, and the interaction between both factors on reducing sugar release adjusting the results to a second-order model.

Analytical methods. Reducing sugar quantification was performed using the 3,5-dinitrosalicylic acid method, also known as DNS (Miller, 1959). Concentrations were calculated by means of xylose or glucose standard curve depending on the case. Glucose, xylose, arabinose, and xylitol concentrations were determined by means of high-performance liquid chromatography (HPLC) in a Shimadzu Prominence LC-20AT (Shimadzu Tokyo, Japan) chromatograph with Shimadzu RID-10A refraction index and a Sugar Pack SZ5532 (150 mm x 1.6 mm; Shodex) column at 65°C using acetonitrile and water (80:20) as a mobile phase at 1 mL min⁻¹ flux. All the analytical determinations were performed in triplicate.

Results and discussion

BSG characterization

The BSG we used in the study had the following composition (% w/w dry matter): 17.2±0.4 protein, 12.6±0.5 extractives, 13.4±1.0 lignin, 19.3±1.0 cellulose, 30.1±0.4 hemicellulose (20.7±0.4 xylose, 9.4±0.2 arabinose), 0.2±0.008 acetyl groups, 3.5±0.1 ashes, 3.8±0.2 other components.

Enzyme production from BSG using *Penicillium sp. HC1*

Under the conditions assessed in the study (Table 1), *Penicillium sp HC1* produced several enzymes with BSG as a substrate. Schneider, *et al.* (2014) attributed enzyme production

to the filamentous fungi's ability to secrete a pool of proteins, which has motivated their intensive use for industrial enzyme production. However, *Penicillium* sp. morphology and the mechanisms involved in cell growth and product formation are unknown.

Endoglucanase, cellobiohydrolase, β -glucosidase, and xylanase activities after 10 and 12 days under the conditions of treatments T4, T6, T7, and T8 are shown in **figure 1**. The data obtained under the conditions of the other treatments and after 6 days are not included as they were significantly smaller than those we report. Except for the activity of cellobiohydrolase and β -glucosidase under the T7 and T8 conditions and the xylanase activity under T6 conditions, all enzyme activities were almost the same at 10 or 12 days.

The maximum enzyme activity for endoglucanase, cellobiohydrolase, β -glucosidase, and xylanase was $954.3 \pm 17.4 \text{ U L}^{-1}$ (T7 - 12 days), $103.3 \pm 1.0 \text{ U L}^{-1}$ (T7 - 12 days), $4491 \pm 169 \text{ U L}^{-1}$ (T8 - 12 days), and $26233 \pm 1870 \text{ U L}^{-1}$ (T8 - 12 days), respectively. Under the same treatment conditions, the reduction in endoglucanase and xylanase activities with a 10-day production time was only 4.7% and 2.5 %, respectively. The highest enzyme activity for cellobiohydrolase (T7-12 days) compared with the following lower one at 10 days (T4) rendered a reduction of only 0.2%. Therefore, for these three enzymes, the production time can be defined as 10 days. The reduction in the β -glucosidase activity with a production time reduced from 12 to 10 days under T8 conditions was 34%. However, the reduction was only 27% when comparing T8-12 days with T7-10 days. The interaction analysis among variables for treatments on day 10 and 12 are shown in **table 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1379/3108>. BSG concentration was the variable with

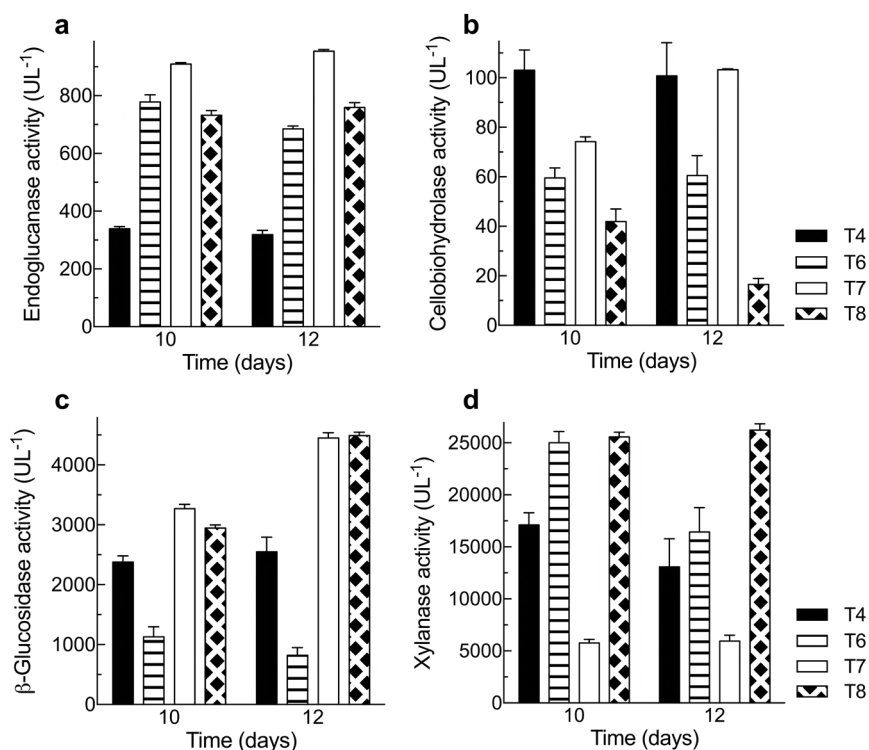


Figure 1. Maximum enzyme activities obtained from *Penicillium* sp. HC1 production using BSG as a substrate. (a) Endoglucanase activity. (b) Cellobiohydrolase activity. (c) β -glucosidase activity. (d) Xylanase activity. Each bar represents the average of three replicas and errors bars, the standard deviation.

T4: 3% BSG (w/v) without additional nitrogen source, **T6:** 3% BSG (w/v) and ammonium sulfate as source of nitrogen **T7:** 5% BSG (w/v) without additional nitrogen source, **T8:** 5% BSG (w/v) and yeast extract as nitrogen source. Enzymatic activities for treatments 1, 2, 3, 5, and 9 had the lowest values for all enzymes and, thus, are not depicted in this figure.

the highest influence for all the enzyme activities, except for cellobiohydrolase, mostly influenced by the nitrogen source. When the endoglucanase activity with no nitrogen supplementation (T7-10 days) was compared simultaneously with T8 and T9 treatments (yeast extract: 732.1 ± 52.2 , and ammonium sulfate: 719.7 ± 24.6 U L⁻¹, respectively), we observed an activity reduction of about 20%. Therefore, the addition of a nitrogen source was not necessary, which is very attractive for the industrial production of enzymes at a low cost.

The production of endoglucanase, cellobiohydrolase, β -glucosidase, and xylanase by *Penicillium* sp using BSG, other substrates, and different nitrogen sources has been previously reported. **Pedraza-Zapata, et al.** (2017) reported endoglucanase, cellobiohydrolase, and β -glucosidase activities of 83.4 U L⁻¹ (10 days), 266.2 U L⁻¹, and 45.9 U L⁻¹ (8 days), respectively, when the same fungus was employed with carboxymethylcellulose (CMC) as a substrate and with no nitrogen source. In our study, the highest endoglucanase and cellobiohydrolase activities were obtained under the T7-10 day conditions with no nitrogen source. As β -glucosidase activity under the same conditions and time was 3269 U L⁻¹, we can say that BSG is a better substrate compared with CMC for such enzyme production. **Terrasán, et al.** (2013) claimed they had produced xylanases, β -xylosidases, and arabinofuranosidases using *Penicillium janczewskii* and sugar cane bagasse, oat bran, and BSG at optimized conditions. In their study, they obtained under optimized conditions (7 days, BSG 2%) a maximum xylanase activity of 15190 U L⁻¹. In contrast, in ours, the maximum value obtained under T8-10 day conditions was 25575 U L⁻¹, i.e., a 68% higher activity.

Terrone, et al. (2018) reported xylanase production by *Penicillium chrysogenum* F-15 strain using different agroindustrial biomass: using Vogel medium supplemented with 1% (w/v) BSG for cultivation, the xylanase activity was 2280 U L⁻¹ after 7 days at 28°C, less than 10% of that one obtained under the conditions assessed in our work. **Hassan, et al.** (2020) cultured *Penicillium* sp in basal liquid media supplemented with 1.0% (w/v) of xylan and registered a xylanase activity after 7 days of culture at 30 °C of 7400 ± 0.1 U L⁻¹, approximately 30% of the highest activity reported by us.

Besides the industrial importance of xylanases, these enzymes were particularly relevant in our study because they act on hemicellulose hydrolysis, the main component of BSG. Xylanase activity and productivity using *Penicillium* sp. HC1 in the three sampling times and each of the treatments proposed are shown in **table 2**. These results evidence that there was no statistically significant difference between T6 and T8 after 10 days. These treatments produced the highest xylanase activity, which means the enzymes can be produced with organic or inorganic nitrogen sources. The protein content in the BSG is enough to obtain a high xylanase activity but around 30% lower than that obtained with the nitrogen supplementation.

When comparing T1 (1% w/v BSG), T4 (3% w/v BSG), and T7 (5% w/v BSG), all with no nitrogen source supplementation and at any of the sampling times, we noticed that the activity increased when BSG concentration was augmented from 1% w/v to 3% w/v. However, a further increase in the BSG concentration to 5% w/v had a notably negative effect. For example, on day 10, when we compared treatments 4 and 7, we observed a threefold enzyme activity decrease, which may be explained by an inefficient mass transfer or possible substrate inhibition due to an increase in substrate concentration. According to **Gubatz & Shewry** (2011), BSG has an important protein fraction used as nitrogen reserve, and structural proteins, including globulins, prolamins, and glutenins covering β -glucans in the grain in a cell layer known as aleurone. Increasing the BSG concentration in the media could reduce mass transfer between the catalytic sites of the xylanase enzymes with β glycosidic bonds of BSG arabinoxylan making the access of the microorganism to the substrate more difficult. Finally, **Knob, et al.** (2013) cultured *Penicillium glabrum* using the same substrate (Vogel medium supplemented with BSG 1% w/v) and the same pre-treatment (grinding) we used in our study. They reported a 42450 U L⁻¹ xylanase activity after 6 days at 28 °C, 66% higher than the highest obtained by us.

Table 2. Xylanase activity and productivity by *Penicillium* sp.HC1 using BSG as a substrate

Time (day)	6		10		12	
Treatment	Activity (U L ⁻¹)	Productivity (U L ⁻¹ d ⁻¹)	Activity (U L ⁻¹)	Productivity (U L ⁻¹ d ⁻¹)	Activity (U L ⁻¹)	Productivity (U L ⁻¹ d ⁻¹)
T1	3865.9 ± 128.7 ^a	644.3 ± 21.5 ^a	9667.6 ± 1189.1 ^d	966.8 ± 118.9 ^d	7363.3 ± 791.1 ^{b,c}	613.6 ± 65.9 ^{b,c}
T2	1934.9 ± 249.2 ^a	322.5 ± 41.5 ^a	1920.3 ± 129.4 ^a	192.03 ± 12.9 ^a	2043.4 ± 294.5 ^a	170.28 ± 24.5 ^a
T3	10241.1 ± 246.7 ^c	1706.8 ± 41.1 ^c	8067.1 ± 259.7 ^{c,d}	806.7 ± 26.0 ^{c,d}	9476.8 ± 157.0 ^{c,d}	789.7 ± 13.1 ^{c,d}
T4	12 868.7 ± 1228.3 ^{d,e}	2144.8 ± 204.7 ^{d,e}	17116.3 ± 1173.7 ^e	1711.6 ± 117.4 ^e	13089.3 ± 2 703.8 ^{d,e}	1090.8 ± 225.3 ^{d,e}
T5	10 544.7 ± 1247.2 ^{c,d}	1757.4 ± 207.9 ^{c,d}	3938.2 ± 346.9 ^{a,b}	393.8 ± 34.7 ^{a,b}	2920.4 ± 424.8 ^{a,b}	243.7 ± 35.4 ^{a,b}
T6	11235.4 ± 842.7 ^{c,d}	1872.6 ± 140.5 ^{c,d}	25012.8 ± 1074.8 ^e	2501.3 ± 107.5 ^e	16 438.4 ± 2 334.6 ^e	1369.9 ± 194.5 ^e
T7	7208.7 ± 324.5 ^b	1201.4 ± 220.8 ^b	5765.4 ± 1091.4 ^{b,c}	576.5 ± 109.1 ^{b,c}	5957.6 ± 1 739.1 ^{a,b,c}	496.5 ± 144.9 ^{a,b,c}
T8	12555.7 ± 644.5 ^{c,d,e}	2092.6 ± 107.4 ^{c,d,e}	25574.7 ± 1394.0 ^e	2557.5 ± 139.4 ^e	26 232.8 ± 1870.2 ^f	2186.1 ± 155.8 ^f
T9	14812.3 ± 254.1 ^e	2468.7 ± 42.4 ^e	21614.9 ± 1106.2 ^f	2161.5 ± 110.6 ^f	15815.0 ± 1 494.1 ^e	1317.9 ± 124.5 ^e

All the results are expressed as mean ± SD from three experiments (n = 3). One-way ANOVA has been conducted for each column with (p<0.05). Since analysis is significant, a post-hoc analysis (Tukey HSD test) was carried out to identify which treatment(s) were statistically different. Same letter denotes means are not significantly different (p>0.05).

BSG treatment for hydrolysate preparation

For this stage, we selected the conditions of treatment 6: 3% BSG (w/v), 5 g L⁻¹ ammonium sulfate, and 10 days of processing, because the xylanase activity is similar to the highest obtained in our study (T7-10 days) but using a cheaper source of nitrogen.

Effect of pH and temperature on the xylanase activity in the enzyme extract. As for the effect of pH and temperature on the xylanase activity from *Penicillium* sp. HC1, experimental results showed that both variables had a significant effect (p<0.0001 for both factors). The highest activity was obtained at pH 4 (**Figure 2A**) and 50°C (**Figure 2B**), although no significant difference was observed at 40°C (p=0.1233). Xylanase characterization when it is produced by different *Penicillium* species and strains revealed the usual range for optimal enzyme activity between 40 and 50°C and a pH between 3.0 to 7 (**Driss, et al., 2012; Liao, et al., 2012**). However, some studies have reported xylanases produced at a higher temperature than the previously reported. For example, **Terrasán, et al. (2016)** reported that *P. janczewskii* produced the enzyme with a maximal activity at pH 6.0 but a temperature of 65 °C. **Ouephanit, et al. (2019)** found optimal xylanase activity at 55 °C and pH 5 when the xynA gene encoding xylanase A of *Penicillium citrinum* was successfully synthesized and expressed in *Yarrowia lipolytica*. Other reports described xylanases produced by the genus employed in our study with optimal temperatures below 40°C, such as those produced by *Mucor* sp with an optimal temperature at 30°C (**Hassan, et al., 2020**).

Reducing sugars production. To assess reducing sugar production by BSG enzymatic hydrolysis, we selected pH 4 and 40°C based on the previous findings. BSG was treated with *Penicillium* sp HC1 enzyme extract at different times between 2 h and 24 h. Reducing sugars were released from the onset of the process (2 h) progressively increasing up to 24 h

when the highest reducing sugar concentrations were obtained for all the tests performed (**Figure 3**). The maximum reducing sugar concentration ($12.5 \pm 0.15 \text{ g L}^{-1}$) was obtained at 6% BSG (w/v) and 1000 U g^{-1} of xylanase. For this test, the concentrations measured of xylose, arabinose, and glucose (g L^{-1}) were 3.14 ± 0.01 , 1.91 ± 0.037 , and 3.79 ± 0.024 , respectively. We observed a higher proportion of glucose, probably due to a multienzyme system including endoglucanase, cellobiohydrolase, and β -glucosidase (**Figure 1**) acting on the cellulose present in the BSG. Paz, et al. (2019) obtained diverse sugar concentrations from BSG (10% w/v) hydrolysis using an enzymatic cocktail produced by *Aspergillus niger* CECT 2700. They obtained 2.4 g/L xylose, 1 g/L arabinose, and 5.7 g/L glucose after 120 h. These concentrations are in the range obtained in our study but the hydrolysis time required was significantly shorter (6 h).

Figure 3 shows a fast increment of sugar concentration up to 2 h followed by a slower increment period from that hydrolysis time to 6 h. The rate of sugar increase from 6 h to 24 h was very low. Consequently, productivity at 6 h, 8 h, and 24 h decreased from 1.7 to 1.4 and $0.52 \text{ g L}^{-1} \text{ h}^{-1}$, respectively. Similar behavior was reported by Xiros, et al. (2011) using an enzymatic extract produced by *Fusarium oxysporum* F3 for BSG hydrolysis. Sugar concentration (xylose, glucose, arabinose, and xylobiose) notably increased up to 10 h. However, after that time no further increase in sugar concentration was observed, behavior attributed to the increasingly limited structural accessibility of cell wall matrix to enzymes as hydrolysis proceeded instead of enzyme's properties (Xiros, et al., 2011). This behavior

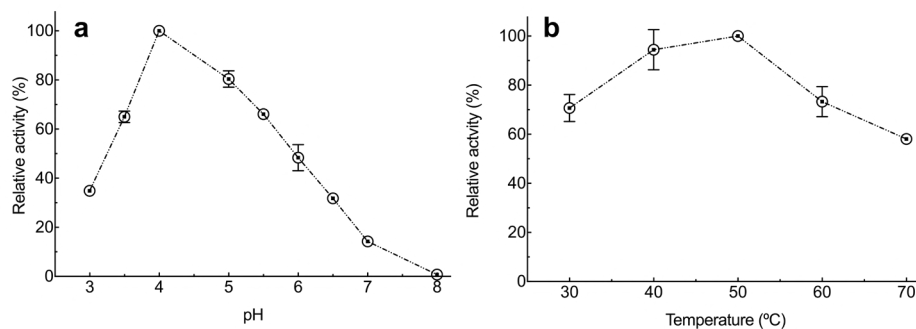


Figure 2. Effect of pH and temperature on xylanase enzyme activity from *Penicillium* sp. HC1 enzyme extract. (a) Enzyme activity at 50°C under different pH values. (b) Enzyme activity at pH 4 at different temperatures. Data are presented as mean \pm standard deviation obtained of three replicas.

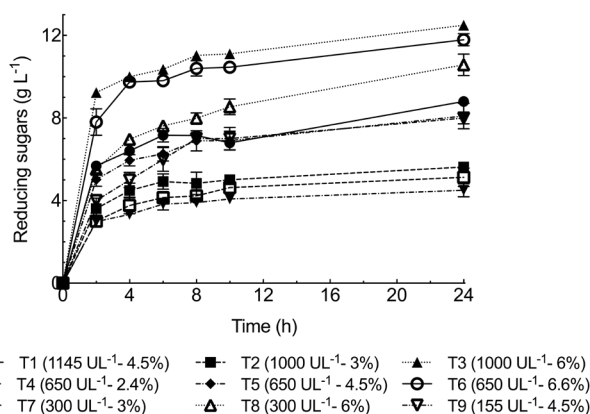


Figure 3. Reducing sugar release kinetics for BSG partial hydrolysis employing enzyme extract produced by *Penicillium* sp. HC1. The process was carried out at 40°C , pH 4, and 150 rpm. BSG concentrations are expressed in percentages (w/v). Data are presented as mean \pm standard deviation obtained from three replicas.

can be explained by the inactivation of enzymes that hydrolyze biomass, although further research is required to explain the mechanism of the product inhibition, adsorption, and desorption of enzymes in the substrate surface (Shi, et al., 2011).

Finally, Moteshafi, et al. (2016) performed BSG hydrolysis without pre-chemical treatment using enzymes produced by *Bacillus subtilis* D3d. They were able to produce 62.25 mg g⁻¹ reducing sugars from BSG in 2.6 h at pH 6.12 and 50°C. For our study, the test performed at 6.6 % (w/v) BSG and 650 U g⁻¹ of xylanase produced 153.9 mg g⁻¹ reducing sugars after 2 h of process. It should be mentioned that this value is higher suggesting *Penicillium* sp. HCl enzymes are apparently better for BSG hydrolysis. This behavior could be due to filamentous fungi's ability to secrete a pool of proteins, which has motivated their intensive use for industrial enzyme production (Schneider, et al., 2014).

Equation (1) presents the second-order model obtained for reducing sugars production, Y (g L⁻¹), after 6 h of processing as a function xylanase doses, A (U g⁻¹), and BSG concentration, B % (w/v). The analysis of variance (ANOVA) for that model is described in table 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1379/3108>. According to the F value (182.82), the model is significant. There is only a 0.01% chance that an F-value this large could occur due to noise. Values of "Prob > F" less than 0.05 indicated that the model terms were significant. In this case, A (enzyme dosage), B (BSG concentration), AB, and B² were significant terms for the model. The "Predicted R²" of 0.96 was in reasonable agreement with the "Adj R²" of 0.97. The "Adeq Precision" ratio of 36.85 indicated an adequate signal due to the value greater than 4. Therefore, the model was suitable to navigate the design space.

$$Y(g/L) = +4.15 - 4.04 \times 10^{-3} A - 0.14B + 8.236 \times 10^{-4} AB + 1.5 \times 10^{-6} A^2 + 0.115B^2 \quad (1)$$

The statistical analysis revealed the BSG concentration, as well as the xylanase doses and the interaction between both factors, terms significantly affecting the release of reducing sugars during the partial BSG hydrolysis (p<0.05). However, the term with the highest incidence on the response variable was the BSG concentration, with the highest F value (832.19). Equation (1) shows that the BSG concentration was more important than the enzyme dosage. Furthermore, the interaction of factors was less important than individual factors. Therefore, the BSG concentration affected in a positive way reducing sugar concentration. On the contrary, xylanase doses resulted in a negative effect. In contrast, Garai & Kumar (2013) based on an ANOVA (quadratic model) reported that the enzyme dosage had a positive effect on reducing sugar release in an optimized saccharification model from a variety of agro-industrial residues with *Aspergillus candidus*-produced xylanases. Likewise, Moteshafi, et al. (2016) found xylanase doses from *Bacillus subtilis* D3d were the most significant factor (p<0.0001) in reducing sugar release after hydrolysis in contrast to reaction time. Figure 4 shows the response surface and contour plots of the combined effects of xylanase dosage and BSG concentration on reducing sugar production after BSG hydrolysis at 6 h.

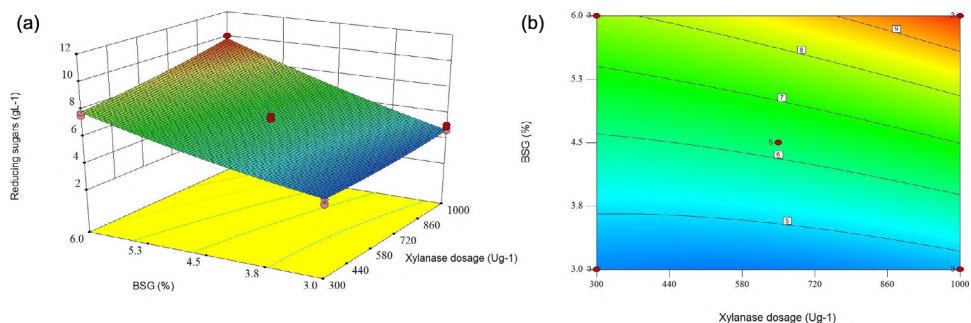


Figure 4. Response surface plot (a) and contour plot (b) of the combined effects of xylanase dosage and concentration of BSG on reducing sugars production after BSG hydrolysis of BSG in 6 h

A numerical optimization to maximize reducing sugar concentration after 6 h of hydrolysis was performed using the Design Expert V.10 software and the model presented in Equation 1. A maximum sugar concentration of 10 g L⁻¹ was obtained using 6% (w/v) BSG and 1000 U g⁻¹ of xylanase. To validate the model, BSG hydrolysis was performed experimentally at the predicted optimum conditions. The experimental reducing sugar concentration obtained was 10.4±0.027 g L⁻¹, very close to the predicted one, which demonstrates the quality of the model containing xylose (2.7 ± 0.006 g L⁻¹), arabinose (1.7 ± 0.032 g L⁻¹), and glucose (3.3 ± 0.007 g L⁻¹).

Conclusions

BSG is a low-cost substrate for extracellular endoglucanase, cellobiohydrolase, and β-glucosidase production by *Penicillium* sp. HC1 fungus using grinding as the only pre-treatment. The highest enzymatic activities with this substrate were obtained after 10 days at pH 6.0 in a culture cultivated at 30°C and 3 % (w/v) of BSG concentration. The highest enzymatic activities for endoglucanase, cellobiohydrolase, and β-glucosidase were obtained without adding any nitrogen source but supplementation with ammonium sulfate or yeast extract was required to increase the xylanase activity. Based on our results, the enzymatic extract obtained hydrolyzes BSG producing xylose, arabinose, and glucose. The concentration of glucose was the highest because the enzymatic extract contains enzymes that hydrolyze cellulose. A statistical quadratic model represented adequately the relationship between reducing sugar production, enzyme dosage, and BSG concentration after 6 h of hydrolysis. The highest reducing sugar concentration was obtained at pH 4 and 40°C using 6% BSG (w/v) with a dosage of 1000 U g⁻¹ dry BSG of xylanase in the *Penicillium* sp HC1 enzyme extract. The predicted value for this variable was like the one obtained experimentally, which validated the model.

Supplementary information

Table S1. Factorial design ANOVA results for BSG concentration and nitrogen source effect on enzyme activities at days 10 and 12 of culture with *Penicillium* sp. HC1. See the table S1 in <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1379/3108>

Table S2. ANOVA for reducing sugars as a function of independent variables 6 h of process. See the table S1 in <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1379/3108>

Acknowledgements

This study was supported by *Pontificia Universidad Javeriana* Grant N° 00006750. Authors thank Bavaria S.A for providing the brewer's spent grain and María Lucía Gutiérrez for the English editing.

Author contributions

BQH, LCRP, and IGR conceived and designed the resume; BQH and IGR got the funding, administrated the resources for the project, and wrote the paper; MBR, ACL, LGS, and CGC performed the experiments, collected the data, and analyzed the results; BQH, IGR, PCNR, and CGC performed the critical review of the manuscript and the editing.

Conflicts of interest

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Bailey, M. J., Biely, P., & Poutanen, K. (1992). Interlaboratory testing of methods for assay of xylanase activity. *Journal of Biotechnology*. **23** (3): 257-270. [https://doi.org/10.1016/0168-1656\(92\)90074-J](https://doi.org/10.1016/0168-1656(92)90074-J)

- Carvalho, F., Duarte, L. C., Lopes, S., Parajó, J. C., Pereira, H., & Gírio, F. M.** (2006). Supplementation requirements of brewery's spent grain hydrolysate for biomass and xylitol production by *Debaryomyces hansenii* CCM1 941. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. **33** (8): 646-654. <https://doi.org/10.1007/s10295-006-0101-8>
- Chávez, R., Bull, P., & Eyzaguirre, J.** (2006). The xylanolytic enzyme system from the genus *Penicillium*. *Journal of Biotechnology*. **123** (4): 413-433. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2005.12.036>
- Corchado-Lopo, C., Martínez-Avila, O., Marti, E., Llimós, J., Busquets, A. M., Kucera, D., Ponsá, S.** (2021). Brewer's spent grain as a no-cost substrate for polyhydroxyalkanoates production: Assessment of pretreatment strategies and different bacterial strains. *New Biotechnology*. **62**: 60-67. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2021.01.009>
- de Siqueira, F. G., de Siqueira, A. G., de Siqueira, E. G., Carvalho, M. A., Peretti, B. M. P., Jaramillo, P. M. D., Filho, E. X. F.** (2010). Evaluation of holocellulase production by plant-degrading fungi grown on agro-industrial residues. *Biodegradation*. **21** (5): 815-824. <https://doi.org/10.1007/s10532-010-9346-z>
- de Sousa Gomes, K., Maitan-Alfenas, G. P., de Andrade, L. G. A., Falkoski, D. L., Guimarães, V. M., Alfenas, A. C., & de Rezende, S. T.** (2017). Purification and Characterization of Xylanases from the Fungus *Chrysosporthe cubensis* for Production of Xylooligosaccharides and Fermentable Sugars. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. **182** (2): 818-830. <https://doi.org/10.1007/s12010-016-2364-5>
- Driss, D., Bhiri, F., & Ellouz, S.** (2012). Cloning and constitutive expression of His-tagged xylanase GH 11 from *Penicillium occitanis* Pol6 in *Pichia pastoris* X33 : Purification and characterization. *Protein Expression and Purification*. **83**(1): 8-14. <https://doi.org/10.1016/j.pep.2012.02.012>
- Garai, D., & Kumar, V.** (2013). A Box-Behnken design approach for the production of xylanase by *Aspergillus candidus* under solid state fermentation and its application in saccharification of agro residues and *Parthenium hysterophorus* L. *Industrial Crops and Products*. **44**: 352-363. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.10.027>
- Ghose, T. K.** (1987). Measurement of cellulase activities. *Pure and Applied Chemistry*. **59** (2): 257.
- Gubatz, S., & Shewry, P. R.** (2011). The Development, Structure, and Composition of the Barley Grain. In S. E. Ullrich (Ed.), *Barley: Production, Improvement, and Uses* (Firts, pp. 391-448). Ames, Iowa, USA: Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470958636.ch13>
- Gutiérrez-Rojas, I., Matiz-Villamil, A., Aguirre-Morales, M., R., Pineda, E., Lemos-Gordo, S.N., Méndez-Pedraza, J.M., N., Arbeláez, Á.J., Parra-Fajardo, L.N., Alfonso-Piragua, A., A., & Herrera, D.** (2011). Estimacion de poblaciones de microorganismos ligninolíticos y celulolíticos y actividad de β -glucosidasa en agrosistemas de arroz. In D. Uribe-Velez & L. Melgarejo (Eds.), *Ecología de microorganismos rizosfericos* (pp. 89-109). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Hassan, S. S., Tiwari, B. K., Williams, G. A., & Jaiswal, A. K.** (2020). Bioprocessing of brewers' spent grain for production of xylanolytic enzymes by *Mucor* sp. *Bioresource Technology Reports*, **9** (October 2019), 100371. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2019.100371>
- Hyman, A. Sluiter, D. Crocker, D. J., & J. Sluiter, S. Black, and C. S.** (2008). *Determination of acid soluble lignin concentration curve by UV-Vis spectroscopy laboratory analytical procedure (LAP)*. National Renewable Energy Laboratory: Laboratory Analytical Procedure (LAP). (National Renewable Energy Laboratory, Ed.). Golden, Colorado, USA: National Renewable Energy Laboratory.
- Jackowski, M., Niedźwiecki, L., Jagiello, K., Uchańska Oliwia, & Trusek, A.** (2020). Brewer's Spent Grains — Valuable Beer Industry By-Product. *Biomolecules*. **10** (1669): 1-18.
- Knob, A., Terrasan, C. R. F., & Carmona, E. C.** (2010). β -Xylosidases from filamentous fungi: An overview. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. **26** (3): 389-407. <https://doi.org/10.1007/s11274-009-0190-4>
- Knob, Adriana, Beitel, S. M., Fortkamp, D., Rafael, C., Terrasan, F., & Almeida, A. F. De.** (2013). Production, Purification, and Characterization of a Major *Penicillium glabrum* Xylanase Using Brewer's Spent Grain as Substrate. *Hindawi Publishing Corporation*. **2013**: 1-8.
- Li, J., Hu, X., Yan, X., Li, X., Ma, Z., & Liu, L.** (2018). Effects of hydrolysis by xylanase on the emulsifying properties of *Artemisia sphaerocephala* Krasch. polysaccharide. *Food Hydrocolloids*. **76**: 158-163. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2016.12.015>
- Liao, H., Xu, C., Tan, S., Wei, Z., Ling, N., Yu, G., Xu, Y.** (2012). Production and characterization of acidophilic xylanolytic enzymes from *Penicillium oxalicum* GZ-2. *Bioresource Technology*. **123**: 117-124. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.07.051>

- Lynch, K. M., Steffen, E. J., & Arendt, E. K. (2016). Brewers' spent grain: a review with an emphasis on food and health. *Journal of the Institute of Brewing*. **122** (4): 553-568. <https://doi.org/10.1002/jib.363>
- Mandels, M., & Weber, J. (1969). The Production of Cellulases. In George J. ElwynHajny & T. Reese (Eds.), *Cellulases and Their Applications* (pp. 391-414). <https://doi.org/10.1021/ba-1969-0095.ch023>
- Miller, G. L. (1959). Use of Dinitrosalicylic Acid Reagent for Determination of Reducing Sugar. *Analytical Chemistry*. **31**(3): 426-428. <https://doi.org/10.1021/ac60147a030>
- Moteshafi, H., Hashemi, M., Mousavi, S. M., & Mousivand, M. (2016). Characterization of produced xylanase by *Bacillus subtilis* D3d newly isolated from apricot phyllosphere and its potential in pre-digestion of BSG. *Journal of Industrial and Engineering Chemistry*. **37**: 251-260. <https://doi.org/10.1016/j.jiec.2016.03.036>
- Mussatto, S. I., Dragone, G., & Roberto, I. C. (2006). Brewers' spent grain: Generation, characteristics and potential applications. *Journal of Cereal Science*. **43** (1): 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2005.06.001>
- Mussatto, S. I., & Roberto, I. C. (2008). Establishment of the optimum initial xylose concentration and nutritional supplementation of brewer's spent grain hydrolysate for xylitol production by *Candida guilliermondii*. *Process Biochemistry*. **43** (5): 540-546. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2008.01.013>
- Mussatto, S.I., Moncada, J., Roberto, I. C., & Cardona, C. A. (2013). Techno-economic analysis for brewer's spent grains use on a biorefinery concept: The Brazilian case. *Bioresource Technology*. **148**: 302-310. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2013.08.046>
- Mussatto, Solange I. (2014). Brewer 's spent grain : a valuable feedstock for industrial applications, (January). <https://doi.org/10.1002/jsfa.6486>
- Olajire, A. A. (2020). The brewing industry and environmental challenges. *Journal of Cleaner Production*. **256**: 102817. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2012.03.003>
- Ouephanit, C., Boonvitthya, N., Theerachat, M., Bozonnet, S., & Chulalaksananukul, W. (2019). Efficient expression and secretion of endo-1,4- β -xylanase from *Penicillium citrinum* in non-conventional yeast *Yarrowia lipolytica* directed by the native and the preproLIP2 signal peptides. *Protein Expression and Purification*. **160**: 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.pep.2019.03.012>
- Paz, A., Outeiriño, D., Guerra, N. P., & Domínguez, J. M. (2019). Bioresource Technology Enzymatic hydrolysis of brewer ' s spent grain to obtain fermentable sugars. *Bioresource Technology*. **275**: 402-409. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.12.082>
- Pedraza-Zapata, D. C., Sánchez-Garibello, A. M., Quevedo-Hidalgo, B., Moreno-Sarmiento, N., & Gutiérrez-Rojas, I. (2017). Promising cellulolytic fungi isolates for rice straw degradation. *Journal of Microbiology*. **55** (9): 711-719. <https://doi.org/10.1007/s12275-017-6282-1>
- Puligundla, P., & Mok, C. (2021). Recent advances in biotechnological valorization of brewers' spent grain. *Food Science and Biotechnology*. **30** (3): 341-353. <https://doi.org/10.1007/s10068-021-00900-4>
- Rafiqul, I. S. M., Sakinah, A. M. M., & Karim, M. R. (2014). Production of Xylose from Meranti wood sawdust by dilute acid hydrolysis. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. **174** (2): 542-555. <https://doi.org/10.1007/s12010-014-1059-z>
- Schneider, W. D. H., Dos Reis, L., Camassola, M., & Dillon, A. J. P. (2014). Morphogenesis and production of enzymes by *Penicillium echinulatum* in response to different carbon sources. *BioMed Research International*, 2014, 10 pages. <https://doi.org/10.1155/2014/254863>
- Shen, Y., Abeynayake, R., Sun, X., Ran, T., Li, J., Chen, L., & Yang, W. (2019). Feed nutritional value of brewers ' spent grain residue resulting from protease aided protein removal. **1**: 1-10.
- Shi, Q. Q., Sun, J., Yu, H. L., Li, C. X., Bao, J., & Xu, J. H. (2011). Catalytic performance of corn stover hydrolysis by a new isolate *Penicillium* sp. ECU0913 producing both cellulase and xylanase. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. **164** (6): 819-830. <https://doi.org/10.1007/s12010-011-9176-4>
- Song, H. T., Gao, Y., Yang, Y. M., Xiao, W. J., Liu, S. H., Xia, W. C., Jiang, Z. B. (2016). Synergistic effect of cellulase and xylanase during hydrolysis of natural lignocellulosic substrates. *Bioresource Technology*. **219**: 710-715. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.08.035>
- Steiner, J., Procopio, S., & Becker, T. (2015). Brewer's spent grain: source of value-added polysaccharides for the food industry in reference to the health claims. *European Food Research and Technology*. **241** (3): 303-315. <https://doi.org/10.1007/s00217-015-2461-7>

- Swart, L. J., Petersen, A. M., Bedzo, O. K. K., & Görgens, J. F.** (2021). Techno-economic analysis of the valorization of brewers spent grains: production of xylitol and xylo-oligosaccharides. *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*. **96** (6): 1632-1644. <https://doi.org/10.1002/jctb.6683>
- Terrasan, César R.F., Temer, B., Sarto, C., Silva Júnior, F. G., & Carmona, E. C.** (2013). Xylanase and β -Xylosidase from *Penicillium janczewskii*: Production, Physico-Chemical properties, and application of the crude extract to pulp biobleaching. *BioResources*. **8** (1): 1292-1305. <https://doi.org/10.15376/biores.8.1.1292-1305>
- Terrasan, César R.F., Guisan, J. M., & Carmona, E. C.** (2016). Xylanase and β -xylosidase from *Penicillium janczewskii*: Purification, characterization and hydrolysis of substrates. *Electronic Journal of Biotechnology*. **23**: 54-62. <https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2016.08.001>
- Terrasan, César R.F., Temer, B., Duarte, M. C. T., & Carmona, E. C.** (2010). Production of xylanolytic enzymes by *Penicillium janczewskii*. *Bioresource Technology*. **101** (11): 4139-4143. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.01.011>
- Terrone, C. C., Freitas, C. de, Terrasan, C. R. F., Almeida, A. F. de, & Carmona, E. C.** (2018). Agroindustrial biomass for xylanase production by *Penicillium chrysogenum*: Purification, biochemical properties and hydrolysis of hemicelluloses. *Electronic Journal of Biotechnology*. **33**: 39-45. <https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2018.04.001>
- Valášková, V., & Baldrian, P.** (2006). Estimation of bound and free fractions of lignocellulose-degrading enzymes of wood-rotting fungi *Pleurotus ostreatus*, *Trametes versicolor* and *Piptoporus betulinus*. *Research in Microbiology*. **157**: 119-124. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2005.06.004>
- Wang, H., Tao, Y., Temudo, M., Bijl, H., Kloek, J., Ren, N., de Kreuk, M.** (2015). Biomethanation from enzymatically hydrolyzed brewer's spent grain: Impact of rapid increase in loadings. *Bioresource Technology*. **190**: 167-174. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.04.073>
- Xiros, C., Katapodis, P., & Christakopoulos, P.** (2011). Factors affecting cellulose and hemicellulose hydrolysis of alkali treated brewers spent grain by *Fusarium oxysporum* enzyme extract. *Bioresource Technology*. **102** (2): 1688-1696. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.09.108>

Artículo original

Emisiones de metano asociadas a la minería subterránea del carbón en el altiplano cundiboyacense (Colombia)

Methane emissions from underground coal mining in the Altiplano Cundiboyacense (Colombia)

✉ Jorge Eliecer Mariño-Martínez¹, ✉ Rubén Darío Chanci-Bedoya²,
✉ Ángela María Orjuela-García^{1,*}

¹ Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia

² Unidad de Planeación Minero-Energética, Bogotá, D.C., Colombia

Resumen

A raíz del Acuerdo de París sobre el cambio climático, Colombia se comprometió a medir y reportar las emisiones de gases de efecto invernadero (GEI), entre estas, las emisiones fugitivas de la minería del carbón. El país ha venido reportando las emisiones a partir de tablas internacionales (nivel 1 del Panel Intergubernamental del Cambio Climático - IPCC), pero en la presente propuesta se sugiere hacerlo a partir de los estudios de exploración de nivel 2 del metano de lecho de carbón (*coal bed methane*, CBM) utilizando equipos de desorción con *canisters*. En el altiplano cundiboyacense se revisaron los contenidos a partir de tablas internacionales y de estudios de CBM y se encontró que a partir del rango del carbón de nivel 1 (61,62 Gg de metano) las emisiones excedían los contenidos encontrados en mediciones directas de nivel 2 (16,47 Gg de metano) en más de 300 %. También se encontró que los niveles de emisiones equivalentes en toneladas de CO₂ eran de 1.540.500 y 411.750 toneladas, en Boyacá y Cundinamarca, respectivamente. Los resultados evidenciaron que dado que los contenidos de gas metano asociados al carbón en las cuencas colombianas no son tan altos como los de los principales países productores de carbón, las emisiones de la extracción de carbón en el país fueron menores que las calculadas con factores de emisión internacionales. Por lo tanto, mientras no se midan las emisiones directamente en la ventilación, se deben utilizar los estudios de exploración de CBM para reportar emisiones, ya que con base en las tablas internacionales podrían estarse reportando más emisiones de GEI asociadas a la minería del carbón de las que realmente se están generando.

Palabras claves: Emisiones fugitivas; Carbón; Metano; Cundinamarca, Boyacá, Colombia.

Abstract

As a result of the Paris Agreement on climate change, Colombia is committed to measuring and reporting emissions of greenhouse gases (GHG), among them, coal mining fugitive emissions. The country has been reporting emissions based on the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) level 1 international tables, but here we propose to do so based on the level 2 coal bed methane (CBM) exploration using canisters desorption systems. We reviewed the contents for the Altiplano Cundiboyacense based on the CBM international tables and studies and we found that level 1 coal emissions (61.62 Gg of methane) exceeded the contents found in the direct level 2 measurements (16.47 Gg of methane) by more than 300%. The equivalent emission levels in CO₂ tons were found to be 1,540,500 and 411,750 tons, respectively. Given that the methane gas contents associated with coal in Colombian basins are not so high compared to those of the main coal-producing countries, emissions from coal extraction in the country were lower than those calculated with the international emissions factors. Therefore, as long as the emissions are not measured directly in the ventilation, CBM exploration studies should be used for their report because their calculation based on international tables renders more GHG emissions associated with coal mining than those actually generated.

Keywords: Fugitive emissions; Coal; Methane; Cundinamarca, Boyacá, Colombia.

Citación: Mariño, J., Chanci, R. Orjuela, A. Emisiones de metano asociado a la minería subterránea del carbón en el altiplano cundiboyacense (Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):864-874, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1372>

Editor: Hernando Dueñas Jiménez

***Correspondencia:**

Ángela María Orjuela García;
angela.orjuela@uptc.edu.co

Recibido: 23 de febrero de 2020

Aceptado: 20 de mayo de 2021

Publicado en línea: 17 de agosto de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

El altiplano cundiboyacense comprende los departamentos de Boyacá y Cundinamarca; allí se produce el 60 % del carbón colombiano extraído por minería subterránea, con cerca de 4 millones de toneladas al año. El gas metano (CH_4), causante de frecuentes accidentes mineros, está asociado a la minería del carbón. Asimismo, se ha estudiado su contenido como fuente de gas natural (Mariño, *et al.*, 2015; Unidad de Planeación Minero Energética - UPME, 2016). Como país firmante de la Convención Marco sobre el Cambio Climático - Acuerdo de París (21st Conference of the Parties-COP 21, 2015), Colombia se comprometió a medir y a reportar periódicamente sus emisiones de gases de efecto invernadero (GEI), lo que se ha venido haciendo en los últimos años a nivel sectorial, departamental y, en algunos casos, a nivel de divisiones industriales. Las emisiones fugitivas de gas metano, producto de la extracción minera de carbón, hacen parte de las emisiones de GEI y pertenecen al módulo de energía tal como lo contempla el *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC).

Los cálculos de las emisiones fugitivas o pasivas de gas metano asociadas a la extracción de carbón y reportadas por Colombia con anterioridad al 2015, se hacían con base en las tablas internacionales (nivel 1 de complejidad) establecidas por el IPCC. Como el país ha adelantado considerables mediciones de gas asociado al carbón CBM, en el presente estudio se sugiere hacer el cálculo a partir de mediciones directas en proyectos de CBM y estimar las emisiones de gas metano con nivel de complejidad 2 según los lineamientos del IPCC (1996).

En el estudio se presenta el contraste entre la estimación de las emisiones fugitivas de gas metano aplicando los factores internacionales (mediciones indirectas) del nivel 1 y las mediciones directas del nivel 2 utilizando equipos de desorción con *canisters* de la producción de carbón del 2015 en el altiplano cundiboyacense. Con ello se buscaba demostrar la hipótesis de que dichas emisiones podrían ser menores de las que se han venido reportando en Colombia debido a que los carbones colombianos tienen un contenido de gas metano por debajo del promedio de los carbones con rango similar provenientes de las cuencas de los principales países productores. Claro que, independientemente de la forma de calcularlas, las emisiones de metano asociadas a la minería del carbón deben medirse, reportarse y, en lo posible, disminuirse (U.S. Environmental Protection Agency-EPA, 2006).

Una posible limitación del presente estudio es que el nivel 2 de mediciones que se propone requiere perforaciones y en cada departamento solo hay entre 4 y 6 pozos de CBM perforados cuyas mediciones sean confiables en los municipios de Socotá, Ráquira, Sámaca, Umbita, Chinavita, Cucunúba y Sutatausa (Figura 1) (UPME, 2016).

Emisiones fugitivas de gases de efecto invernadero (GEI)

El cambio climático se atribuye al incremento de gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera, con emisiones mayores a las que esta y los océanos pueden asimilar, lo que origina la acumulación excesiva de radiación infrarroja en la atmósfera. Los GEI actúan como una cortina que atrapa la radiación solar evitando que el calor acumulado salga del planeta y produciendo cambios en la temperatura de aguas oceánicas y continentales, así como en la atmósfera y el clima, con repercusiones negativas para la vida del planeta (Whitehead, *et al.* 2009).

Entre los gases de efecto invernadero, los de mayor impacto son el dióxido de carbono (CO_2) y el metano (CH_4), siendo este último el que más contribuye al efecto invernadero, ya que la mayor fuente industrial de metano es la industria petrolera y de gas. Las emisiones de GEI se dividen en dos grandes grupos, las emisiones causadas por quema y las emisiones fugitivas. El gas asociado a la minería del carbón hace parte de las emisiones fugitivas, que no se forman por quemaduras de combustibles sino por el escape de los gases atrapados de manera natural que se emiten a la atmósfera por la acción antrópica. Esto sucede con el gas metano asociado al carbón, el cual se emite a la atmósfera lentamente cuando el mineral es intervenido por el hombre mediante los procesos de exploración,

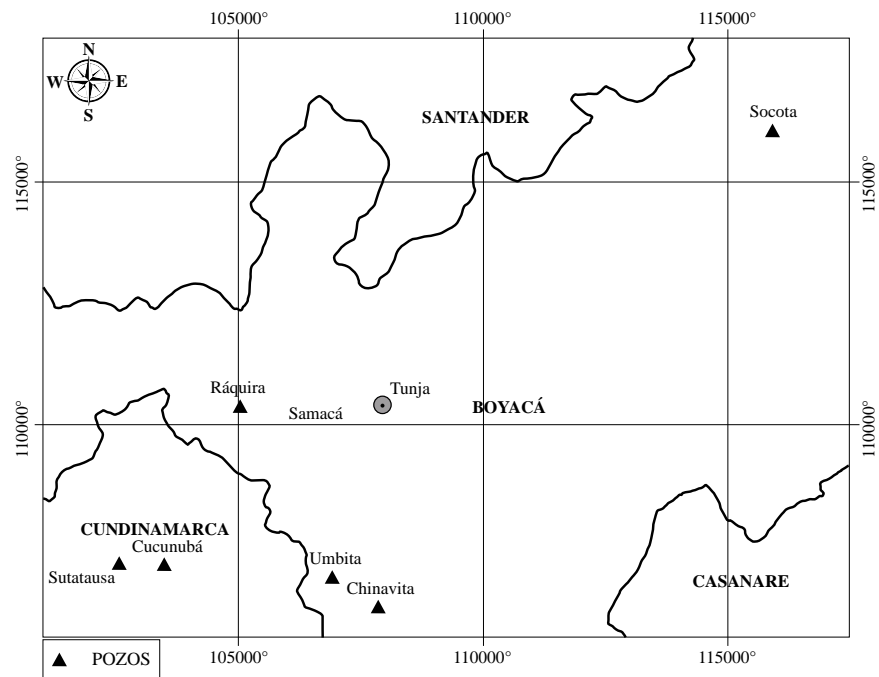


Figura 1. Localización de los municipios donde se perforaron los pozos CBM.

explotación, almacenamiento y transporte. Las emisiones fugitivas de gas asociadas a la extracción del carbón representan casi el 5 % de los GEI relacionados con la energía (Houghton, *et al.*, 1997).

En el marco del Acuerdo de París se estableció que cada país debería reportar las emisiones de gases de efecto invernadero según los parámetros establecidos por el IPCC. Se estableció, asimismo, que deberían emprenderse acciones para evitar el incremento de la temperatura del planeta en dos grados centígrados para el 2030 (COP 21, 2015). Al ser uno de los principales productores de carbón en el mundo, Colombia debe reportar los gases procedentes de la extracción de este mineral, más aun teniendo en cuenta que el gas metano contribuye en forma apreciable a los GEI.

El carbón se forma de la materia orgánica que se transforma durante millones de años mediante procesos complejos que, en su conjunto, se denominan “carbonización”. Los resultados de la carbonización son los cambios físicos y químicos exhibidos por el carbón, incluida la generación de gas metano, agua y dióxido de carbono. La cantidad de metano que se produce aumenta durante todo el proceso de carbonización, por lo que los carbones de mayores rangos, que son los que poseen un alto poder calórico, tienden a contener más metano que los de los rangos o grados menores cuyo poder calórico es menor (Mariño, *et al.*, 2015). El metano se libera cuando la presión dentro del manto de carbón se reduce como resultado del proceso de minado o por la erosión natural y migra de las zonas de alta concentración a las de baja concentración para después encontrar una ruta de escape, por ejemplo, fracturas en el macizo rocoso (emisiones fugitivas o pasivas).

Aspectos geológicos

Los carbones del altiplano se encuentran en la formación Guaduas, que hace parte de la cuenca de la cordillera Oriental (parte central de Colombia), la cual tiene una composición principalmente lodosa con algunas unidades arenosas y mantos de carbón. Los mantos de carbón de Guaduas son económicamente importantes debido a su alto rango y porque algunos de ellos son coquizables (Ingeominas, 2004). La formación presenta una reducción progresiva en su espesor hacia el norte (Boyacá) y el este. En el suroeste (Cundinamarca), su espesor puede llegar a 1.100 m (sinclinal de Checua-Lenguazaque),

hacia el norte, entre 250 y 500 m, y al este, de 80 m (Sarmiento, 1994; Cooper, *et al.*, 1995; Amaya, *et al.*, 2010; Duarte & Mariño, 2000). El grupo Guadalupe, la formación Chipaque y la formación Une infrayacen la formación Guaduas, y las areniscas de Socha y Cacho la suprayacen.

Durante el Cenomaniano y el Turoniano el nivel eustático del mar alcanzó su máximo y permitió la deposición de la formación Chipaque (Sarmiento-Rojas, *et al.*, 2006). Durante el Santoniano, el Campaniano Maastrichtiano y el Paleoceno, una regresión y progradación general condujeron a la acumulación de facies litorales y transicionales durante la deposición del grupo Guadalupe. Este evento fue seguido por facies costeras, aluviales y de pantanos durante la deposición de la formación Guaduas (Sarmiento, 1994; Mariño & Amaya, 2016). Por último, la secuencia entera fue cubierta por los depósitos fluviales arenosos de las areniscas de Socha y Cacho.

La formación Guaduas se depositó en el Cretáceo superior y el Terciario durante la regresión de los mares del Cretácico. Superpuestos a esta tendencia regresiva de gran escala aparecen varios ciclos transgresivos-regresivos más pequeños que permitieron la repetición de las diferentes litofacies asociadas y, por lo tanto, la formación de mantos comerciales de carbón. En Boyacá los mantos comerciales son cerca de siete y en Cundinamarca, cerca de 12.

Metodología para el cálculo de emisiones

Las emisiones se calcularon a partir de mediciones del gas desorbido en muestras de pozos exploratorios de CBM. Los contenidos de gas se graficaron contra la profundidad a fin de crear una línea de gradiente. En este estudio las mediciones de CBM corresponden a las de metano desorbidas por el carbón.

En Cundinamarca los pozos exploratorios de CBM se centraron en la zona minera de Checua-Lenguazaque, sobre el flanco occidental del sinclinal Checua-Lenguazaque en el bloque Tausa-Cucunubá. Los pozos son: Cucunubá 1, Cucunubá 2, Cucunubá 3 y Sutatausa 1. En Boyacá los pozos exploratorios están a lo largo del departamento y son el Ráquira 1, Samacá 1, Socotá 1, Socotá 2, Chinavita 1 y Úmbita 1 (Figura 1). Los cálculos de emisiones se hicieron a partir de los factores de emisión de nivel 1 y nivel 2 establecidos por el IPCC.

Nivel 1

Para estimar las emisiones de gas metano generado por la extracción del carbón, se utiliza la metodología del IPCC (1996) para el nivel 1, la cual involucra la producción de carbón y un factor de emisión resultante de las investigaciones realizadas en los países que han avanzado significativamente en el tema (Australia, Estados Unidos, Polonia, México y China) (UPME, 2016).

Los cálculos de emisiones de nivel 1 se hacen a partir de la tabla 1 basados en mediciones internacionales que asumen los contenidos dependiendo principalmente del rango del carbón y la profundidad, tal como lo sugiere el (IPCC, 1996, Houghton, 1997).

Tabla 1. Factores de emisión para minería subterránea y a cielo abierto (Houghton, *et al.*, 1997)

FACTOR de EMISIÓN por EXTRACCIÓN del CARBÓN NIVEL 1- IPCC					
Minería subterránea			Minería a cielo abierto		
Profundidad (m)	m^3/Ton	Pie^3/Ton	Espesor sobre carga (m)	m^3/Ton	Pie^3/Ton
0 a 200 (bajo)	10	353,15	0 a 25 (bajo)	0,3	10,593
200 a 400 (medio)	18	635,58	25 a 50 (medio)	1,2	42,372
mayor a 400 (alto)	25	882,75	mayor a 50 (alto)	2	70,62

En la minería del carbón las investigaciones iniciales de contenido de gas metano respondían a los problemas de seguridad minera debidos a las explosiones de gases, pero actualmente también se utilizan para calcular las emisiones fugitivas de los gases de efecto invernadero producto de la extracción. En la minería subterránea el factor de emisión depende de la profundidad de la explotación y en la minería a cielo abierto, del espesor de las capas suprayacentes al manto de carbón.

Al hacer los cálculos de nivel 1, se deben considerar características de las minas como la profundidad y la producción por cuenca (**Tabla 1**), y no de forma generalizada, como se hace actualmente en Colombia, donde se toma el valor de la producción subterránea a nivel nacional y se multiplica por el factor de emisión establecido por el IPCC, según el cual se asume que las minas subterráneas en Colombia están por debajo de los 400 metros de profundidad. Esta situación no corresponde a la realidad, porque en el país hay pocas minas que alcancen dicha profundidad. En la minería a cielo abierto se toma como factor de emisión 1,2 m³/ton (factor de emisión medio según el IPCC), ya que se considera que en la mayoría de las explotaciones a cielo abierto en el país la capa suprayacente a los mantos de carbón tiene un espesor entre los 25 y 50 metros.

En los cálculos que se presentan en los resultados para el Nivel 1, se tiene en cuenta: el método de explotación aplicado, la profundidad de las minas en cada cuenca y se utiliza la fórmula convencional, que determina emisiones (EG) a partir de la producción de carbón (PC). También se utiliza el factor de emisión (FE) y el factor de corrección ($FC = 0.67 * 10^{-6} \text{ Gg}/\text{m}^3$) para convertir metros cúbicos de gas a gigagramos (1 Gg- gigagramos= 1000 toneladas) así:

$$\text{Emisión de Gas Metano (EG)} = PC * FE * FC$$

Nivel 2

Debido al incremento en el consumo, especialmente de gas, y a la disminución de reservas, Colombia ha adelantado diferentes exploraciones de gas asociado al carbón. Los pozos de CBM en Colombia ya podrían sumar más de cien, y con esta información ya se tiene una mejor idea de los contenidos en diferentes regiones y de las variables más incidentes (**Mariño, et al., 2015**).

A continuación se explica el procedimiento de medición del gas en explotaciones de CBM: una vez que el corazón de la muestra de carbón se saca del pozo de exploración de CBM, se introduce inmediatamente en un contenedor hermético conocido como sistema de desorción *canister* siguiendo las indicaciones del método de la *United States Bureau of Mines* (USBM) (**Diamond, 1981**); el contenedor es transportado al laboratorio para mantener la muestra a la temperatura del yacimiento durante el tiempo que tome la medición del gas desorbido; los datos se toman cada 24 horas para obtener los valores periódicos de desorción que serán graficados. El proceso de medición incluye tres métodos diferentes teniendo en cuenta que el contenido total del gas asociado al carbón es la sumatoria de tres componentes: 1) el gas perdido, que corresponde al gas que ha escapado del carbón entre el momento en que el manto de carbón es penetrado por la broca y en que la muestra es introducida y sellada dentro del contenedor; 2) el gas desorbido, es decir, el adsorbido en la matriz del carbón, que se determina empleando los contenedores en los que se introducen y sellan las muestras de carbón, los cuales son posteriormente conectados a la bureta para calcular la desgasificación del carbón abriendo la válvula que permite la salida del gas medido por el desplazamiento del agua en una columna volumétrica a temperatura ambiente y presión atmosférica ambiental a nivel del mar, lo que, acumulado, se grafica contra el tiempo (**Figura 2**); 3) el gas residual, o sea, el que permanece absorbido en la matriz del carbón después de que se ha completado la prueba de desorción. Este se extrae pulverizando la muestra en un molino hermético y midiendo la cantidad de gas con el sistema de bureta utilizado en la determinación del gas desorbido (**Diamond & Levine, 1981**). El contenido acumulado en pie³/ton se grafica contra la raíz cuadrada del tiempo en horas (**Mojica & Mariño, 2013**) (**Figura 2**).

Como en cada cuenca carbonífera (departamento o zona) se han hecho varias perforaciones, se puede generar para cada cuenca una curva de profundidad *versus* el contenido de gas metano (que se equipara con el factor de emisión mostrado para los departamentos de Cundinamarca y Boyacá) (Tabla 2), a partir de las pruebas de desorción realizadas en los estudios de exploración del CBM (Figura 3). Una vez conocido el factor de emisión, las emisiones de metano (EG) se calculan mediante la fórmula sugerida por el IPCC (Houghton, *et al.*, 1997):

El factor de conversión se utiliza para llevar los volúmenes de metano a peso del equivalente de CO₂, ya que las emisiones a nivel global se cuantifican en gigagramos (Gg) (Tabla 3). Por último, las emisiones de metano se convierten a emisiones de equivalente de CO₂ multiplicando por 25, pues el potencial de calentamiento global (*global-warming potential*, GWP) del metano es 25 veces mayor con respecto al CO₂ (EPA, 2006; U.S. Geological Survey-USGS, 2004).

Hasta ahora los cálculos en Colombia se han hecho utilizando el nivel 1 de la metodología del IPCC (Houghton, *et al.*, 1997) en el que el factor de emisión en la minería subterránea depende de la profundidad de la explotación y en la minería a cielo abierto, del espesor de las capas suprayacentes al manto de carbón. Sin embargo, se cree que el país tiene suficiente información para hacer los cálculos a partir de las mediciones de CBM realizadas, lo que equivaldría al nivel 2 del IPCC.

Resultados

Cundinamarca

La zona carbonífera de Cundinamarca comprende todo el departamento, pero la mayor parte de la exploración de CBM se ha centrado en el flanco occidental del sinclinal de Checua-Lenguazaque. Allí la Agencia Nacional de Hidrocarburos (ANH) y la Universidad EAFIT perforaron en el 2011 los pozos Cucunubá 1 y Cucunubá 2 (ANH-EAFIT, 2011). En el mismo año, el Servicio Geológico Colombiano (SGC) y la Universidad Pedagógica

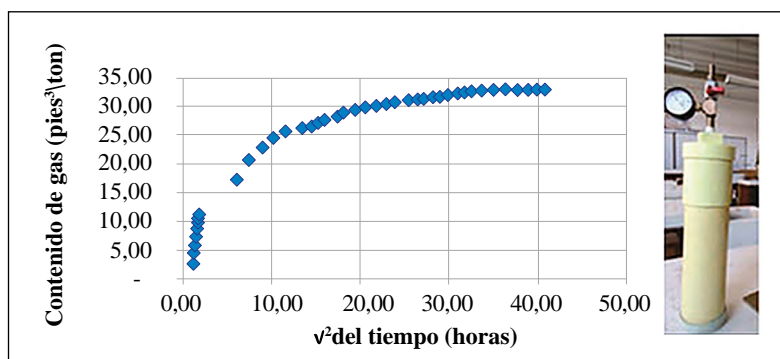


Figura 2. Curva de desorción de una muestra de pozo de CBM y cánister.

Tabla 2. Valores de emisiones de Metano a Nivel 1 considerando la profundidad de las minas en Cundinamarca y Boyacá.

Cuenca	Producción de carbon año 2015 (ton)	Factor de conversión (gg/m³)	Factor de emisión (m³/ton)	Emisión total (gg) ch ₄
Cundinamarca	2.253.133,51	0,00000067	25	37,74
Boyacá	1.979.913,33	0,00000067	18	23,88
Total	4.233.046,84			61,62
Total (Ton) CO₂ equivalente				1.540.500

y Tecnológica de Colombia (UPTC) adelantaron un proyecto de investigación y se perforaron los pozos Cucunubá 3 y Sutatausa 1 (Duarte & Parra, 2014; Rincón, *et al.*, 2014), que sirvieron de base para la curva de emisiones (Figura 3).

La figura 3 (superior) representa el promedio de contenido de gas a diferentes profundidades. A partir de estas se elaboró la línea de tendencia que muestra que aproximadamente entre los 0 y los 200 m de profundidad el contenido de gas está entre 25 y 90 pies³/ton, que equivalen de 0,7 a 2,54 m³/ton. Entre los 200 y los 400 m de profundidad el contenido de gas está entre 90 y 200 pies³/ton, que equivalen de 2,54 a 5,66 m³/ton. La mayoría de la producción de carbón en Cundinamarca proviene de minas de una profundidad cercana o mayor a los 400 metros, por lo que, según la figura 3, el valor a aplicar para la cuenca es de 200 pies³/ton, que equivalen a 5,66m³/ton (Tabla 3).

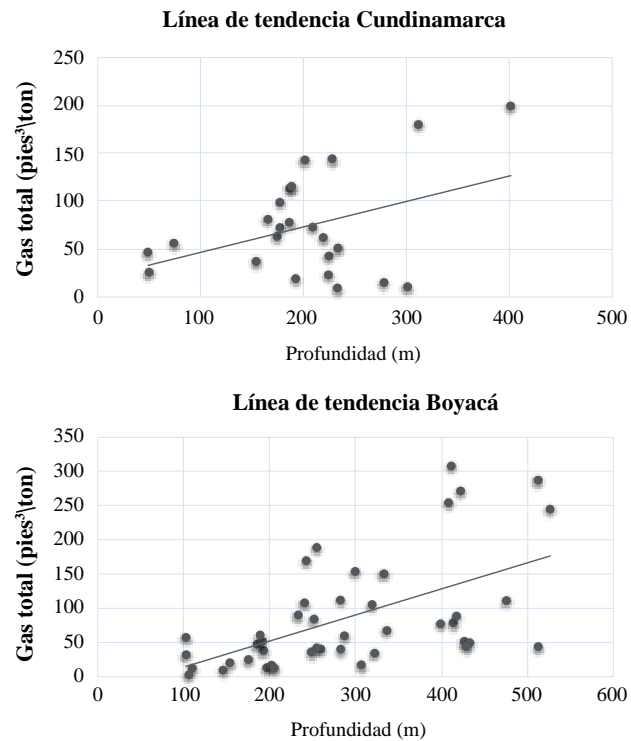


Figura 3. Línea de tendencia del incremento de contenido de gas con profundidad en Cundinamarca (superior) y Boyaca (inferior).

Tabla 3. Valores de emisiones de metano en el altiplano cundiboyacense con la metodología propuesta (Nivel 2).

1. Cuenca	2. Producción de carbon año 2015	3. Contenido promedio de gas medido (CG)		4. Factor de emisión propuesto para los estratos circundantes	5. Gas residual (gas que se emite posterior a la extracción)	6. Total gas emitido en la explotación de carbón	7. Factor de conversión (IPCC 2006)	8. Emisión total nivel 2
		Contenido de gas *0.6	pie3/Ton					
	Ton	pie3/Ton	m3/Ton	m3/Ton	m3/Ton	m3/Ton	Gg/106 m3	Gg
Cundinamarca	2.253.133,5	200	5,66	3,39	1,70	7,35	0,00000067	11,09
Boyacá	1.979.913,3	110	3,12	1,87	0,93	4,06	0,00000067	5,38
Total	4.233.046,8							16,47
Total (Ton) CO₂ equivalente								411.750

Boyacá

La zona carbonífera de Boyacá comprende todo el departamento, pero la exploración de CBM se ha desarrollado desde Raquirá a Socotá y desde Sogamoso hasta Chinavita. En el departamento se adelantaron proyectos de investigación conjunta entre el Servicio Geológico Colombiano (SGC) y la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC) y se perforaron los pozos Ráquirá 1, Samacá 1, Socotá 1, Socotá 2, Chinavita 1 y Úmbita 1 (**Duarte & Parra, 2014; Rincón, et al., 2014**), los cuales sirvieron de base para la curva de emisiones presentada en la **figura 3** (inferior).

A partir de esta misma figura se determinó que entre los 0 y los 200 m de profundidad el contenido de gas estaría entre los 10 y los 50 pies³/ton, que equivalen a 0,28 y 1,41 m³/ton, respectivamente. Entre los 200 y los 400 m de profundidad el contenido de gas estuvo entre 50 y 130 pies³/ton, es decir, 1,41 y 3,68 m³/ton.

Como la mayoría de la minería en Boyacá está por debajo de los 200 metros, se tomó el valor que correspondió a la mayor profundidad, 350 m, y así el valor a aplicar para la cuenca fue de 110 pies³/ton, que equivalen a 3,12 m³/ton (**Figura 3-inferior; Tabla 3**).

A continuación se presentan los resultados de los cálculos de emisiones para el nivel 1 y para el nivel 2.

Cálculo de emisiones a nivel 1

El cálculo se hizo para el 2015 con base en el carbón producido en ese año por la zona carbonífera. El factor de emisión para minería subterránea fue de 10, 18 y 25 m³/ton dependiendo de las profundidades de las minas (**Tabla 1**). Las minas de mayor producción en Cundinamarca alcanzan profundidades cercanas a los 400 metros, por esta razón se les asignó un factor de emisión de 25 m³/ton, en tanto que en las minas de Boyacá la profundidad alcanza entre los 200 y los 400 metros, por lo que se les asignó un factor de emisión de 18 m³/ton. El total de las emisiones de nivel 1 del altiplano para el 2015 sumó 61,62 Gg de metano, que equivalen a 1.540.500 toneladas del equivalente de CO₂ (**Tabla 2**), es decir, cerca del 40 % del total de emisiones nacionales de metano a nivel 1.

Cálculo de emisiones a nivel 2

Para estimar el factor de emisión por cuenca a nivel 2, se partió de las perforaciones corazonadas realizadas en Cundinamarca y Boyacá en proyectos de exploración de CBM (**ANH-EAFIT, 2011; Duarte & Parra, 2014; Rincón, et al., 2014**), de donde se obtuvieron muestras de diferentes mantos atravesados por las perforaciones a medida que se profundizaba (**UPME, 2016**). A las muestras se les midió la cantidad de gas que contenían utilizando equipos de desorción con *canisters* y siguiendo las metodologías de la USBM (**Diamond & Levine, 1981**). Con estos datos de profundidad y contenido de gas metano, se hizo un diagrama para encontrar la línea promedio en cada una de las cuencas que permitiera observar la dispersión de la cantidad de gas metano alrededor de la línea de tendencia (**Figura 3**).

Con los contenidos de gas metano determinados en las exploraciones de CBM en las zonas carboníferas de Cundinamarca y Boyacá, se establecieron los volúmenes de emisiones de nivel 2, las cuales se presentan en la **tabla 3**.

A continuación, se explica en detalle la **tabla 3** con los resultados finales de emisiones en Colombia en el 2015: la producción de carbón en Cundinamarca y Boyacá se presenta en la columna 2. El factor de emisiones se calculó a partir del promedio de gas medido a la profundidad promedio de la minería (columna 3). A lo anterior se le agregaron las emisiones que producirían los estratos circundantes del macizo rocoso producto de la perturbación y la subsidencia causadas por la minería. Esas emisiones se calcularon en 60 % del contenido promedio de gas porque el IPCC ha reconocido que la afectación de la minería sobre el macizo alcanza en promedio 50 m por debajo de la explotación en las rocas infrayacentes y 150 m por encima de la explotación en las rocas suprayacentes (columna 4). A las emisiones también se les restó un 30 % correspondiente al gas residual emitido del macizo después de la extracción del carbón (columna 5). Las tres emisiones mencionadas

constituyen el total de lo emitido en la explotación del carbón por cada zona carbonífera (columna 6). Como hasta aquí el cálculo se hizo en volumen, debe ser llevado a peso, que es la forma como se representan las emisiones a nivel mundial. Por lo tanto, el volumen total emitido (en m³/ton) se multiplica por un factor de conversión (0,00000067 Gg/10⁶m³) (columna 7), para así obtener las emisiones en gigagramos (columna 8.) Un gigagramo equivale a 10⁹ gramos o 1.000 toneladas y es la unidad estándar a nivel internacional para hacer comparaciones en peso de emisiones de gases de efecto invernadero c

A nivel 2 el total de emisiones de metano en Boyacá y Cundinamarca sería de 16.47 Gg de metano. Dado que el metano contamina 25 veces más que el CO₂ (EPA, 2006), las emisiones de metano se multiplican por 25, por lo que las emisiones de CH₄ a nivel 2 correspondieron a 411.750 toneladas de equivalente de CO₂ (Tabla 3), es decir, cerca del 27 % de las emisiones calculadas a nivel 1. El valor del potencial del calentamiento global (GWP) del metano no siempre se considera como 25 veces el equivalente del CO₂ (UPME, 2016; USGS, 2004).

Discusión

Los resultados muestran que, debido a la desorción parcial de los carbones, los volúmenes (m³/ton) de contenido de gas de los carbones del altiplano cundiboyacense con base en estudios de CBM no son tan altos como en los principales países productores de carbón. Por lo tanto, los cálculos de emisiones no se deben hacer a partir de tablas internacionales, sino a partir de las mediciones directas sobre perforaciones corazonadas utilizando equipos de desorción con *canisters*. Los valores de contenido de gas obtenidos en este estudio son cercanos a los obtenidos en otros en los que también se notó que en los mantos de carbón del altiplano cundiboyacense el contenido de gas es menor al reportado por las tablas y que está directamente relacionado con la profundidad (Mariño, *et al.*, 2015).

Al contar con la información del contenido de gas metano en las diferentes cuencas del país, se puede pasar del nivel 1 al nivel 2 planteado por la metodología del IPCC, ya que los cálculos de nivel 1 utilizando las tablas internacionales del IPCC (1996) estarían sobredimensionando las emisiones y, por ende, implicando al país en emisiones de gases de efecto invernadero (metano) por encima de las propias del contexto colombiano. Por ello se recomienda hacer estas mediciones de nuevo tomando los datos en la ventilación para una posterior comparación con los valores internacionales estándar.

En la tabla 3 se observa que el valor total calculado a partir de estudios de CBM para el nivel 2 de las emisiones en el altiplano (16,47 Gg) es menor (solo el 27 %) que el valor calculado a partir de las tablas internacionales para nivel 1 (61,62 Gg) (Tabla 2). Esto se explica parcialmente por la exhumación de los carbones relacionados con la orogenia andina, pues al erosionarse las rocas suprayacentes, la presión confinante se redujo y parte del gas se escapó.

Los resultados evidencian que dado que los contenidos de gas metano asociado al carbón en las cuencas colombianas no son tan altos como los de los países productores donde se han realizado la mayoría de los estudios técnicos y las investigaciones, las emisiones de la extracción de carbón en Colombia resultan menores a las calculadas con factores de emisión internacionales (IPCC, 1996; UPME, 2016).

Como las emisiones de gases en las minas son dinámicas y se incrementan a medida que las labores mineras se profundizan, los índices de emisiones se deben ir actualizando con la información de nuevas perforaciones. También se debe investigar más sobre los contenidos de gas en las rocas circundantes para tener valores de mediciones directas y así eliminar el supuesto sobre dicho contenido en estratos circundantes.

Según el IPCC, la manera más exacta de calcular las emisiones en minería es midiendo los caudales y contenidos de metano en la ventilación de las minas (nivel 3) (IPCC, 1996), pero esta información no está siendo verificada ni solicitada por la entidad rectora del tema (Agencia Nacional de Minería-ANM).

Conclusiones

Primero, los cálculos de emisiones en la minería del altiplano basados en las tablas internacionales de contenido de gas a partir del rango del carbón (nivel 1: 61,62 Gg), exceden en más de 300 % los contenidos encontrados en mediciones directas (nivel 2: 16,47 Gg).

Segundo, las emisiones a nivel 1 en Cundinamarca y Boyacá convertidas al equivalente de CO₂ fueron de 1.540.300 toneladas.

Tercero, las emisiones a nivel 2 en Cundinamarca y Boyacá convertidas al equivalente de CO₂ fueron de 277.250 y 134.500 toneladas, respectivamente.

Cuarto, las emisiones fugitivas de la minería subterránea de Cundinamarca y Boyacá representaron casi el 30 % del total de las emisiones de Colombia asociadas a la minería del carbón.

Quinto, los valores relativamente bajos de contenido de gas en los carbones del altiplano se explican a partir de la exhumación de la cordillera Oriental por causa de la orogenia andina.

Sexto, al calcular las emisiones a partir de las tablas internacionales, se podría estar comprometiendo al país con emisiones de gases de efecto invernadero que excederían los factores reales de emisión, por lo que se recomiendan nuevos estudios con el método de toma de datos en ventilación.

Séptimo, la mejor manera de medir las emisiones es calcular los caudales y contenidos de metano en la ventilación de las minas (nivel 3 del IPCC), pero estos registros no existen porque no están siendo solicitados por la autoridad minera.

Agradecimientos

Esta investigación hace parte de los estudios adelantados por el Laboratorio de Hidrocarburos no Convencionales, Carbón, Gas Asociado al Carbón y Shales Carbonosos de la UPTC (Contrato RC N° CT 669/2009), financiado por Colciencias y la Agencia Nacional de Hidrocarburos (ANH). También se tuvieron en cuenta los avances del “Estudio que defina estrategias para el aprovechamiento del gas metano asociado a los mantos de carbón en explotaciones bajo tierra”, contratado por la UPME con el consorcio EG – Carbón – Metano (2016).

Contribución de los autores

JEMM: redacción, recopilación de información y cálculo de los valores de gas asociado al carbón reportadas en el artículo; RDCB: recopilación de información y cálculo de los valores de gas asociado al carbón reportadas en el artículo y AMOG: redacción, edición y correcciones solicitadas por la revista para su publicación.

Conflicto de intereses

No existe conflicto de intereses con ninguna otra institución o persona sobre la investigación presentada.

Referencias


- Amaya, E., Mariño, J., Jaramillo, C. (2010). Litofacies y ambientes de acumulación de la formación guaduas en la parte central de la cordillera oriental – implicaciones paleo geográficas. *Boletín de Geología*. **32**: 1. <https://revistas.uis.edu.co/index.php/revistaboletindegeologia/article/view/1006/3704>
- Agencia Nacional de Hidrocarburos, ANH – Universidad EAFIT. (2011). Valoración del potencial exploratorio CBM en la cuenca carbonífera de Amagá y Boyacá-Cundinamarca (Formación Guaduas). Convenio 014 de 2010. Bogotá.
- Cooper, M., Addison, F., Álvarez, R., Coral, M., Graham, H., Hayward, B., Howe, S., Martínez, J., Naar, J., Peñas, R., Pulham, A. J., Taborda, A. (1995). Basin development and tectonic history of the Llanos Basin, Eastern Cordillera, and Middle Magdalena Valley, Colombia. *A.A.P.G Bulletin*. **81**: 1421-1443. https://www.researchgate.net/publication/249896522_Basin_Development_and_Tectonic_History_of_the_Llanos_Basin_Eastern_Cordillera_and_Middle_Magdalena_Valley_Colombia_Discussion

- COP 21-Acuerdo de París.** (2015). Fecha de consulta: 27 de abril de 2021. Recuperado de: <https://unfccc.int/resource/docs/2015/cop21/spa/109s.pdf>
- Diamond, W. P. & Levine, J. R.** (1981). Direct Method Determination of the gas content of coal: Procedures and results. RI 8515. U.S. Dept. of the Interior, Bureau of Mines. Fecha de consulta: 27 de abril de 2021. Recuperado de: <https://www.cdc.gov/niosh/mining/UserFiles/works/pdfs/ri8515.pdf>
- Duarte, C. I. & Parra, F. A.** (2014) Exploración gas metano asociado al carbón. Área Tasco-Socotá. SGC-UPTC-sede Sogamoso. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. Recuperado de: <http://recordcenter.sgc.gov.co/B9/22004002524678/Documento/pdf/2105246781101000.pdf>
- Duarte, C. & Mariño, J.** (2000). Utilización de las areniscas guías en la búsqueda y exploración de mantos de carbón. Caso Formación Guaduas – Sogamoso (Boyacá). Memorias V Congreso Nacional de Ciencia y Tecnología del Carbón. Valledupar, Cesar. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. Recuperado de: <https://revistas.uis.edu.co/index.php/revistaboletindegologia/article/download/3733/4160?inline=1>
- Houghton, J. T., Meiro Filho, L. G., Callander, B. A., Harris, N., Kattenberg, A., Maskell, K.** (1997). Revised 1996 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, París: Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, IPCC/UNEP/OECD/IEA. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. <https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/mtdocs/pdfiles/tdbusum.pdf>
- INGEOMINAS.** (2004). El carbón colombiano, recursos, reservas y calidad. Publicaciones geológicas especiales. Bogotá: Ministerio de Minas y Energía. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. Recuperado de <https://repositoriobi.minminas.gov.co/handle/123456789/2043>
- Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC** (1996) Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories: Reference Manual; Section 1.5 “Fugitive Emissions from Coal Mining and Handling”. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. Recuperado de: <https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/gl/pdfiles/spnch1-2.pdf>
- Mariño J., Castro A., Ángel A., Mojica L., Granados D., Acuña C.** (2015) “Desarrollo del CBM en Colombia,” en Gas asociado al carbón (CBM o GMAC). Geología, contenidos, reservas, minería y posibilidades en Colombia, p 125-128, Tunja, Colombia: Editorial UPTC.
- Mariño, J. & Amaya, E.** (2016). Lithofacies cyclicity determination in the Guaduas formation (Colombia) using Markov chains. *Earth Sciences Research Journal.* **20** (3): 3. <http://www.scielo.org.co/pdf/esrj/v20n3/1794-6190-esrj-20-03-000B1.pdf>
- Mojica L. & Mariño J.** (2013). Estado de la exploración y posibilidades de gas asociado al Carbón (GAC) en Boyacá (Colombia). *Boletín de Geología.* **35** (2): 1-41. <https://revistas.uis.edu.co/index.php/revistaboletindegologia/article/view/3733/4122>
- Rincón, M. A., Duarte, C. I., Parra, F. A., Barbosa, S. R.** (2014) Exploración Gas Metano Asociado Al Carbón. Área Úmbita-Rondón. SGC-UPTC Sogamoso. <http://recordcenter.sgc.gov.co/B9/22004002524732/Documento/Pdf/2105247321101000.pdf>
- Sarmiento, G.** (1994). Estratigrafía y medios de depósito de la formación Guaduas. *Boletín Geológico.* **32** (1): 1-3. <https://www2.sgc.gov.co/Publicaciones/Cientificas/Seriadas/Documents/BoletinGeolVol32No1-3.pdf>
- Sarmiento-Rojas, L., Van Wess, J., Cloetingh, S.** (2006). Mesozoic transtensional basin history of the Eastern Cordillera. *South American Earth Sciences.* **21**: 383- 411. https://www.researchgate.net/publication/248481485_Mesozoic_transtensional_basin_history_of_the_Eastern_Cordillera_Colombian_Andes_Inferences_from_tectonic_models
- Unidad de Planeación Minero Energética-UPME - Consorcio EG Metano.** (2016). Estrategias para el aprovechamiento del gas metano asociado a los mantos de carbón en explotaciones bajo tierra. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. Recuperado de: http://www1.upme.gov.co/simco/Cifras-Sectoriales/EstudiosPublicaciones/Estrategias_para_el_aprovechamiento_del_Gas_Metano.pdf
- U.S. Environmental Protection Agency - EPA.** (2006). Identifying Opportunities for Methane Recovery at U.S. Coal Mines: Profiles of Selected Gassy Underground coal mines 2002-2006. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. Recuperado de: https://www.epa.gov/sites/production/files/2016-03/documents/profiles_2008_final.pdf
- U.S. Geological Survey-USGS.** (2004). Total petroleum system and assessment of coalbed gas in the Powder River Basin Province, Wyoming and Montana. (USGS, ed). USGS DDS-69-C. Fecha de consulta: 28 de abril de 2021. Recuperado de: <https://pubs.er.usgs.gov/publication/ds69C>
- Whitehead, P. G., R. L. Wilby, R. W. Battarbee, M. Kernan, A. J. Wade.** (2009). A Review of the Potential Impacts of Climate Change on Surface Water Quality. *Hydrological Sciences Journal.* **54** (1): 101-23. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1623/hysj.54.1.101?n>

Artículo original

La oscilación antártica: su influencia en la variabilidad interanual de la precipitación en Costa Rica

The Antarctic oscillation: its influence on interannual variability of rainfall in Costa Rica

 Rodrigo Castillo

Escuela de Física y Centro de Investigaciones Geofísicas, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica

Resumen

El presente estudio tuvo como objetivo primordial estudiar la influencia que tiene la oscilación antártica (*Antarctic oscillation*, AAO) en la variabilidad climática interanual de la precipitación en Costa Rica. Para llevarlo a cabo en escala mensual, se utilizaron datos de precipitación de estaciones meteorológicas en superficie (1979-2017), de los reanálisis del *ECMWF Re-Analysis* (ERA-Interim) (1979-2017) y de sensores remotos con el *Precipitation Estimation from Remotely Sensed Information using Artificial Neural Networks-Climata Data Record* (PERSIANN-CDR) (1983-2018). Se calcularon los coeficientes de correlación entre los datos de precipitación y los índices de la AAO y de correlación parcial para descartar el posible forzamiento de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) como modo dominante de la variabilidad climática regional. Asimismo, mediante la técnica de diferencia de composiciones se examinaron los patrones espaciales de teleconexión climática asociados con la AAO con influencia en Costa Rica. Se pudo evidenciar una correlación positiva (negativa) muy marcada de este modo anular con la precipitación, especialmente en el Pacífico central y el Pacífico sur costarricenses (zona norte), durante los meses de diciembre, enero y febrero (DEF) y septiembre, octubre y noviembre (SON) y junio, julio, agosto (JJA), épocas en las cuales se registró el mínimo para el periodo de DEF y los máximos para los periodos de SON y JJA del ciclo anual de precipitación en estas regiones. Los resultados más relevantes fueron los desfases encontrados en las correlaciones más significativas para estos periodos del año (DEF, SON y JJA) con los índices de la AAO para los meses de SON, JJA y marzo, abril y mayo (MAM), respectivamente, los cuales siguieron siendo significativos, a pesar de la posible influencia de ENOS.

Palabras clave: AAO; Patrones de teleconexión; Correlaciones; ERA-Interim; PERSIANN-CDR.

Abstract

The main objective of this research was to study the influence of the Antarctic oscillation (AAO) on the interannual climate rainfall variability in Costa Rica. I used monthly scale precipitation data from surface meteorological stations (1979-2017), the ERA-Interim reanalyses (1979-2017), and from remote sensors with the PERSIANN-CDR (1983-2018). I assessed the correlation coefficients of precipitation data sets and AAO indices, as well the partial correlation to rule out the possible forcing that El Niño-Southern oscillation (ENSO) may have as the dominant mode of regional climate variability. Additionally, I used the composites difference technique to examine the spatial climate teleconnection patterns associated with AAO influencing Costa Rican territory. The study found a strong positive (negative) statistical correlation mainly in the Costa Rican South and Central Pacific (Northern Costa Rica) during the months DJF and SON (JJA) when the minimum annual precipitation cycle for DJF and the maximum for SON and JJA was recorded in these areas. The most relevant results were the out-of-phase most significant correlations between the precipitation for DJF, SON, and JJA with the AAO indices for SON, JJA, and MAM, respectively, which were still significant despite the possible influence of ENSO.

Keywords: AAO; Teleconnection patterns; Correlations; ERA-Interim; PERSIANN-CDR.

Citación: Castillo R. La oscilación antártica: su influencia en la variabilidad interanual de la precipitación en Costa Rica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):875-900, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1434>

Editor: José Daniel Pabón Caicedo

Correspondencia:
Rodrigo Castillo;
rodrigo.castillorodriguez@ucr.ac.cr

Recibido: 1 de abril de 2021

Aceptado: 28 de julio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

Clima y variabilidad climática en Costa Rica

Costa Rica se encuentra en el istmo centroamericano y es la única región en el mundo cuya posición es intercontinental (9.7489°N - 83.7534°W, como coordenada central), pues une dos grandes masas continentales, América del Norte y del Sur, y pone en comunicación a los océanos Pacífico y Atlántico (este último, a través del mar Caribe) (Hall, 1985; Castillo & Amador, 2020). Su ubicación geográfica en el trópico contribuye a que tenga un clima único que nutre una rica biodiversidad que la ubica como parte del corredor de biodiversidad forestal de Mesoamérica (Mittermeier, *et al.*, 1998). Además, se encuentra en una zona caliente, de manera que se ve altamente afectada por los fenómenos provocados por el cambio climático (Giorgi, 2006), con proyecciones de disminución de la precipitación y aumento de su variabilidad (Hidalgo, *et al.*, 2013; Hidalgo, *et al.*, 2017; Maurer, *et al.*, 2017; Castillo & Amador, 2020).

El clima de Costa Rica se caracteriza por la marcada influencia de los vientos alisios del norte, los cuales interactúan con la orografía local y generan, a escala regional, regímenes de precipitación que determinan dos tipos de ecosistemas: tropical seco y tropical lluvioso. Este comportamiento de los vientos alisios del norte suscita, en promedio, jornadas de lluvia opuestas en las vertientes del país (Hastenrath, 1967; Vargas, 2001, 2004). Sin embargo, existe una distribución bimodal de precipitación en la vertiente del Pacífico caracterizada por una época seca que va de noviembre a abril, y una época lluviosa, de mayo a octubre. Esta última responde a una combinación de sistemas que involucran la migración latitudinal de la zona de convergencia intertropical (*Intertropical Convergence Zone*, ITCZ); la variación estacional de la radiación solar, que influye en el flujo de calor latente, y los vientos de bajo nivel, que interactúan con la orografía local (Alfaro & Cid, 1999; Alfaro, 2000, 2002; Alfaro, *et al.*, 2018).

Dicha distribución bimodal de precipitación se caracteriza por tener dos máximos: uno de mayo a junio y otro más pronunciado de septiembre a octubre. Además, presenta un mínimo relativo entre julio y agosto (Mosioño & García, 1966; Coen, 1973; Magaña, *et al.*, 1999), el cual es conocido a nivel regional como la sequía de verano o “veranillo” (*midsummer drought*, MSD) (Karnauskas, *et al.*, 2013).

En contraste, el Caribe presenta un régimen de lluvias anual casi continuo a lo largo de las áreas costeras. En esta región las precipitaciones aumentan de sur a norte y alcanzan su nivel costero y marítimo máximo cerca de la frontera de Costa Rica y Nicaragua, lo cual se ha asociado con la salida del chorro de bajo nivel del Caribe (*Caribbean Low Level Jet*, CLLJ) (Amador, 1998, 2008). En las regiones del interior, los principales factores que modulan las precipitaciones son la actividad convectiva y la interacción del flujo con la cordillera (Castillo & Amador, 2020). Sin embargo, a escala local se producen particularidades que afectan la distribución de la precipitación, como la brisa marina y las circulaciones entre valle y montaña (Sáenz & Amador, 2016). Asimismo, el país exhibe zonas áridas en el Caribe y, por el contrario, zonas con lluvias intensas en el lado del Pacífico (Vargas, 2001, 2004).

El agente impulsor climático más dominante en Costa Rica es el anticiclón subtropical del Atlántico norte (*North Atlantic Subtropical High*, NASH) (Taylor & Alfaro, 2005; Amador, *et al.*, 2006; Amador, *et al.*, 2016a), dado que su fortalecimiento o debilitamiento modula los vientos alisios del norte que se encuentran cerca del flanco ecuatorial (Alfaro, *et al.*, 2018). Además del NASH, otros mecanismos atmosféricos con influencia en el territorio costarricense son: 1) la migración estacional de la ITCZ, que afecta principalmente el lado del Pacífico (Hidalgo, *et al.*, 2015; Quirós & Hidalgo, 2016a, b); 2) la incursión de frentes fríos originados en latitudes medias que modifican el clima seco del invierno boreal y principios de primavera (Zárate-Hernández, 2013, 2014; Chinchilla, *et al.*, 2016, 2017), y 3) la propagación hacia el oeste de perturbaciones tropicales, característica estacional del verano asociada con mucha lluvia en la región del Caribe (Amador, *et al.*, 2010).

En Costa Rica se han hecho estudios de variabilidad climática debido a las oscilaciones atmosféricas interanuales de gran escala: El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), ampliamente estudiado (Fernández & Ramírez, 1991; Alfaro & Amador, 1996; Amador, *et al.*, 2000a, b; 2003) y, en menor proporción, la oscilación ártica (*Arctic oscillation*, AO) (Zárate-Hernández, 2013). De igual forma, se han hecho estudios sobre las fluctuaciones más importantes del clima tropical: la oscilación cuasi-bienal (*Quasi-biennial oscillation*, QBO) (Amador & Alfaro, 1996; Fujiwara, *et al.*, 2010) y la oscilación de Madden-Julian (*Madden-Julian oscillation*, MJO) (Poleo-Brito, *et al.*, 2014a, b). Sin embargo, la influencia de la oscilación antártica (*Antarctic oscillation*, AAO), considerada como una de las más influyentes para las latitudes medias del hemisferio sur, nunca se ha estudiado en el territorio costarricense.

Variabilidad climática explicada por la AAO y su relación con el clima boreal

La AAO es el principal modo de variabilidad interanual de la circulación extratropical del hemisferio sur y se caracteriza por una estructura profunda, zonalmente simétrica o anular, con variaciones en la altura geopotencial de signo opuesto entre la región del casquete polar y el anillo zonal circundante, centrado cerca de los 45° de latitud. Su estructura es notablemente similar a la de la AO, principalmente en los campos medios de la altura geopotencial zonal, de los vientos zonales y de las circulaciones meridionales (Thompson & Wallace, 2000; Castillo, *et al.*, 2019), aunque difieren en el tiempo de persistencia de las anomalías de larga vida en la estratósfera y el clima superficial: 60 días para la AO y 90 días para la AAO (Thompson, *et al.*, 2005).

Las características de circulación de la AAO en los periodos de amplificación (atenuación) en las latitudes medias del hemisferio sur son más fuertes (débiles) y más baroclínicas (barotrópicas), en tanto que los chorros están menos (más) zonalmente orientados, lo que inhibe (promueve) la formación de trenes de ondas globales. Estas configuraciones están más (menos) influenciadas por la variabilidad de la temperatura superficial del mar (*sea surface temperature*, SST) tropical, y son menos (más) sensibles a la retroalimentación por la interacción entre la tierra y la atmósfera, lo que involucra la humedad del suelo o la cobertura de nieve (Coumou, *et al.*, 2018; Castillo, *et al.*, 2019).

Esta estructura está presente durante todo el año en la troposfera, pero su periodo de amplificación de la altura en dirección a la estratósfera se da en el mes de noviembre y su atenuación presenta una característica muy particular que difiere de la AO, pues tiene un periodo inactivo con un vórtice polar estratosférico fuerte con vientos del oeste en JJA, en tanto que en los meses de febrero y marzo el vórtice polar estratosférico se debilita y aparecen vientos del este (Thompson & Wallace, 2000).

Esta amplificación (atenuación) conduce a una fuerte (débil) interacción entre el flujo medio y las ondas planetarias. Además, durante estos periodos de activación (inactivación) dicha configuración anular modula la fuerza de la circulación media en la estratósfera inferior, la altura de la tropopausa sobre latitudes medias y altas, la columna total de ozono y la fuerza de los vientos alisios del sur (Thompson & Wallace, 2000; Castillo, *et al.*, 2019).

Por otra parte, dado que el acoplamiento atmosférico entre la estratósfera y la troposfera por medio del vórtice polar en las latitudes medias y altas de ambos hemisferios es notablemente similar (Baldwin & Dunkerton, 1999; Thompson, *et al.*, 2005), se observa que a inicios y mediados del verano austral asociado a la estacionalidad y al movimiento aparente del sol, se reduce el gradiente de temperatura entre la zona polar y la ecuatorial, lo que provoca que se estrechen y se debiliten los vientos del oeste en los niveles altos y el vórtice polar estratosférico esté prácticamente ausente (Coumou, *et al.*, 2018; Castillo, *et al.*, 2019). Por ello, se considera que la estratósfera no influye en el clima austral de inicios y mediados de verano (Kidston, *et al.*, 2015; Castillo, *et al.*, 2019), y es la posición anómala de la SST tropical la que determina dónde tiene lugar la convección profunda más fuerte asociada con los cambios en la circulación de Walker (Coumou, *et al.*, 2018; Castillo, *et al.*, 2019).

Existe, además, una vasta evidencia que sugiere influencias mutuas entre la AAO y ENOS (Liu, *et al.*, 2002; Carvalho, *et al.*, 2005; L'Heureux & Thompson, 2006; Fogt & Bromwich, 2006; Sen Gupta & England, 2006; Ding, *et al.*, 2012, 2015). Asimismo,

el impacto que ejerce esta oscilación en el clima del hemisferio sur a nivel regional se ha documentado ampliamente (**Hall & Visbeck, 2002; Silvestri & Vera, 2003; Gillett, et al., 2006**). No obstante, las posibles teleconexiones entre la AAO y las regiones del hemisferio norte apenas han comenzado a explorarse recientemente.

Algunos trabajos pioneros, como los de **Nan & Li (2003)** y **Wu, et al. (2009)**, han evidenciado posibles impactos de esta oscilación interanual de gran escala en las precipitaciones en China de verano e invierno, respectivamente. Asimismo, **Jian-Qi (2010)** vislumbró la posible relación que existe a escala decadal e interanual entre la AAO de la primavera boreal y el monzón de verano de América del Norte (*North American Summer Monsoon, NASM*). Esta relación se debe al mecanismo explicado por las anomalías de la AAO que pueden excitar un tren de ondas meridionales (**Sun, et al., 2010**) y, consecuentemente, resultar en anomalías de la SST sobre el Atlántico tropical, las cuales pueden persistir a lo largo de la primavera y el verano boreal influyendo en la NASH y causando lluvias anómalas en el NASM (**Jian-Qi, 2010**). Cabe destacar que esta influencia ya había sido considerada como un factor valioso en la predicción del monzón de verano de África occidental (**Sun, et al., 2010**), del monzón de verano de Asia oriental (**Xue, et al., 2003; Gao, et al., 2003; Nan & Li, 2003; Wang & Fan, 2005; Fan, 2006; Sun, et al., 2009**), de la frecuencia de polvo en el clima en China (**Fan & Wang, 2004**) y de la actividad ciclónica del norte de Asia (**Yue & Wang, 2008**).

Más recientemente, **Liu, et al. (2015)** evidenciaron la influencia a gran escala de este modo anular en el otoño boreal en la precipitación de invierno en el hemisferio norte, la cual se asocia con cambios en la superficie subpolar de los vientos del oeste que influyen en el intercambio de calor en la superficie e impulsan el flujo meridional oceánico de Ekman, redistribuyendo así el calor cerca de la superficie debido a que el patrón de dipolo positivo (negativo) de la SST del océano Austral puede persistir en el invierno boreal a través de la “memoria” de la SST y, posteriormente, afectar el movimiento vertical en la circulación meridional del hemisferio sur y fortalecer (debilitar) las ramas hacia arriba y hacia abajo que conectan con el hemisferio norte. Por lo tanto, este puente acoplado entre océano y atmósfera permite que la influencia de la AAO del otoño boreal persista en la temporada siguiente y afecte el clima del hemisferio norte. Esta modulación en el clima de invierno a través de las anomalías de la AAO del otoño boreal ya había sido señalada por **Wu, et al. (2009)** como parte de la variabilidad decadal del monzón de invierno chino, que responde a la propagación inter-hemisférica de la señal de la AAO (**Wu, et al., 2015**).

Por otro lado, en Mesoamérica **Castillo, et al. (2019)** encontraron una fuerte correlación estadística significativa durante la estación seca y un poco más débil durante la estación lluviosa entre la AAO y el transporte de humedad proveniente del Pacífico, lo que explicaría parte de la variabilidad climática interanual de la región mesoamericana.

En este contexto, y sabiendo que el estudio de **Castillo, et al. (2019)** tiene una resolución espacial muy gruesa que no permite obtener detalles de cuáles son los posibles impactos que tiene la AAO en la precipitación en Costa Rica, el presente estudio se planteó como objetivo primordial trazar la señal de correlación entre los datos que tienen una resolución espacial más fina en un dominio focalizado en el país, considerando, además, un esquema de regionalización con un periodo estacional acorde con sus características climáticas, para así caracterizar de forma minuciosa la posible influencia que tiene esta oscilación en la precipitación en territorio costarricense. Se buscó, asimismo, corroborar los resultados de esta señal de correlación con los datos de estaciones meteorológicas en superficie y de precipitación pluvial de satélite. Por último, se intentó comprender la relación existente entre los mecanismos atmosféricos regionales y los patrones espaciales de teleconexión climática asociados con la AAO, los cuales tienen gran importancia para la adopción de decisiones, en especial en las áreas relacionadas con las actividades económicas de la agricultura, el turismo, la seguridad alimentaria y la generación de energía hidroeléctrica en Costa Rica, las cuales están asociadas con el ciclo estacional de la precipitación.

Datos y metodología

Se utilizaron tres diferentes fuentes de datos. La primera, los reanálisis ERA-Interim del *European Centre for Medium-Range Weather Forecasts* (ECMWF) (Dee, et al., 2011), que tienen una resolución nativa espacial de $0,75^\circ$ de latitud por $0,75^\circ$ de longitud, aunque, para tener señales más suavizadas, se utilizó la resolución interpolada de $0,25^\circ$ durante un periodo de 38 años, entre diciembre de 1979 y noviembre de 2017 (ECMWF, 2011), en las variables de escala mensual de precipitación [m], de la divergencia del integrado vertical del flujo de humedad $\left[\frac{kg}{m^2s}\right]$ y de las componentes de viento zonal y meridional $\left[\frac{m}{s}\right]$ a 925 hPa.

La segunda fuente fueron los datos de precipitación [mm] del PERSIANN-CDR (Ashouri, et al., 2015), incluidos los registros climáticos diarios convertidos a escala mensual. Estos datos se estimaron utilizando redes neuronales artificiales a partir de información proveniente, entre otras, de las imágenes satelitales de infrarrojo y microonda, las estaciones en tierra, los radares en tierra y la información topográfica superficial; como parte del proceso de reconstrucción se utilizó la base de datos del *Global Precipitation Climatology Project* (GPCP) (Huffman, et al., 1997; Adler, et al., 2003; Huffman, et al., 2009; Adler, et al., 2018) como insumo para el ajuste del sesgo. Esta base de datos tiene una resolución espacial de $0,25^\circ$ en la banda de latitud $60^\circ N-60^\circ S$ para un periodo de 35 años, de diciembre de 1983 a noviembre de 2018.

La otra fuente de datos fue el registro de las estaciones meteorológicas en superficie del Centro de Investigaciones Geofísicas (CIGEFI) denominado NUMEROSA. Se seleccionaron 31 estaciones que contienen datos de la precipitación [mm] en el territorio costarricense durante un periodo de 38 años, de diciembre de 1979 a noviembre de 2017. Dichas estaciones cumplían con el criterio de tener menos de un 20 % de datos faltantes en sus series mensuales (Alfaro & Soley, 2009; Ureña, et al., 2016).

La escogencia del periodo de análisis respondió a la disponibilidad de datos anuales de las series de precipitación de las estaciones meteorológicas en superficie y ese mismo se empleó para hacer coincidir el periodo de los reanálisis ERA-Interim. En cuanto a los datos del PERSIANN-CDR, se tomó la decisión de utilizar el periodo más extenso disponible, con el fin de tener una serie temporal de mediciones con la extensión, consistencia y continuidad suficientes para estudiar la variabilidad climática interanual asociada con el modo anular del sur.

Para examinar el papel de la AAO en la variabilidad climática interanual de la precipitación en Costa Rica, se utilizó la técnica de composiciones. Esta es una herramienta muy conveniente para construir la estimación del estado promedio de una variable condicionada por el valor de un índice externo (ecuación 1):

$$\left\langle [f_{xy}(t)]_i \right\rangle = \frac{1}{j} \sum_{k=1}^j [f_{xy}(t)]_{ik} \quad (1),$$

donde $[]$ es el compuesto del campo $f_{xy}(t)$ condicionado por un índice i para un número de observaciones j (Castillo, et al., 2019).

Estas composiciones se hicieron considerando los años de las distintas fases (positivas, negativas y neutras) de la AAO para los campos de las anomalías de precipitación, de la divergencia del integrado vertical del flujo de humedad y de los vientos a 925 hPa de los reanálisis ERA-Interim, y para el campo de anomalías de precipitación del PERSIANN-CDR.

En cuanto al índice de la oscilación antártica (*Antarctic Oscillation Index*, AAOI), se siguió el esquema planteado por Nieto, et al. (2014) en la selección de las composiciones. Entre las diferentes metodologías comúnmente utilizadas para determinar los eventos extremos de la AAO, se pueden citar: 1) las que se formulan a partir del análisis de componentes principales (*principal component analysis*, PCA) de alguna variable meteorológica en la zona extratropical, por ejemplo, la altura geopotencial, la presión media a nivel del mar, el viento o la temperatura (Thompson & Wallace, 2000; Nan & Li, 2003); 2) las que

calculan la diferencia entre la presión media zonal normalizada entre dos latitudes usando datos de los reanálisis (**Gong & Wang, 1999**; **Li & Wang, 2003**), y 3) las que se basan en datos obtenidos de estaciones de observación (**Marshall, 2003**; **Visbeck, 2009**).

Existen algunas inconsistencias en la determinación de los episodios extremos de la AAO, las cuales se deben, principalmente, a las diferentes metodologías y conjuntos de datos aplicados en la definición de los índices. Para el AAOI se evidenció que los índices calculados con datos de los reanálisis son más efectivos cuando se intenta comprender la relación con su impacto (**Ho, et al., 2012**). Sin embargo, antes de la incorporación de los datos satelitales, es decir, los anteriores a 1979, es probable que los índices basados en los reanálisis no sean confiables y es mejor elegir aquellos provenientes de estaciones de observación. Tomando esto en consideración, como lo hicieron **Nieto, et al. (2014)** y **Castillo, et al. (2019)**, se valoraron dos índices para la AAO en función de diferentes metodologías que usan datos de la presión normalizada a nivel del mar: uno basado en estaciones de observación y otro basado en los reanálisis.

En cuanto al AAOI basado en los datos de las estaciones de observación, se usó el que empleó 12 estaciones para calcular las medias zonales de la presión a nivel del mar en 40°S y 65°S (**Marshall, 2003**) (<http://www.nerc-bas.ac.uk/icd/gjma/sam.html>). Para el AAOI basado en los reanálisis (*National Centers for Environmental Prediction/National Center for Atmospheric Research, NCEP/NCAR*) (**Kalnay, et al., 1996**), se utilizó el índice definido como la diferencia mensual normalizada de la presión media zonal a nivel del mar entre 40°S y 70°S (**Nan & Li, 2003**) (<http://ljp.gcess.cn/dct/page/65609>).

Para el análisis se promedió el AAOI en las estaciones boreales de invierno (DEF), primavera (MAM), verano (JJA) y otoño (SON) (**Tablas 1 y 2**). Luego, empleando el mismo criterio que **Nieto, et al. (2014)** y **Castillo, et al. (2019)**, se determinaron los seis episodios de mayor intensidad de las fases positiva y negativa por estación. Este número de eventos respondió a la cantidad de episodios que excedían los valores umbrales del índice en los percentiles 16 y 84 en el periodo de análisis de 1979 a 2017, y los percentiles 17 y 83 en el periodo de 1983 a 2018. De esta forma se representó el porcentaje de eventos extremos de las series temporales analizadas que se presenta en la **tabla 3**, en tanto que para la fase neutral se seleccionaron los seis años con los índices más cercanos a cero.

El proceso de selección de las series de tiempo de la señal espacial de los eventos extremos asociados a la AAO para analizar el papel de los patrones de teleconexión climática en la variabilidad de las anomalías de los campos atmosféricos, se hizo estableciendo la diferencia de composiciones de fase positiva y negativa con respecto a la composición de fase neutral de la AAO. Para dotar los resultados obtenidos de significado estadístico, se aplicó una prueba de *bootstrapping* (**Efron, 2003**), permutando la serie de tiempo 1.000 veces, con un nivel de confianza estadístico mayor al 90 %.

Para medir el grado de relación entre la precipitación y el AAOI, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson (**Wilks, 2011**) con un nivel de confianza estadístico mayor o igual al 95 %. Para indagar si los coeficientes de correlación obtenidos se asociaban con un elemento detonador común (ENOS), se aplicó el coeficiente de correlación parcial de Pearson (**Wilks, 2011**) entre la precipitación y el AAOI y el respectivo índice de ENOS. Este tratamiento respondió a la necesidad de evitar correlaciones espurias entre la precipitación y el AAOI cuya concomitancia se debe, en realidad, a que su variabilidad coincide por el efecto de ENOS. Por esta razón se recurrió a este tipo de análisis para descartar la influencia de la señal de ENOS en los cálculos y, por lo tanto, resaltar el papel de la AAO. De igual forma, para dotar de confianza estadística a los coeficientes, se tomó el mismo nivel de significación mayor o igual al 95 %.

Para el caso de ENOS, se utilizó el índice oceánico mensual de El Niño (*Oceanic Niño Index, ONI*) en la región de El Niño 3.4 (5°N-5°S, 120°-170°W), tomado del *National Oceanic and Atmospheric Administration/Climate Prediction Center* (NOAA/CPC) (**Smith, et al., 2008**), el cual se calcula con un filtro de media móvil trimestral de las anomalías de la SST utilizando la base de datos ERSSTv5 (**Huang, et al., 2017**).

Tabla 1. Índices estacionales considerados para las composiciones de las fases de la oscilación antártica utilizadas con los datos del ERA-Interim para el periodo de 1979-2017. En rojo para los valores más altos de los índices [AAO(+)], en azul para los valores más bajos [AAO(-)] y en ocre para los valores neutros.

AAOI											
DEF			MAM			JJA			SON		
Observación		Reanálisis	Observación		Reanálisis	Observación		Reanálisis	Observación		Reanálisis
1980	-1,21	-1,08	1980	-1,62	-1,89	1980	-0,06	-0,96	1980	-1,40	-1,64
1981	0,83	0,70	1981	-1,7	-1,09	1981	-1,01	-1,01	1981	0,15	-0,44
1982	0,71	1,59	1982	2,16	2,35	1982	1,14	0,97	1982	-0,97	0,15
1983	-1,25	-1,56	1983	-0,66	0,94	1983	0,70	1,92	1983	1,71	1,46
1984	-0,73	-0,21	1984	-0,31	0,82	1984	-0,49	1,34	1984	0,41	0,32
1985	-1,87	-1,04	1985	0,42	0,8	1985	0,47	1,49	1985	1,31	1,95
1986	-0,87	0,33	1986	-1,34	-1,05	1986	0,24	0,12	1986	0,95	0,47
1987	-1,23	0,35	1987	-0,54	0,14	1987	0,57	0,50	1987	0,61	0,60
1988	0,18	0,84	1988	-0,64	0,7	1988	-1,47	0,68	1988	-2,32	-1,00
1989	1,00	1,82	1989	1,31	2,76	1989	0,86	2,22	1989	0,10	0,90
1990	0,56	1,12	1990	-1,96	-0,67	1990	-0,66	0,25	1990	0,77	1,40
1991	-0,13	0,69	1991	0,24	0,55	1991	-0,36	0,24	1991	-0,69	-0,94
1992	-0,98	-1,15	1992	-0,92	-1,27	1992	-1,44	-0,88	1992	1,08	-0,11
1993	-0,27	-0,75	1993	1,27	0,85	1993	1,97	2,90	1993	1,28	1,35
1994	1,54	2,15	1994	-0,22	0,55	1994	-0,32	0,72	1994	-1,37	-0,89
1995	1,70	2,15	1995	0,75	1,91	1995	-1,85	-1,21	1995	0,86	1,45
1996	0,25	1,81	1996	0,98	1,86	1996	-1,21	-0,63	1996	-1,02	-0,81
1997	1,03	1,25	1997	1	1,47	1997	1,09	1,78	1997	-1,42	-0,73
1998	0,78	1,61	1998	1,32	2,24	1998	2,03	4,27	1998	1,11	1,74
1999	1,80	2,57	1999	1,19	2,67	1999	0,12	0,32	1999	1,78	2,58
2000	3,01	3,28	2000	1,2	2,52	2000	-0,34	0,54	2000	-1,10	-1,27
2001	-1,11	-0,63	2001	0,39	1,69	2001	0,01	1,73	2001	1,79	3,04
2002	2,06	2,33	2002	-1,5	-1,07	2002	0,01	-0,03	2002	-2,64	-2,26
2003	-0,07	1,06	2003	1,06	1,47	2003	0,34	1,53	2003	-0,34	-0,23
2004	-0,49	0,28	2004	0,6	1,76	2004	1,40	2,37	2004	0,00	0,60
2005	0,55	0,77	2005	0,96	1,54	2005	-0,14	0,66	2005	0,31	0,17
2006	-1,35	-0,80	2006	1,08	2,1	2006	0,34	0,89	2006	0,56	1,55
2007	1,24	1,25	2007	-0,71	0,54	2007	-1,20	-0,21	2007	-0,90	0,11
2008	2,15	2,81	2008	-0,28	0,76	2008	1,28	2,52	2008	1,23	2,78
2009	1,32	1,98	2009	-0,02	1,07	2009	-0,68	-0,22	2009	-0,17	0,60
2010	-0,48	0,75	2010	0,54	2,42	2010	2,58	4,97	2010	2,25	3,29
2011	0,53	1,82	2011	0,73	2,09	2011	-0,51	0,47	2011	-0,87	-0,13
2012	1,66	2,55	2012	1,04	2,07	2012	1,99	3,01	2012	0,03	0,21
2013	0,88	0,87	2013	1,04	2,12	2013	-0,62	0,70	2013	-1,01	0,37
2014	0,33	0,94	2014	0,3	1,7	2014	0,81	1,29	2014	0,02	0,50
2015	2,91	2,71	2015	1,11	2,16	2015	2,09	3,70	2015	0,90	1,69
2016	1,73	2,14	2016	1,5	2,2	2016	1,06	2,41	2016	-0,52	0,62
2017	-1,24	-0,29	2017	0,64	2,73	2017	0,82	2,75	2017	0,99	1,64

Este índice mensual filtrado es la principal medida oceánica para el monitoreo, evaluación y predicción de ENOS, lo cual hace muy conveniente su utilización en análisis de escala mensual, como ya se ha hecho en estudios anteriores de **Castillo, et al.** (2014) y **Castillo, et al.** (2019).

Tabla 2. Índices estacionales considerados para las composiciones de las fases de la oscilación antártica utilizadas con los datos del PERSIANN-CDR para el periodo de 1983-2018. En rojo para los valores más altos de los índices [AAO(+)], en azul para los valores más bajos [AAO(-)] y en ocre para los valores neutros.

AAOI											
DEF			MAM			JJA			SON		
Observación		Reanálisis	Observación		Reanálisis	Observación		Reanálisis	Observación		Reanálisis
1984	-0,73	-0,21	1984	-0,31	0,82	1984	-0,49	1,34	1984	0,41	0,32
1985	-1,87	-1,04	1985	0,42	0,8	1985	0,47	1,49	1985	1,31	1,95
1986	-0,87	0,33	1986	-1,34	-1,05	1986	0,24	0,12	1986	0,95	0,47
1987	-1,23	0,35	1987	-0,54	0,14	1987	0,57	0,50	1987	0,61	0,60
1988	0,18	0,84	1988	-0,64	0,7	1988	-1,47	0,68	1988	-2,32	-1,00
1989	1,00	1,82	1989	1,31	2,76	1989	0,86	2,22	1989	0,10	0,90
1990	0,56	1,12	1990	-1,96	-0,67	1990	-0,66	0,25	1990	0,77	1,40
1991	-0,13	0,69	1991	0,24	0,55	1991	-0,36	0,24	1991	-0,69	-0,94
1992	-0,98	-1,15	1992	-0,92	-1,27	1992	-1,44	-0,88	1992	1,08	-0,11
1993	-0,27	-0,75	1993	1,27	0,85	1993	1,97	2,90	1993	1,28	1,35
1994	1,54	2,15	1994	-0,22	0,55	1994	-0,32	0,72	1994	-1,37	-0,89
1995	1,70	2,15	1995	0,75	1,91	1995	-1,85	-1,21	1995	0,86	1,45
1996	0,25	1,81	1996	0,98	1,86	1996	-1,21	-0,63	1996	-1,02	-0,81
1997	1,03	1,25	1997	1	1,47	1997	1,09	1,78	1997	-1,42	-0,73
1998	0,78	1,61	1998	1,32	2,24	1998	2,03	4,27	1998	1,11	1,74
1999	1,80	2,57	1999	1,19	2,67	1999	0,12	0,32	1999	1,78	2,58
2000	3,01	3,28	2000	1,2	2,52	2000	-0,34	0,54	2000	-1,10	-1,27
2001	-1,11	-0,63	2001	0,39	1,69	2001	0,01	1,73	2001	1,79	3,04
2002	2,06	2,33	2002	-1,5	-1,07	2002	0,01	-0,03	2002	-2,64	-2,26
2003	-0,07	1,06	2003	1,06	1,47	2003	0,34	1,53	2003	-0,34	-0,23
2004	-0,49	0,28	2004	0,6	1,76	2004	1,40	2,37	2004	0,00	0,60
2005	0,55	0,77	2005	0,96	1,54	2005	-0,14	0,66	2005	0,31	0,17
2006	-1,35	-0,80	2006	1,08	2,1	2006	0,34	0,89	2006	0,56	1,55
2007	1,24	1,25	2007	-0,71	0,54	2007	-1,20	-0,21	2007	-0,90	0,11
2008	2,15	2,81	2008	-0,28	0,76	2008	1,28	2,52	2008	1,23	2,78
2009	1,32	1,98	2009	-0,02	1,07	2009	-0,68	-0,22	2009	-0,17	0,60
2010	-0,48	0,75	2010	0,54	2,42	2010	2,58	4,97	2010	2,25	3,29
2011	0,53	1,82	2011	0,73	2,09	2011	-0,51	0,47	2011	-0,87	-0,13
2012	1,66	2,55	2012	1,04	2,07	2012	1,99	3,01	2012	0,03	0,21
2013	0,88	0,87	2013	1,04	2,12	2013	-0,62	0,70	2013	-1,01	0,37
2014	0,33	0,94	2014	0,3	1,7	2014	0,81	1,29	2014	0,02	0,50
2015	2,91	2,71	2015	1,11	2,16	2015	2,09	3,70	2015	0,90	1,69
2016	1,73	2,14	2016	1,5	2,2	2016	1,06	2,41	2016	-0,52	0,62
2017	-1,24	-0,29	2017	0,64	2,73	2017	0,82	2,75	2017	0,99	1,64
2018	1,73	1,3	2018	-0,56	1,07	2018	-0,6	1,17	2018	2,48	2,13

El cálculo de los coeficientes de correlación se hizo a partir de las series estacionales de precipitación de las 31 estaciones meteorológicas en superficie y las cinco diferentes regiones de análisis (Figura 1) para las series estacionales de precipitación de los datos del ERA-Interim y del PERSIANN-CDR. La primera región abarca la totalidad del territorio costarricense (Costa Rica continental). La segunda comprende el territorio desde la costa Pacífica hasta el eje montañoso central (vertiente Pacífica). La tercera cubre el territorio

Tabla 3. Valores umbrales de los índices de la oscilación antártica para la selección de los episodios extremos para los periodos 1979-2017 y 1983-2018.

AAOI (1979-2017)								
	DEF		MAM		JJA		SON	
Percentil	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis
16	-1,15	-0,68	-0,80	-0,20	-0,82	-0,21	-1,05	-0,84
84	1,71	2,23	1,19	2,29	1,33	2,62	1,25	1,71

AAOI (1983-2018)								
	DEF		MAM		JJA		SON	
Percentil	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis
17	-0,93	-0,25	-0,60	0,54	-0,67	0,04	-1,02	-0,77
83	1,73	2,25	1,15	2,22	1,35	2,65	1,26	1,86

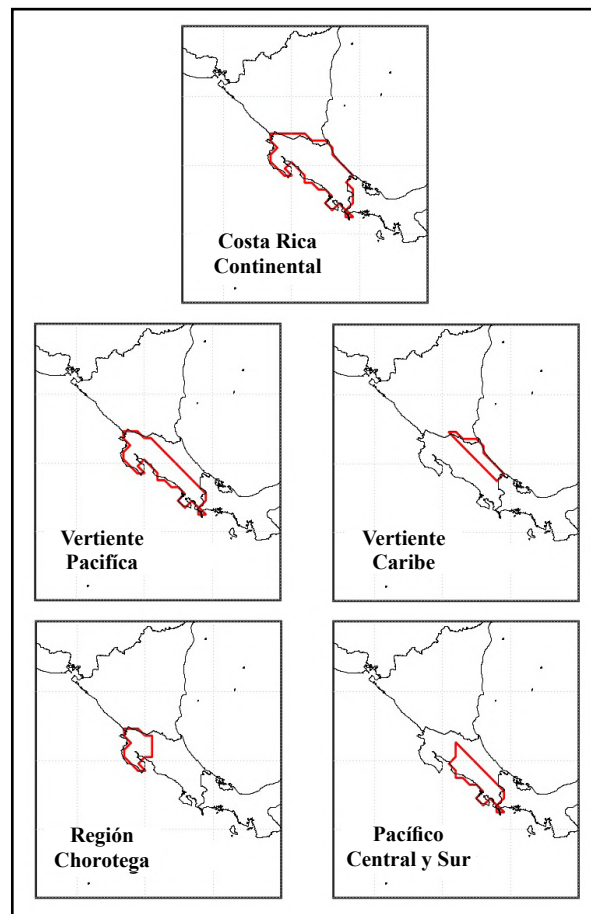


Figura 1. Esquema de las regiones de análisis para el cálculo de los coeficientes de correlación entre el AAOI y la precipitación según los datos del ERA-Interim y el PERSIANN-CDR en los periodos 1979-2017 y 1983-2018, respectivamente

desde la costa del Caribe hasta llegar al sistema montañoso central (vertiente Caribe). La cuarta considera solo la región del Pacífico norte (región Chorotega, la más árida de Costa Rica) (Hidalgo, *et al.*, 2019), y la quinta incluyó el resto de la región del Pacífico (Pacífico central y sur).

Por último, para analizar las correlaciones entre las series estacionales de precipitación y el AAOI, se tomó el valor umbral de $\pm 0,32$ para el periodo de 1979 a 2017, y el de $\pm 0,33$ para el periodo de 1983 a 2018, ambos con un nivel de confianza estadístico mayor o igual al 95 % calculado a partir de una distribución *t-student* para una prueba de dos colas (Wilks, 2011). Además, se verificó si las series temporales climáticas presentaban memoria a largo plazo corroborando los grados de libertad efectivos del coeficiente de correlación de Pearson bajo autocorrelación (Afyouni, *et al.*, 2019).

Resultados y discusión

Ciclo anual de precipitación

En la **figura 2** se observa la distribución climatológica mensual de precipitación en Costa Rica. Para obtener esta distribución se utilizaron los datos de seis de las 31 estaciones meteorológicas en superficie elegidas: tres de la vertiente Pacífica y tres de la vertiente Caribe. En las tres estaciones situadas en la vertiente Pacífica (Liberia, San José y Río Negro) prevaleció una marcada distribución bimodal de precipitación (Magaña, *et al.*, 1999).

Al comparar el comportamiento bimodal de la distribución de precipitación de la vertiente Pacífica con la mostrada en la estación situada en la zona costera (Limón) de la vertiente Caribe, se pudo observar que, en promedio, las jornadas de lluvia eran opuestas (Vargas, 2001, 2004), pues cuando se presentaban los máximos (mínimos) absolutos o relativos de precipitación en la vertiente Pacífica se encontraban los mínimos (máximos) absolutos o relativos de lluvia en la costa de la vertiente Caribe.

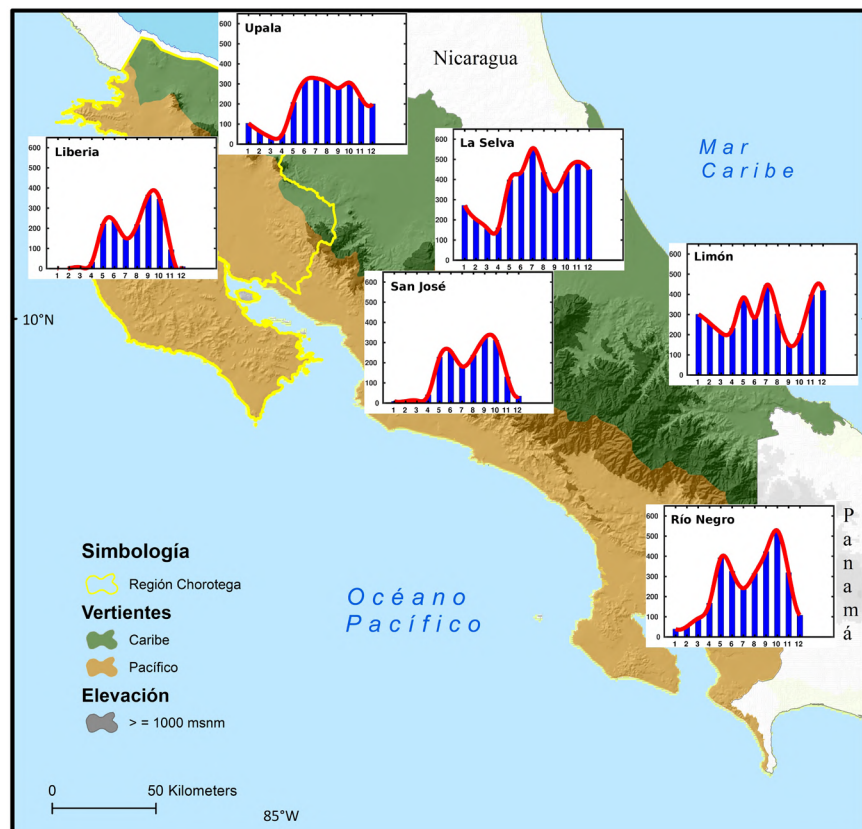


Figura 2. Distribución climatológica mensual de precipitación en Costa Rica para el periodo 1979-2017 usando estaciones meteorológicas en superficie. Modelo de elevación digital tomado de Ortiz-Malavasi (2015)

Este comportamiento responde a la interacción de los vientos alisios del norte, modulados por el fortalecimiento o debilitamiento del CLLJ, con el sistema montañoso costarricense. La intensificación del CLLJ promueve el transporte de humedad desde el mar Caribe hacia la región continental (**Durán-Quesada, et al., 2010, 2017**) y produce ascenso orográfico a barlovento en la vertiente Caribe y movimiento descendente de aire cálido y seco que disminuye la convección a sotavento en la vertiente Pacífica. Entre tanto, el debilitamiento del CLLJ reduce el transporte de humedad que produce convección en la vertiente Caribe y permite que haya movimiento ascendente sobre el lado de la vertiente Pacífica aumentando, así, la convección profunda (**Sáenz & Durán-Quesada, 2015**).

Una característica importante de la distribución de la precipitación en la vertiente Caribe es que no posee una época seca bien definida, dado que presenta lluvias intermitentes durante todo el año (**Amador, et al., 2016a, b**). Además, sus mínimos de lluvia varían del Caribe costero en los meses de septiembre y octubre en la estación de Limón a las regiones del Caribe noroccidental más cercanas al sistema montañoso en los meses de marzo y abril en las estaciones de La Selva y Upala.

Esta característica se debe a la geomorfología que tiene el eje montañoso central, ya que aumenta su elevación y elevación de noroeste a sureste, lo que hace que en las regiones noroccidentales no se experimente una marcada convección por ascenso orográfico a barlovento, sino una aceleración de los vientos de bajo nivel por la existencia de pasos entre las montañas (conocido como efecto Bernoulli) (**Barry, 1992**), la cual produce a la salida de la costa de la región Chorotega, específicamente en bahía Culebra, un chorro de bajo nivel muy localizado conocido como el chorro de Papagayo (*Papagayo Jet*) (**Romero-Centeno, et al., 2007, Mora, 2017**). Sin embargo, por las características tan irregulares del relieve en Costa Rica, a escala local se pueden encontrar particularidades como la existencia de zonas secas y áridas en la vertiente Caribe o, en contraste, zonas lluviosas en el lado de la vertiente Pacífica (**Vargas, 2001, 2004**).

El comportamiento climatológico estacional de los campos de precipitación y de los vientos a 925 hPa según los datos del ERA-Interim se presentan en la **figura 3**. Se evidencian claramente las variaciones del CLLJ en el mar intra-americano (*Intra-Americas Sea, IAS*), el chorro de bajo nivel del Chocó (*Chocó low level jet, CJ*) (**Poveda & Mesa, 1999, 2000**), los vientos alisios del sur y el posicionamiento de la ITCZ en el océano Pacífico tropical oriental (que coinciden con los presentados en **Durán-Quesada, et al., 2017**). El periodo de máxima intensificación del CLLJ se dio en DEF, en tanto que el del CJ, en SON. Durante DEF y MAM la ITCZ se posicionó por encima de los 5°N, en tanto que en JJA y SON se ubicó por encima de los 8°N. Además, los vientos alisios del sur se observaron curvados hacia el este después de cruzar el ecuador, configuración que promueve el transporte de humedad desde el Pacífico hacia regiones continentales del sur del istmo centroamericano cercanas al flanco ecuatorial. Asimismo, se muestran las variaciones de los vientos en América del Sur, que concuerdan con las anotadas por **Marsh, et al. (2018)**. Los vientos alisios del sur en DEF tuvieron un componente meridional más marcado, bordeando la costa del Pacífico e impactando directamente el golfo de Arica, en tanto que en JJA este componente meridional se debilitó, lo que hace que los vientos sean prácticamente de dirección sureste.

Análisis de correlaciones con estaciones meteorológicas en superficie

Los mapas con los resultados de los coeficientes de correlación y de correlación parcial de Pearson significativos entre las series estacionales de precipitación de estaciones meteorológicas en superficie y el AAOI, se muestran en las **figuras 4 y 5**, respectivamente. Los mapas de la columna izquierda de cada figura muestran los resultados de los coeficientes de correlación significativos que se obtuvieron entre la precipitación y el AAOI en periodos de análisis estacionales en fase, en tanto que en la columna derecha se muestran los resultados de los coeficientes de correlación significativos en periodos de análisis estacionales desfasados y la precipitación, adelantando un periodo estacional con respecto al AAOI.

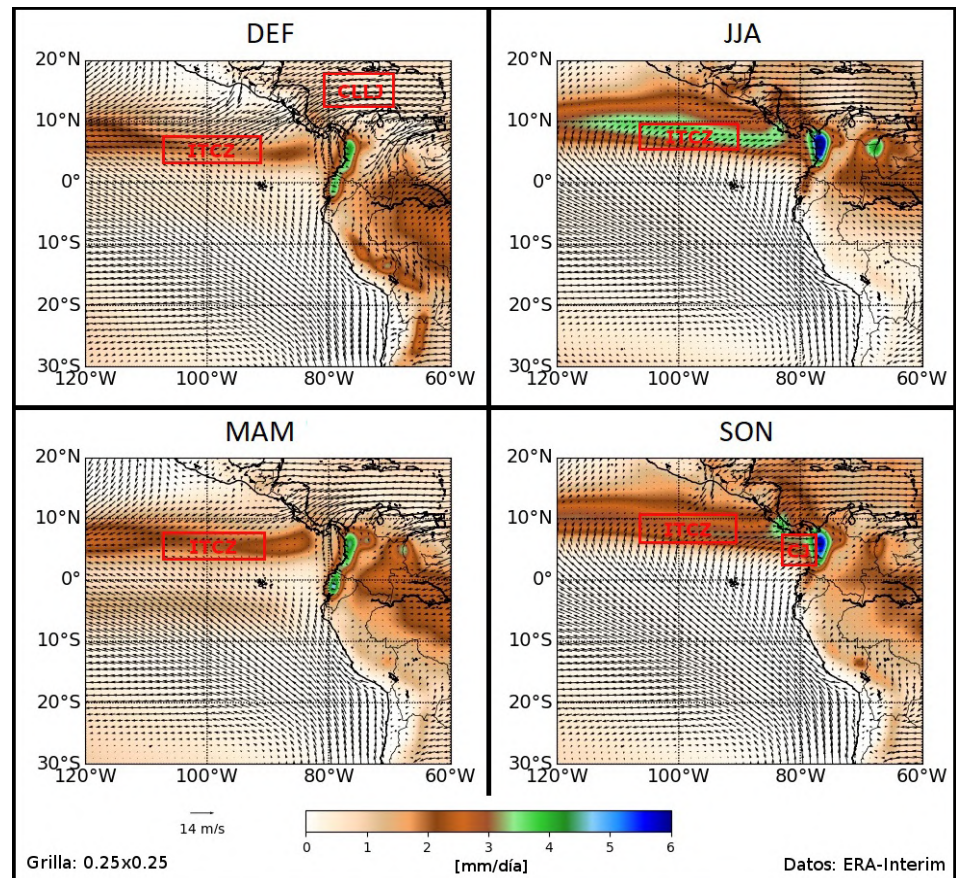


Figura 3. Climatología estacional de los campos de precipitación y de los vientos a 925 hPa con datos del ERA-Interim para el periodo 1979-2017

En el análisis estacional en fase se pudo observar que hubo correlaciones positivas en DEF en estaciones meteorológicas de la vertiente Caribe, al igual que en SON en el Pacífico central y el Pacífico sur, aunque estas correlaciones dejaron de ser significativas al asociarlas con un posible forzamiento de ENOS como modo dominante de la variabilidad climática regional. En JJA se dieron correlaciones negativas en estaciones meteorológicas de las regiones Chorotega y Pacífico central, y una correlación positiva con el AAOI de observación en la estación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), ubicada sobre el eje montañoso central. Al estudiar la posible influencia de ENOS, se encontró que las correlaciones negativas seguían siendo significativas, en tanto que la correlación positiva dejaba de serlo, pero era sustituida por una nueva correlación de igual signo pero ahora con el AAOI de los reanálisis.

En el análisis estacional en desfase, se encontraron correlaciones positivas en DEF con el AAOI de observación y de los reanálisis de SON, principalmente en estaciones meteorológicas del Pacífico central y el Pacífico sur. Un comportamiento similar se obtuvo en SON con el AAOI de los reanálisis de JJA. Sin embargo, las correlaciones de DEF con el AAOI de observación y de los reanálisis de SON, localizadas cerca del eje montañoso central, dejaron de ser significativas al asociarlas con el forzamiento de ENOS, en tanto que las correlaciones de SON con el AAOI de los reanálisis de JJA siguieron siendo significativas a pesar de dicho forzamiento. En JJA solo la estación San Jorge, localizada en Los Chiles, en la parte noroccidental de la vertiente Caribe, mostró una correlación negativa con el AAOI de observación y de los reanálisis de MAM, la cual predominó a pesar de la influencia posible de ENOS. Además, se observó que con el AAOI de los

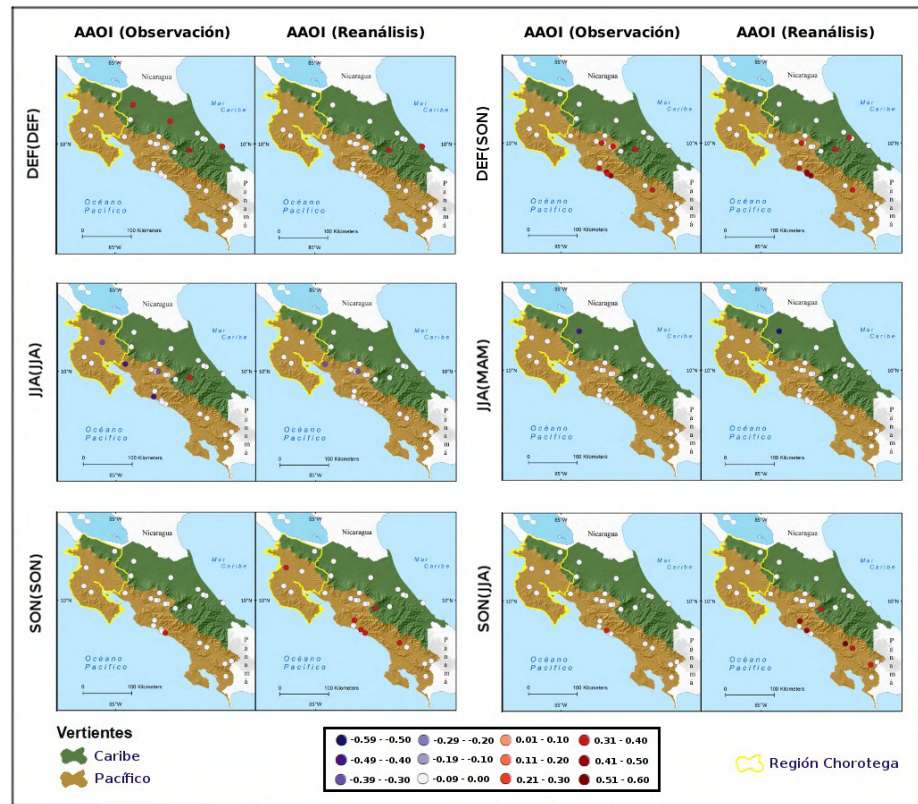


Figura 4. Mapas con los coeficientes de correlación de Pearson entre las series estacionales de precipitación (periodo estacional sin paréntesis) de estaciones meteorológicas en superficie y los índices estacionales de la oscilación antártica (periodo estacional en paréntesis) durante el periodo 1979-2017 con un nivel de confianza estadístico mayor o igual al 95 %. Modelo de elevación digital tomado de **Ortiz-Malavasi (2015)**

reanálisis aparecieron nuevas estaciones con correlaciones negativas (Upala y Liberia), localizadas en los alrededores del eje montañoso noroccidental, las cuales estaban siendo atenuadas por la señal de ENOS.

Análisis de correlaciones con los reanálisis de ERA-Interim

Los resultados de los coeficientes de correlación y correlación parcial de Pearson significativos entre las series estacionales de precipitación de los datos del ERA-Interim y el AAOI se presentan en la **tabla 4**. Se puede observar que hubo correlaciones positivas en fase durante DEF y SON, pero únicamente con el AAOI de los reanálisis. Esta señal se encontró en todo el territorio costarricense y aumentó en magnitud hacia la vertiente Pacífica, principalmente, en el Pacífico central y el Pacífico sur. Sin embargo, en DEF estas correlaciones dejaron de ser significativas debido al forzamiento de ENOS, en tanto que en SON las correlaciones siguieron siendo significativas y con la misma tendencia a aumentar hacia la región del Pacífico central y del sur, aunque disminuyeron en magnitud debido a este forzamiento. Por otra parte, también se encontraron correlaciones positivas en desfase en DEF y SON con el AAOI de SON y JJA, respectivamente. Para el caso de DEF en desfase con el AAOI de SON, las correlaciones positivas encontradas se establecieron para todo el territorio costarricense (ver Costa Rica continental), con una señal mayormente localizada en el Pacífico central y el Pacífico sur y en la vertiente Caribe, pues mostró correlación con ambos índices en estas regiones. Además, estas correlaciones disminuyeron en magnitud y el coeficiente de correlación desapareció para la región Chorotega debido a la posible influencia de ENOS. En contraste, para el caso de SON en desfase con el AAOI

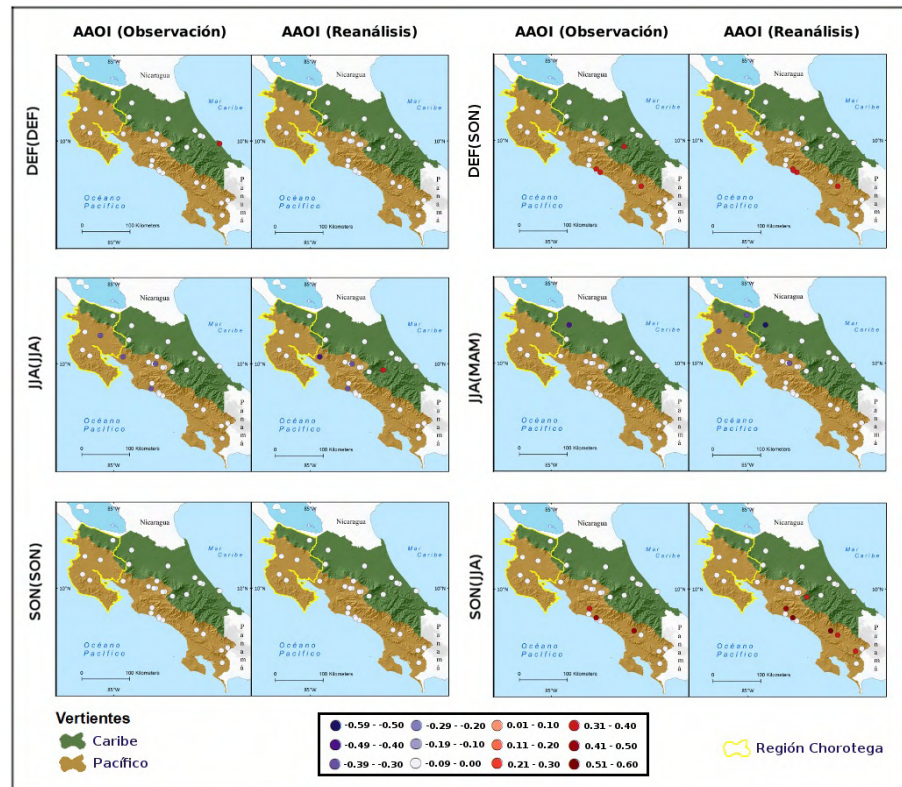


Figura 5. Mapas con los coeficientes de correlación parcial de Pearson entre las series estacionales de precipitación (periodo estacional sin paréntesis) de estaciones meteorológicas en superficie y los índices estacionales de la oscilación antártica (periodo estacional en paréntesis) y el *Oceanic Niño Index* (ONI) (periodo estacional sin paréntesis) durante el periodo 1979-2017 con un nivel de confianza estadístico mayor o igual al 95%. Modelo de elevación digital tomado de Ortiz-Malavasi (2015)

de JJA, se encontraron correlaciones positivas en todo el territorio costarricense (ver Costa Rica continental). No obstante, un aspecto a resaltar es que esta señal se localizó en la vertiente Pacífica, específicamente en el Pacífico central y el Pacífico sur, ya que mostró correlación con ambos índices en estas regiones. Además, se evidenció que con el AAOI de observación se intensificaron las correlaciones y apareció un nuevo coeficiente en todo el territorio costarricense (ver Costa Rica continental), el cual estaba siendo atenuado por la señal de ENOS, en tanto que las correlaciones con el AAOI de los reanálisis siguieron siendo significativas a pesar de la influencia de ENOS.

Análisis de correlaciones con sensores remotos utilizando el PERSIANN-CDR

Los resultados de las correlaciones significativas de las series estacionales de precipitación de los datos del PERSIANN-CDR y el AAOI se muestran en la **tabla 5**. Se puede observar que solo se obtuvieron correlaciones negativas en desfase en JJA con el AAOI de los reanálisis de MAM. Esta señal se percibió en todo el territorio costarricense (ver Costa Rica continental), aunque más localizada en la vertiente Caribe, pues se evidenció la correlación con ambos índices en esta región, en tanto que en la vertiente Pacífica, específicamente de sur a norte, se atenuó. Por último, las correlaciones con el AAOI de los reanálisis se intensificaron y aparecieron nuevos coeficientes para la vertiente Pacífica y la región Chorotega al eliminar el posible forzamiento de ENOS, lo que provocó una inversión en el patrón de disminución de la magnitud de los coeficientes en la vertiente Pacífica (ahora cambia de norte a sur), en tanto que la correlación con el AAOI de observación de la vertiente Caribe siguió siendo significativa a pesar de este forzamiento.

Tabla 4. Coeficientes de correlación y correlación parcial de Pearson entre las series estacionales de precipitación (periodo estacional sin paréntesis) con datos del ERA-Interim y los índices estacionales de la oscilación antártica (periodo estacional en paréntesis) durante el periodo 1979-2017 con un nivel de confianza estadístico mayor o igual al 95%. En el caso de la correlación parcial de Pearson se utilizó el índice ONI (periodo estacional sin paréntesis).

	Correlación		Correlación Parcial	
	AAOI			
	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis
	DEF (SON)		DEF (SON)	
Costa Rica Continental	0,47	0,59	0,43	0,56
Vertiente Pacífica	0,46	0,60	0,42	0,57
Región Chorotega	-	0,38	-	-
Pacífico Central y Sur	0,49	0,60	0,45	0,57
Vertiente Caribe	0,41	0,50	0,36	0,45
	DEF (DEF)		DEF (DEF)	
Costa Rica Continental	-	0,34	-	-
Vertiente Pacífica	-	0,35	-	-
Pacífico Central y Sur	-	0,37	-	-
	SON (JJA)		SON (JJA)	
Costa Rica Continental	-	0,40	0,35	0,40
Vertiente Pacífica	0,33	0,42	0,37	0,42
Pacífico Central y Sur	0,36	0,44	0,39	0,44
	SON (SON)		SON (SON)	
Costa Rica Continental	-	0,35	-	0,32
Vertiente Pacífica	-	0,36	-	0,33
Pacífico Central y Sur	-	0,37	-	0,35

Tabla 5. Coeficientes de correlación y correlación parcial de Pearson entre las series estacionales de precipitación (periodo estacional sin paréntesis) con datos del PERSIANN-CDR y los índices estacionales de la oscilación antártica (periodo estacional en paréntesis) durante el periodo 1983-2018 con un nivel de confianza estadístico mayor o igual al 95 %. En el caso de la correlación parcial de Pearson se utilizó el índice ONI (periodo estacional sin paréntesis).

	Correlación		Correlación Parcial	
	AAOI			
	Observación	Reanálisis	Observación	Reanálisis
	JJA (MAM)		JJA (MAM)	
Costa Rica Continental	-	-0,40	-	-0,49
Vertiente Pacífica	-	-	-	-0,41
Región Chorotega	-	-	-	-0,41
Pacífico Central y Sur	-	-0,33	-	-0,37
Vertiente Caribe	-0,40	-0,58	-0,40	-0,59

Análisis de los patrones espaciales de teleconexión climática asociados con la AAO

El análisis espacial de los patrones de teleconexión climática en la variabilidad interanual de los campos de anomalías de precipitación, el integrado vertical del flujo de humedad y los vientos se hace con base en las diferencias de las composiciones de fase positiva y

negativa con respecto a la composición de fase neutral para la AAO en los periodos de análisis estacionales en fase y en desfase con el AAOI. Estos campos se presentan para la precipitación y los vientos a 925 hPa en la **figura 6**, y para el integrado vertical del flujo de humedad en la **figura 7**, en ambas utilizando datos del ERA-Interim; en la **figura 8** se presentan con datos del PERSIANN-CDR para la precipitación.

Dado que en DEF el forzamiento de la AAO está prácticamente ausente (**Thompson & Wallace, 2000**), y en este periodo ENOS está en su fase madura (**Castillo, et al., 2014**), es la SST tropical la que determina dónde tiene lugar la convección profunda (**Maldonado,**

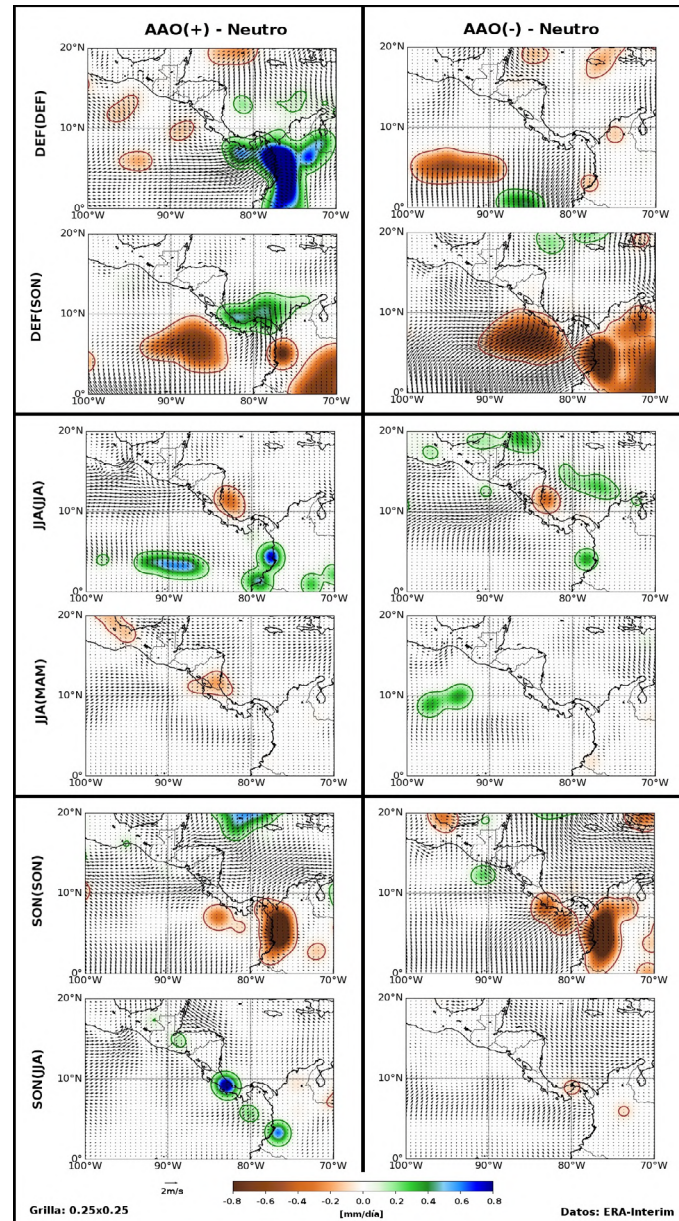


Figura 6. Diferencias de los campos de las anomalías de precipitación y de los vientos a 925 hPa (periodo estacional sin paréntesis) de las composiciones de fase positiva y negativa con respecto a la composición de fase neutral para la oscilación antártica (periodo estacional en paréntesis) con datos del ERA-Interim para el periodo 1979-2017. Solo se graficaron los valores que estuvieron dentro del nivel de confianza estadístico mayor al 90 % con una prueba de *bootstrapping* que permutó la serie de tiempo 1.000 veces

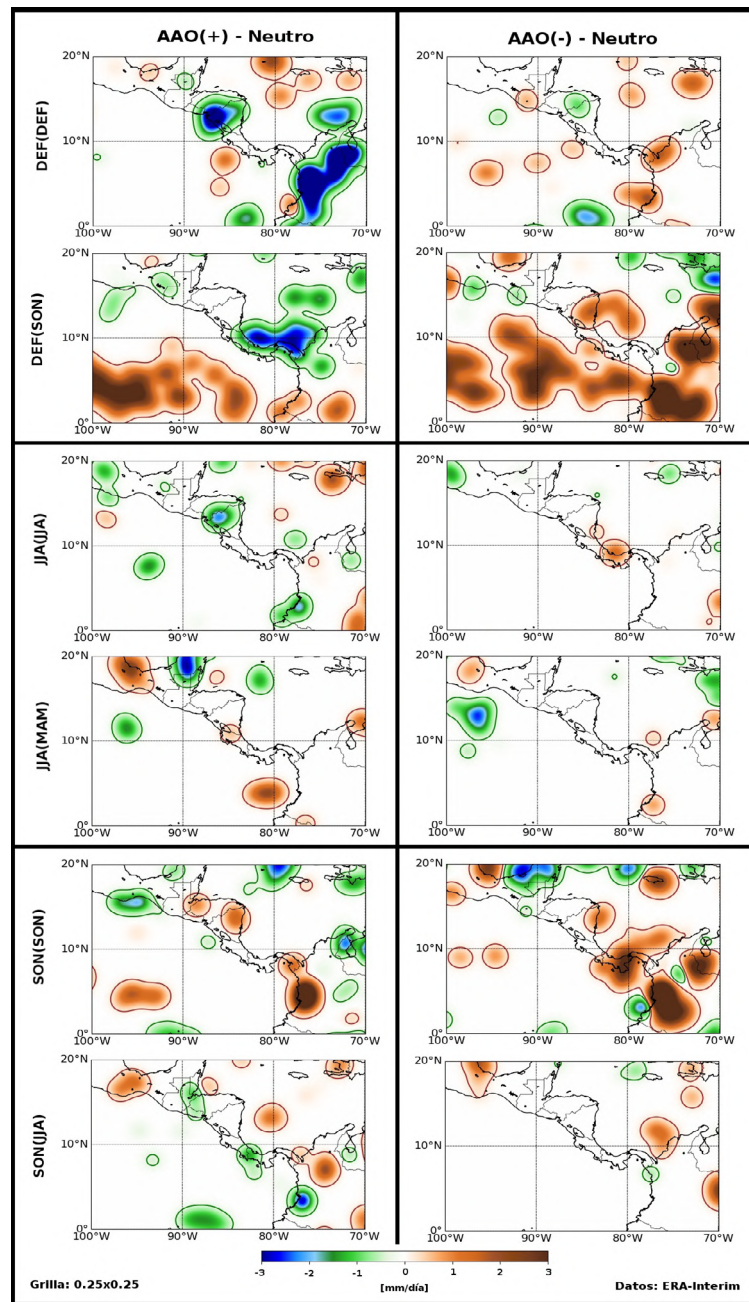


Figura 7. Diferencias de los campos de las anomalías de la divergencia del integrado vertical del flujo de humedad (periodo estacional sin paréntesis) de las composiciones de fase positiva y negativa con respecto a la composición de fase neutral para la oscilación antártica (periodo estacional en paréntesis) con datos del ERA-Interim para el periodo 1979-2017. Solo se graficaron los valores que estuvieron dentro del nivel de confianza estadístico mayor al 90 % con una prueba de *bootstrapping* que permutó la serie de tiempo 1.000 veces

et al., 2016, 2017). Es por esta razón que la mayoría de los coeficientes de correlación parcial obtenidos en las estaciones meteorológicas en superficie y con los datos del ERA-Interim dejaron de ser significativos para este periodo. En el análisis estacional en fase de DEF las correlaciones positivas encontradas se relacionaron con la dinámica de los vientos en niveles bajos debida al CLLJ y al CJ bajo el influjo de ENOS, con una reducción de

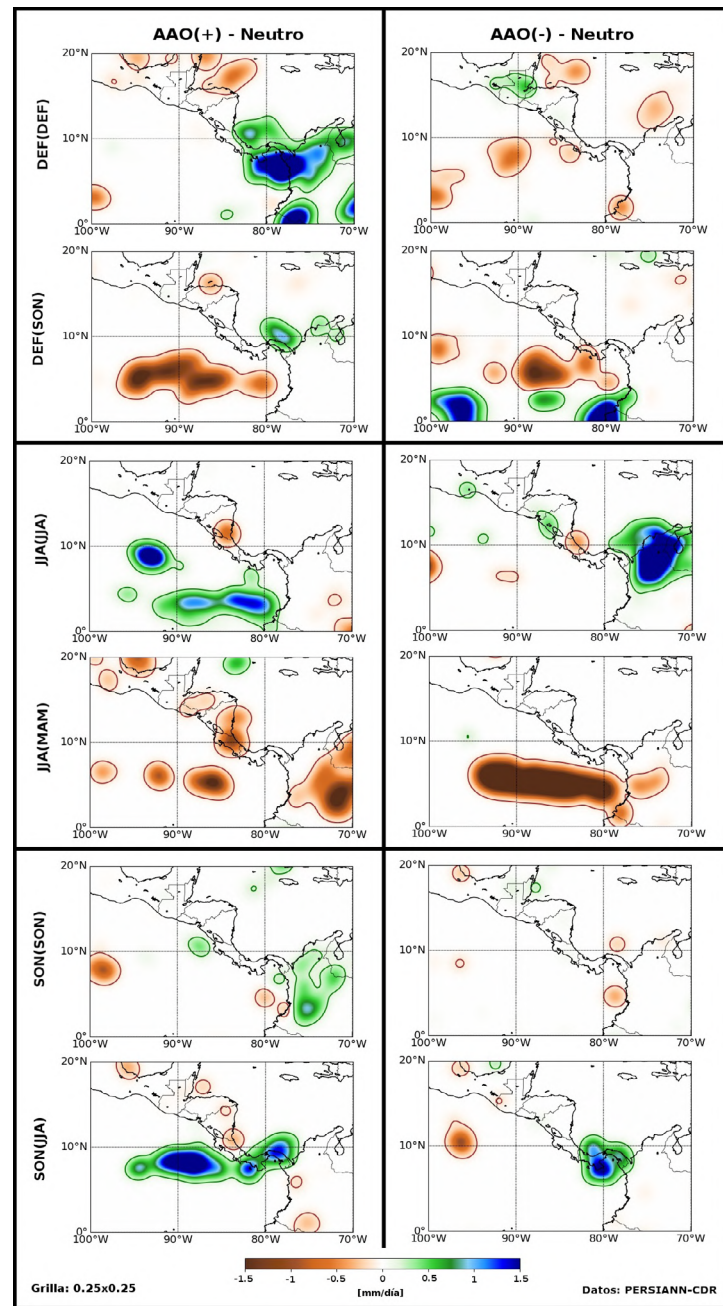


Figura 8. Diferencias de las anomalías de precipitación (periodo estacional sin paréntesis) de las composiciones de fase positiva y negativa con respecto a la composición de fase neutra para la oscilación antártica (periodo estacional en paréntesis) con datos del PERSIANN-CDR para el periodo 1983-2018. Solo se graficaron los valores que estuvieron dentro del nivel de confianza estadístico mayor al 90 % con una prueba de *bootstrapping* que permutó la serie de tiempo 1.000 veces

la magnitud de los vientos del CLLJ durante El Niño y un incremento durante La Niña, como lo explican **Amador, et al.** (2003). Esto produce un movimiento ascendente sobre el Pacífico que aumenta la convección durante El Niño y uno descendente que la disminuye durante La Niña (**Sáenz & Durán-Quesada, 2015**), pues se ve favorecida por el aumento (y la disminución, en el caso de La Niña) de la humedad proveniente del océano Pacífico a través del CJ (**Castillo, et al., 2019**).

Un resultado relevante de este estudio surgió en el análisis estacional de DEF en desfase con el AAOI de SON, dado que las correlaciones positivas encontradas en las estaciones meteorológicas en superficie se ajustaron con las obtenidas en los datos del ERA-Interim e, incluso, ambas siguieron siendo significativas, aunque en menor medida, a pesar de la posible influencia de ENOS. La señal descrita por estos coeficientes de correlación podría explicarse por lo siguiente: 1) la AAO se encuentra en el periodo en que se localiza el mes de máxima amplificación (noviembre) (Thompson & Wallace, 2000); 2) las anomalías que se generan en la estratósfera tienen una permanencia de hasta 90 días que influye en el clima superficial (Thompson, *et al.*, 2005), y 3) en este periodo ENOS está en su fase madura (Castillo, *et al.*, 2014). Estas razones explicarían por qué algunos coeficientes de correlación parcial obtenidos en las estaciones meteorológicas dejan de ser significativos por la influencia de ENOS y, además, por qué los patrones espaciales de teleconexión climática de los campos de anomalías debidos a la AAO responden al puente acoplado océano-atmósfera. Este puente permite que la influencia de la AAO del otoño boreal persista en la temporada siguiente y afecte el clima del hemisferio norte a través del patrón de dipolo positivo (negativo) de SST en el océano Austral, que puede persistir en el invierno boreal mediante la “memoria” de la SST y afectar el movimiento vertical en la circulación meridional del hemisferio sur fortaleciendo (debilitando) las ramas hacia arriba y hacia abajo que conectan con el hemisferio norte (Liu, *et al.*, 2015).

Específicamente en el territorio costarricense, la influencia en las precipitaciones durante DEF ocasionada por la fase AAO(+) (AAO(-)) de SON, se debe a la intensificación (debilitamiento) del anticiclón subtropical del Pacífico sur, la cual aumenta (disminuye) la intensidad de los vientos alisios del sur encargados de transportar la humedad desde el Pacífico sur hacia el flanco ecuatorial. Sin embargo, en esta época del año los vientos alisios del sur tienen un gran componente meridional que bordea la costa del Pacífico (Figura 3). El aumento (disminución) de su intensidad provoca que ingrese mayor (menor) humedad a través del golfo de Arica y se transporte hacia el norte, sobre la cordillera de los Andes, con un impacto directo sobre los países costeros (Castillo, *et al.*, 2019). Esto produce un aumento (disminución) en la precipitación de Costa Rica, favorecido por las condiciones climatológicas de intensificación del CJ en SON y el CLLJ en DEF (Figura 3).

Las correlaciones encontradas en el análisis estacional en fase de JJA en las estaciones meteorológicas no se percibieron con los datos del ERA-Interim ni del PERSIANN-CDR, aunque mostraron en su mayoría un signo negativo que se mantuvo a pesar del posible forzamiento de ENOS; la estación del CATIE mostró un signo positivo que, bajo la influencia de este forzamiento, alternó su señal de un AAOI a otro. Además, el único patrón de teleconexión que podría estar capturando parte de esta señal es el campo de anomalías de precipitación de los datos del PERSIANN-CDR. Este patrón se explica por las anomalías de la AAO que pueden excitar un tren de ondas meridionales (Sun, *et al.*, 2010) que, a su vez, producen anomalías de la SST sobre el Atlántico tropical e influyen en la NASH (Jian-Qi, 2010) y, por ende, en el transporte de humedad desde el Caribe a través del CLLJ.

Para el análisis estacional de JJA en desfase con el AAOI de MAM, la señal encontrada resultó tener mayor intensidad, dado que las correlaciones negativas se reflejaron en las estaciones meteorológicas en superficie y en los datos del PERSIANN-CDR. Estas correlaciones se explican por las anomalías de la SST que pueden persistir durante más tiempo, desde la primavera hasta el verano boreal, e influyen en la NASH (Jian-Qi, 2010) y, consecuentemente, resultan en lluvias anómalas en el territorio costarricense moduladas por el transporte de humedad desde el Caribe a través del CLLJ. Además, el hecho de que el periodo de atenuación que experimenta la AAO sea prolongado y, por lo tanto, se divida en dos episodios: 1) en febrero y marzo, con un vórtice estratosférico débil y vientos del este y 2) en JJA con un vórtice estratosférico fuerte con vientos del oeste, ocasiona que la permanencia de las anomalías de este vórtice polar influya en las precipitaciones en Costa Rica (Thompson & Wallace, 2000; Castillo, *et al.*, 2019), tal y como lo muestran los patrones espaciales de teleconexión climática de todos los campos de anomalías estudiados. Las correlaciones parciales encontradas en los datos del PERSIANN-CDR incluso

se intensificaron y aparecieron nuevos coeficientes para la vertiente Pacífica y la región Chorotega, lo que coincide bastante con lo evidenciado en las estaciones meteorológicas en superficie al eliminar la influencia de ENOS.

Las correlaciones positivas encontradas en SON en las estaciones meteorológicas y en los datos del ERA-Interim responden a la dinámica de los vientos alisios del sur que son modulados por la AAO, pero difieren en que en SON el transporte de humedad hacia Costa Rica se ve favorecido por las condiciones climatológicas del CLLJ y el CJ (*Castillo, et al., 2019*). No obstante, en el análisis estacional en fase la correlación positiva resultó ser más débil y solo fue significativa para los índices de los reanálisis debido al poco tiempo de permanencia (únicamente el mes de noviembre) que pudieron tener las anomalías en la estratósfera y, por ende, en la “memoria” de la SST, lo que se vio reflejado en la disminución de los coeficientes de correlación por la influencia de ENOS.

Otro resultado relevante del estudio se evidenció en el análisis estacional en desfase con el AAOI de JJA, dado que las correlaciones positivas encontradas en las estaciones meteorológicas en superficie concordaron muy ajustadamente con las obtenidas en los datos del ERA-Interim. Incluso, ambas siguieron siendo significativas a pesar del posible forzamiento de ENOS. Dichas correlaciones también se explicarían a partir de la permanencia de las anomalías de larga vida del vórtice polar estratosférico que influye en el clima superficial (*Thompson, et al., 2005*). Se sabe que, aunque JJA se considere un periodo de atenuación de la AAO, posee un vórtice estratosférico fuerte que se va amplificando hasta llegar a su máximo en noviembre. Esto permite que la señal prevalezca durante mucho más tiempo a través de la “memoria” de la SST, como ya se explicó, y sea capturada por los patrones espaciales de teleconexión climática de todos los campos de anomalías aquí analizados.

Por último, durante MAM no se encontró una influencia asociada a la AAO en la precipitación de Costa Rica dada la ausencia y la atenuación del vórtice polar estratosférico de este modo anular en diciembre y enero y en febrero y marzo, respectivamente (*Thompson & Wallace, 2000*).

Conclusiones

Los hallazgos del estudio revelaron cuatro aspectos claves asociados con la variabilidad interanual de la precipitación en Costa Rica debida a la influencia de la AAO:

1. Se determinó que la correlación positiva encontrada en el periodo de DEF en fase con el AAOI resultó ser débil, pues solo fue significativa para los índices de los reanálisis, con un desvanecimiento de la señal asociada con el forzamiento de ENOS, en tanto que en desfase con el AAOI de SON, la señal de correlación positiva obtenida se vio ligeramente influenciada por ENOS, localizándose con mayor intensidad en el Pacífico central y el Pacífico sur y en la vertiente del Caribe.
2. En el periodo de JJA en fase con el AAOI, la correlación negativa encontrada se mantuvo a pesar del posible forzamiento de ENOS, en tanto que en desfase con el AAOI de MAM, la correlación negativa tampoco resultó influenciada por ENOS y se localizó con mayor intensidad en la zona norte costarricense.
3. En el periodo de SON se obtuvo una correlación positiva en ambos análisis. No obstante, en el análisis en fase la correlación resultó ser más débil, pues solo fue significativa para los índices de los reanálisis, con una disminución de los coeficientes de correlación debida a la influencia de ENOS, en tanto que en desfase con el AAOI de JJA, la correlación encontrada, localizada con mayor intensidad en el Pacífico central y en el Pacífico sur, no se vio influenciada por ENOS.
4. No se evidenció la influencia en la precipitación en el periodo de MAM asociada con la AAO en el territorio costarricense.

El presente estudio ha evidenciado cómo la AAO también tiene un papel importante en las variaciones interanuales de la precipitación en Costa Rica, inclusive si se considera el posible forzamiento de ENOS como modo dominante de la variabilidad climática

regional y el planteamiento de **Fogt & Bromwich** (2006), en el sentido de que esta teleconexión no es más que un acople entre la variabilidad decadal de ENOS y la latitud alta del Pacífico sur que gobierna la AAO (**Castillo, et al.**, 2019). Estos resultados son novedosos y tienen utilidad potencial como predictores del comportamiento de la distribución de la precipitación, principalmente en DEF, JJA y SON, épocas en las cuales se registra el mínimo y los máximos, respectivamente, del ciclo anual de precipitación de ciertas regiones en este país.

Agradecimientos

El autor desea expresar su reconocimiento por el apoyo de los proyectos VI-C0074, VI-B9609, VI-B9454, VI-B8766, VI-B7605 y VI-B6147 de la Universidad de Costa Rica, los cuales permitieron la realización de esta investigación, así como a los asistentes Mercedes Álvarez Acevedo, Juan José Bermúdez Vargas, Paula Campos Zúñiga y Manfred Salas Castro, por su colaboración para obtener los resultados que aquí se presentan, y al Instituto Meteorológico Nacional (IMN) de Costa Rica por proveer al CIGEFI su registro de estaciones meteorológicas en superficie.

Conflicto de intereses

El autor manifiesta no tener conflicto de intereses con respecto al estudio.

Referencias

- Afyouni, S., Smith, S. M., Nichols, T. E.** (2019). Effective degrees of freedom of the Pearson's correlation coefficient under autocorrelation. *NeuroImage*. **199**: 609-625. Doi: 10.1016/j.neuroimage.2019.05.011
- Adler, R. F., Huffman, G. J., Chang, A., Ferraro, R., Xie, P. P., Janowiak, J., Gruber, A.** (2003). The version-2 global precipitation climatology project (GPCP) monthly precipitation analysis (1979-present). *Journal of Hydrometeorology*. **4** (6): 1147-1167. Doi: 10.1175/1525-7541(2003)004<1147:TVGPCP>2.0.CO;2
- Adler, R. F., Sapiano, M. R., Huffman, G. J., Wang, J. J., Gu, G., Bolvin, D., Xie, P.** (2018). The Global Precipitation Climatology Project (GPCP) monthly analysis (new version 2.3) and a review of 2017 global precipitation. *Atmosphere*. **9** (4): 138. Doi: 10.3390/atmos9040138
- Alfaro, E. & Amador, J. A.** (1996). El Niño-Oscilación del Sur y algunas series de temperatura máxima y brillo solar en Costa Rica. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **3** (1): 19-26.
- Alfaro, E. J.** (2000). Response of air surface temperatures over Central America to oceanic climate variability indices. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **7** (2): 63-72.
- Alfaro, E. J.** (2002). Some characteristics of the annual precipitation cycle in Central America and their relationships with its surrounding tropical oceans. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **9** (2): 88-103.
- Alfaro, E. J., Chourio, X., Muñoz, Á. G., Mason, S. J.** (2018). Improved seasonal prediction skill of rainfall for the Primera season in Central America. *International Journal of Climatology*. **38**: e255-e268. Doi: 10.1002/joc.5366
- Alfaro, E. J. & Cid, L.** (1999). Análisis de las anomalías en el inicio y el término de la estación lluviosa en Centroamérica y su relación con los océanos Pacífico y Atlántico Tropical. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **6** (1): 1-13.
- Alfaro, E. J. & Soley, F. J.** (2009). Descripción de dos métodos de rellenado de datos ausentes en series de tiempo meteorológicas. *Revista de Matemática: Teoría y Aplicaciones*. **16** (1): 60-75.
- Amador, J. A.** (1998). A climatic feature of the tropical Americas: The trade wind easterly jet. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **5** (2): 1-13.
- Amador, J. A.** (2008). The intra-Americas sea low-level jet: Overview and future research. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **1146** (1): 153-188. Doi: 10.1196/annals.1446.012
- Amador, J. A. & Alfaro, E.** (1996). La oscilación Cuasi-bienal, ENOS y acoplamiento de algunos parámetros superficiales y estratosféricos sobre Costa Rica. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **3** (1): 45-54.
- Amador, J. A., Alfaro, E. J., Lizano, O. G., Magaña, V. O.** (2006). Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. **69** (2): 101-142. Doi: 10.1016/j.pocan.2006.03.007

- Amador, J. A., Alfaro, E. J., Rivera, E. R., Calderón, B.** (2010). Climatic features and their relationship with tropical cyclones over the Intra-Americas seas. In *Hurricanes and Climate Change*. P. 149-173. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- Amador, J. A., Chacón, R. E., Laporte, S.** (2000a). Cuenca del Río Arenal: análisis de los eventos La Niña 1988-89 y 1996. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **7** (1): 50-62.
- Amador, J. A., Chacón, R. E., Laporte, S.** (2003). Climate and climate variability in the Arenal river basin of Costa Rica. In *Climate and Water*. P. 317-349. Springer. Dordrecht.
- Amador, J. A., Durán-Quesada, A. M., Rivera, E. R., Mora, G., Sáenz, F., Calderón, B., Mora, N.** (2016a). The easternmost tropical Pacific. Part II: Seasonal and intraseasonal modes of atmospheric variability. *Rev. Biol. Trop.* **64** (Supplement 1): S23-S57.
- Amador, J. A., Rivera, E. R., Durán-Quesada, A. M., Mora, G., Sáenz, F., Calderón, B., Mora, N.** (2016b). The easternmost tropical Pacific. Part I: A climate review. *Rev. Biol. Trop.* **64** (Supplement 1): S1-S22.
- Amador, J. A., Laporte, S., Chacón, R. E.** (2000b). Cuenca del Río Arenal: análisis de los eventos Niño de los años 1992-93, 1994-95 y 1997-98. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **7** (1): 1-20.
- Ashouri, H., Hsu, K.-L., Sorooshian, S., Braithwaite, D. K., Knapp, K. R., Cecil, L. D., Nelson, B. R., Prat, O. P.** (2015). PERSIANN-CDR: Daily precipitation climate data record from multisatellite observations for hydrological and climate studies. *Bulletin of the American Meteorological Society*. **96** (1): 69-83. Doi: 10.1175/BAMS-D-13-00068.1
- Baldwin, M. P. & Dunkerton, T. J.** (1999). Propagation of the Arctic oscillation from the stratosphere to the troposphere. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. **104** (D24): 30937-30946. Doi: 10.1029/1999JD900445
- Barry, R. G.** (1992). *Mountain weather and climate*. Routledge physical environmental series. pp 38, New York, Taylor & Francis Group.
- Carvalho, L. M., Jones, C., Ambrizzi, T.** (2005). Opposite phases of the Antarctic oscillation and relationships with intraseasonal to interannual activity in the tropics during the austral summer. *Journal of Climate*. **18** (5): 702-718. Doi: 10.1175/JCLI-3284.1
- Castillo, R. & Amador, J. A.** (2020). Precipitation and Temperature in Costa Rica at the End of the Century Based on NEX-GDDP Projected Scenarios. *Atmosphere*. **11** (12): 1323. Doi: 10.3390/atmos11121323
- Castillo, R., Nieto, R., Drumond, A., Gimeno, L.** (2014). The role of the ENSO cycle in the modulation of moisture transport from major oceanic moisture sources. *Water Resources Research*. **50** (2): 1046-1058. Doi: 10.1002/2013WR013900
- Castillo, R., Nieto, R., Gimeno, L., Drumond, A.** (2019). Influencia de los principales modos anulares hemisféricos y El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) en las fuentes de humedad globales de Mesoamérica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **43** (169): 746-763. Doi: 10.18257/raccefyn.859
- Chinchilla, G., Gutiérrez, J., Zárate, E.** (2016). Eventos extremos de lluvia ocasionados por empujes fríos que han llegado a Costa Rica en el periodo invernal (NDEF) del año 2000 al 2010: líneas de cortante. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **15** (2): 48-62.
- Chinchilla, G., Gutiérrez, J., Zárate, E.** (2017). Análisis sinóptico de casos de eventos extremos de lluvia asociados a líneas de cortante de empujes fríos que han llegado a Costa Rica en el periodo invernal. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **16** (2): 48-62.
- Coen, E.** (1973). El folklore costarricense relativo al clima. *Revista de la Universidad de Costa Rica*. **35**: 135-145.
- Coumou, D., Di Capua, G., Vavrus, S., Wang, L., Wang, S.** (2018). The influence of Arctic amplification on mid-latitude summer circulation. *Nature Communications*. **9** (1): 1-12. Doi: 10.1038/s41467-018-05256-8
- Dee, D. P., Uppala, S. M., Simmons, A., Berrisford, P., Poli, P., Kobayashi, S., Andrae, U., Balmaseda, M., Balsamo, G., Bauer, P., et al.** (2011). The ERA-Interim reanalysis: Configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. **137** (656): 553-597. Doi: 10.1002/qj.828
- Ding, Q., Steig, E. J., Battisti, D. S., Wallace, J. M.** (2012). Influence of the tropics on the Southern Annular Mode. *Journal of Climate*. **25** (18): 6330-6348. Doi: 10.1175/JCLI-D-11-00523.1
- Ding, R., Li, J. & Tseng, Y. H.** (2015). The impact of South Pacific extratropical forcing on ENSO and comparisons with the North Pacific. *Climate Dynamics*. **44** (7-8): 2017-2034. Doi: 10.1007/s00382-014-2303-5

- Durán-Quesada, A. M., Gimeno, L., Amador, J.** (2017). Role of moisture transport for Central American precipitation. *Earth System Dynamics*. **8** (1): 147-161. Doi: 10.5194/esd-8-147-2017
- Durán-Quesada, A. M., Gimeno, L., Amador, J., Nieto, R.** (2010). Moisture sources for Central America: Identification of moisture sources using a Lagrangian analysis technique. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. D05103, pp 1-15. Doi: 10.1029/2009JD012455
- Efron, B.** (2003). Second thoughts on the bootstrap. *Statistical Science*. **18** (2): 135-140. Doi: 10.1214/ss/1063994968
- European Centre for Medium-range Weather Forecast (ECMWF).** (2011). The ERA-Interim reanalysis dataset, Copernicus Climate Change Service (C3S). Fecha de consulta: enero de 2021. Disponible en: <https://www.ecmwf.int/en/forecasts/datasets/archive-datasets/reanalysis-datasets/era-interim>
- Fan, K.** (2006). Atmospheric circulation in Southern Hemisphere and summer rainfall over Yangtze River valley. *Chinese Journal of Geophysics*. **49** (3): 599-606. Doi: 10.1002/cjg2.873
- Fan, K. & Wang, H.** (2004). Antarctic oscillation and the dust weather frequency in North China. *Geophysical Research Letters*. L10201, pp 1-4. Doi: 10.1029/2004GL019465
- Fernández, W. & Ramírez, P.** (1991). El Niño, la Oscilación del Sur y sus efectos en Costa Rica: una revisión. *Tecnología en Marcha*. **11** (1): 3-10.
- Fogt, R. L. & Bromwich, D. H.** (2006). Decadal variability of the ENSO teleconnection to the high-latitude South Pacific governed by coupling with the southern annular mode. *Journal of Climate*. **19** (6): 979-997. Doi: 10.1175/JCLI3671.1
- Fujiwara, M., Vömel, H., Hasebe, F., Shiotani, M., Ogino, S. Y., Iwasaki, S., ... Valverde Canossa, J. M.** (2010). Seasonal to decadal variations of water vapor in the tropical lower stratosphere observed with balloon-borne cryogenic frost point hygrometers. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. D18304, pp 1-15. Doi: 10.1029/2010JD014179
- Gao, H., Xue, F., Wang, H. J.** (2003). Influence of interannual variability of Antarctic oscillation on Mei-Yu along the Yangtze and Huaihe River valley and its importance to prediction. *Chinese Science Bulletin (in Chinese)*. **48** (Suppl. 2): 87-92.
- Gillett, N. P., Kell, T. D., Jones, P. D.** (2006). Regional climate impacts of the Southern Annular Mode. *Geophysical Research Letters*. L23704, pp 1-4. Doi: 10.1029/2006GL027721
- Giorgi, F.** (2006). Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters*. **33**: L08707, pp 1-4. Doi: 10.1029/2006GL025734
- Gong, D. & Wang, S.** (1999). Definition of Antarctic oscillation index. *Geophysical Research Letters*. **26** (4): 459-462. Doi: 10.1029/1999GL900003
- Hall, C.** (1985). América Central como región geográfica. *Anuario de Estudios Centroamericanos*. Universidad de Costa Rica. **11** (2): 5-24.
- Hall, A. & Visbeck, M.** (2002). Synchronous variability in the Southern Hemisphere atmosphere, sea ice, and ocean resulting from the annular mode. *Journal of Climate*. **15** (21): 3043-3057. Doi: 10.1175/1520-0442(2002)015<3043:SVITSH>2.0.CO;2
- Hastenrath, S. L.** (1967). Rainfall distribution and regime in Central America. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie, Serie B*. **15** (3): 201-241. Doi: 10.1007/BF02243853
- Hidalgo, H. G., Amador, J. A., Alfaro, E. J., Quesada, B.** (2013). Hydrological climate change projections for Central America. *Journal of Hydrology*. **495**: 94-112. Doi: 10.1016/j.jhydrol.2013.05.004
- Hidalgo, H. G., Durán-Quesada, A. M., Amador, J. A., Alfaro, E. J.** (2015). The Caribbean low-level jet, the intertropical convergence zone and precipitation patterns in the Intra-Americas Sea: A proposed dynamical mechanism. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*. **97** (1): 41-59. Doi: 10.1111/geoa.12085
- Hidalgo, H. G., Alfaro, E. J., Quesada-Montano, B.** (2017). Observed (1970–1999) climate variability in Central America using a high-resolution meteorological dataset with implication to climate change studies. *Climatic Change*. **141** (1): 13-28. Doi: 10.1007/s10584-016-1786-y
- Hidalgo, H. G., Alfaro, E. J., Amador, J. A., Bastidas, Á.** (2019). Precursors of quasi-decadal dry-spells in the Central America Dry Corridor. *Climate Dynamics*. **53** (3-4): 1307-1322. Doi: 10.1007/s00382-019-04638-y
- Ho, M., Kiem, A., Verdon-Kidd, D.** (2012). The Southern Annular Mode: a comparison of indices. *Hydrology and Earth System Sciences*. **16** (3): 967-982. Doi: 10.5194/hess-16-967-2012
- Huang, B., Thorne, P. W., Banzon, V. F., Boyer, T., Chepurin, G., Lawrimore, J. H., Menne, M. J., Smith, T. M., Vose, R. S., Zhang, H.-M.** (2017). Extended reconstructed sea surface temperature, version 5 (ERSSTv5): upgrades, validations, and intercomparisons. *Journal of Climate*. **30** (20): 8179-8205. Doi: 10.1175/JCLI-D-16-0836.1

- Huffman, G. J., Adler, R. F., Arkin, P., Chang, A., Ferraro, R., Gruber, A., Schneider, U.** (1997). The global precipitation climatology project (GPCP) combined precipitation dataset. *Bulletin of the American Meteorological Society*. **78** (1): 5-20. Doi: 10.1175/1520-0477(1997)078<0005: TGPCPG>2.0.CO;2
- Huffman, G. J., Adler, R. F., Bolvin, D. T., Gu, G.** (2009). Improving the global precipitation record: GPCP version 2.1. *Geophysical Research Letters*. L17808, pp 1-5. Doi: 10.1029/2009GL040000
- Jian-Qi, S.** (2010). Possible impact of the boreal spring Antarctic oscillation on the North American summer monsoon. *Atmospheric and Oceanic Science Letters*. **3** (4): 232-236. Doi: 10.1080/16742834.2010.11446870
- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., et al.** (1996). The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bulletin of the American Meteorological Society*. **77** (3): 437-472. Doi: 10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2
- Karnauskas, K. B., Seager, R., Giannini, A., Busalacchi, A. J.** (2013). A simple mechanism for the climatological midsummer drought along the Pacific coast of Central America. *Atmósfera*. **26** (2): 261-281. Doi:10.1016/S0187-6236(13)71075-0
- Kidston, J., Scaife, A. A., Hardiman, S. C., Mitchell, D. M., Butchart, N., Baldwin, M. P., Gray, L. J.** (2015). Stratospheric influence on tropospheric jet streams, storm tracks and surface weather. *Nature Geoscience*. **8** (6): 433-440. Doi: 10.1038/ngeo2424
- L'Heureux, M. L. & Thompson, D. W.** (2006). Observed relationships between the El Niño-Southern oscillation and the extratropical zonal-mean circulation. *Journal of Climate*. **19** (2): 276-287. Doi: 10.1175/JCLI3617.1
- Li, J. & Wang, J. X.** (2003). A modified zonal index and its physical sense. *Geophysical Research Letters*. **30** (12): 1632. Doi: 10.1029/2003GL017441
- Liu, T., Li, J., Zheng, F.** (2015). Influence of the boreal autumn Southern Annular Mode on winter precipitation over land in the Northern Hemisphere. *Journal of Climate*. **28** (22): 8825-8839. Doi: 10.1080/16742834.2010.11446870
- Liu, J., Yuan, X., Rind, D., Martinson, D. G.** (2002). Mechanism study of the ENSO and southern high latitude climate teleconnections. *Geophysical Research Letters*. **29** (14): 24-1. Doi: 10.1029/2002GL015143
- Magaña, V., Amador, J. A., Medina, S.** (1999). The midsummer drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate*. **12** (6): 1577-1588. Doi: 10.1175/1520-0442(1999)012<1577:TMDOMA>2.0.CO;2
- Maldonado, T., Alfaro, E., Rutgersson, A., Amador, J. A.** (2017). The early rainy season in Central America: the role of the tropical North Atlantic SSTs. *International Journal of Climatology*. **37** (9): 3731-3742. Doi: 10.1002/joc.4958
- Maldonado, T., Rutgersson, A., Alfaro, E., Amador, J., Claremar, B.** (2016). Interannual variability of the midsummer drought in Central America and the connection with sea surface temperatures. *Advances in Geosciences*. **42**: 35-50. Doi: 10.5194/adgeo-42-35-2016
- Marsh, E. J., Bruno, M. C., Fritz, S. C., Baker, P., Capriles, J. M., Hastorf, C. A.** (2018). IntCal, SHCal, or a mixed curve? Choosing a 14C calibration curve for archaeological and paleoenvironmental records from tropical South America. *Radiocarbon*. **60** (3): 925-940. Doi: 10.1017/RDC.2018.16.
- Marshall, G. J.** (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *Journal of Climate*, **16** (24): 4134-4143. Doi: 10.1175/1520-0442(2003)016<4134:TITSAM>2.0.CO;2
- Maurer, E. P., Roby, N., Stewart-Frey, I. T., & Bacon, C. M.** (2017). Projected twenty-first-century changes in the Central American mid-summer drought using statistically downscaled climate projections. *Regional Environmental Change*, **17** (8): 2421-2432. Doi: 10.1007/s10113-017-1177-6
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., Da Fonseca, G. A., Olivieri, S.** (1998). Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*. **12** (3): 516-520. Doi: 10.1046/j.1523-1739.1998.012003516.x
- Mora, G.** (2017). Climatology of the low-level winds over the Intra-Americas Sea using satellite and reanalysis data. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **16** (1): 15-30.
- Mosíño, A. P. & García, E.** (1966). Evaluación de la sequía intraestival en la República Mexicana. *Proc. Conf. Reg. Latinoamericana Unión Geogr. Int.* **3**: 500-516.

- Nan, S. & Li, J.** (2003). The relationship between the summer precipitation in the Yangtze River valley and the boreal spring Southern Hemisphere annular mode. *Geophysical Research Letters*. **30** (24): 2266. Doi: 10.1029/2003GL018381
- Nieto, R., Castillo, R., Drumond, A.** (2014). The modulation of oceanic moisture transport by the hemispheric annular modes. *Frontiers in Earth Science*. **2**: 11. Doi: 10.3389/feart.2014.00011
- Ortiz-Malavasi, E.** (2015). Atlas digital de Costa Rica (CR 2014). *Investiga. TEC*. **23** (1): 1659-3383.
- Poleo-Brito, D., Solano-León, E., Stolz-España, W.** (2014a). La oscilación atmosférica Madden-Julian (MJO) y las lluvias en Costa Rica. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **13** (1): 58-74.
- Poleo-Brito, D., Solano-León, E., Stolz-España, W.** (2014b). La oscilación Madden-Julian y las precipitaciones extremas en Costa Rica. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **13** (1): 5-18.
- Poveda, G. & Mesa, O. J.** (1999). La corriente de chorro superficial del Oeste (“del Chocó”) y otras dos corrientes de chorro en Colombia: climatología y variabilidad durante las fases del ENSO. *Revista Académica Colombiana de Ciencia*. **23** (89): 517-528.
- Poveda, G. & Mesa, O. J.** (2000). On the existence of Lloró (the rainiest locality on Earth): Enhanced ocean-land-atmosphere interaction by a low-level jet. *Geophysical Research Letters*. **27** (11): 1675-1678. Doi: 10.1029/1999GL006091
- Quirós, E. & Hidalgo, H. G.** (2016a). Interacción de la zona de convergencia intertropical del Pacífico este con sistemas tropicales. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **15** (2): 33-47.
- Quirós, E. & Hidalgo, H. G.** (2016b). Variabilidad y conexiones climáticas de la zona de convergencia intertropical del Pacífico este. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **15** (1): 21-36.
- Romero-Centeno, R., Zavala-Hidalgo, J., Raga, G.** (2007). Midsummer gap winds and low-level circulation over the eastern tropical Pacific. *Journal of Climate*. **20** (15): 3768-3784. Doi: 10.1175/JCLI4220.1
- Sáenz, F. & Amador, J.A.** (2016). Características del ciclo diurno de precipitación en el Caribe de Costa Rica. *Revista de Climatología*. **6**: 21-34.
- Sáenz, F. & Durán-Quesada, A. M.** (2015). A climatology of low level wind regimes over Central America using a weather type classification approach. *Frontiers in Earth Science*. **3**: 15. Doi: 10.3389/feart.2015.00015
- Sen Gupta, A. & England, M. H.** (2006). Coupled Ocean-Atmosphere-Ice Response to Variations in the Southern Annular Mode. *Journal of Climate*. **19** (18): 4457-4486. Doi: 10.1175/JCLI3843.1
- Silvestri, G. E. & Vera, C. S.** (2003). Antarctic oscillation signal on precipitation anomalies over southeastern South America. *Geophysical Research Letters*. **30** (21): 2115. Doi: 10.1029/2003GL018277
- Smith, T. M., Reynolds, R.W., Peterson, T. C., Lawrimore, J.** (2008). Improvements to NOAA’s historical merged land-ocean surface temperature analysis (1880-2006). *Journal of Climate*. **21** (10): 2283-2296. Doi: 10.1175/2007JCLI2100.1
- Sun, J., Wang, H., Yuan, W.** (2009). A possible mechanism for the co-variability of the boreal spring Antarctic oscillation and the Yangtze River valley summer rainfall. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*. **29** (9): 1276-1284. Doi: 10.1002/joc.1773
- Sun, J., Wang, H., Yuan, W.** (2010). Linkage of the boreal spring Antarctic oscillation to the West African summer monsoon. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II*. **88** (1): 15-28. Doi: 10.2151/jmsj.2010-102
- Taylor, M. A. & Alfaro, E. J.** (2005). Climate of Central America and the Caribbean. In *Encyclopedia of World Climatology*. P. 183-189. Springer. Netherlands.
- Thompson, D. W., Baldwin, M. P., Solomon, S.** (2005). Stratosphere-troposphere coupling in the Southern Hemisphere. *Journal of the Atmospheric Sciences*. **62** (3): 708-715. Doi: 10.1175/JAS-3321.1
- Thompson, D. W. & Wallace, J. M.** (2000). Annular modes in the extratropical circulation. Part I: Month-to-month variability. *Journal of Climate*. **13** (5): 1000-1016. Doi: 10.1175/1520-0442(2000)013<1000:AMITEC>2.0.CO;2
- Ureña, P., Alfaro, E. J., Soley, F. J.** (2016). Propuestas metodológicas para el relleno de datos ausentes en series de tiempo geofísicas. Guía práctica de uso. Documento Técnico. Fecha de consulta: 16 de enero de 2021. Disponible en: <http://kerwa.ucr.ac.cr/>, <http://kimuk.conare.ac.cr/>

- Vargas, G.** (2001). Las lluvias en América Central: una climatología geográfica. *Anuario de Estudios Centroamericanos*. **27** (2): 7-19.
- Vargas, G.** (2004). La escala zonal, regional y local en el análisis del régimen pluviométrico del istmo Centroamericano. *Reflexiones*. **83** (1): 31-56.
- Visbeck, M.** (2009). A Station-Based Southern Annular Mode Index from 1884 to 2005. *Journal of Climate*. **22** (4): 940-950. Doi: 10.1175/2008JCLI2260.1
- Wang, H. & Fan, K.** (2005). Central-north China precipitation as reconstructed from the Qing dynasty: Signal of the Antarctic Atmospheric oscillation. *Geophysical Research Letters*. L24705, pp 1-4. Doi: 10.1029/2005GL024562
- Wilks, D. S.** (2011). *Statistical methods in the atmospheric sciences*, Volume 100. Academic Press. Oxford, UK.
- Wu, Z., Li, J., Wang, B., Liu, X.** (2009). Can the Southern Hemisphere annular mode affect China winter monsoon? *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. D11107, pp 1-11. Doi: 10.1029/2008JD011501
- Wu, Z. W., Dou, J., Lin, H.** (2015): Potential influence of the November-December Southern Hemisphere annular mode on the East Asian winter precipitation: A new mechanism. *Climate Dynamics*. **44**: 1215-1226. Doi: 10.1007/s00382-014-2241-2
- Xue, F., Wang, H., He, J.** (2003). Interannual variability of Mascarene high and Australian high and their influences on summer rainfall over East Asia. *Chinese Science Bulletin*. **48** (5): 492-497. Doi: 10.1007/BF03183258
- Yue, X. & Wang, H.** (2008). The springtime North Asia cyclone activity index and the southern annular mode. *Advances in Atmospheric Sciences*. **25** (4): 673-679. Doi: 10.1007/s00376-008-0673-5
- Zárate-Hernández, E.** (2013). Climatología de masas invernales de aire frío que alcanzan Centroamérica y el Caribe y su relación con algunos índices árticos. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **12** (1): 35-55.
- Zárate-Hernández, E.** (2014). Influencia de las masas invernales de aire frío sobre el Chorro de Bajo Nivel del Caribe y sus ramas. *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos*. **13** (1): 19-40.

Original article

On A Logarithmic Mittag-Leffler Function, its Properties and Applications

Sobre una función logarítmica de Mittag-Leffler, sus propiedades y aplicaciones

M. A. Pathan^{1*}, Hemant Kumar²

¹ Centre for Mathematical and Statistical Sciences, Peechi Campus, Peechi-680653, Kerala, India

² Department of Mathematics, D. A-V. Postgraduate College Kanpur-208001, Uttar Pradesh, India

Abstract

In this paper, we introduce a logarithmic Mittag-Leffler function and discuss some of its properties. The application of these properties become helpful in extension of Pochhammer's type contour integral representations and Rodrigues formulae of some known hypergeometric functions. On application point of view, some relations are discussed which are useful in interpreting the phenomenon of spread of infectious diseases in terms of Lauricella's multiple hypergeometric functions.

2010 Mathematics Subject Classification: 33E12, 33A17, 34A08.

Keywords: Logarithmic Mittag-Leffler function, complex order derivative, extended Pochhammer's type integrals, Rodrigues formulae, hypergeometric functions, spread of infectious diseases.

Resumen

En este artículo, presentamos una función logarítmica de Mittag-Leffler y discutir algunas de sus propiedades. La aplicación de estas propiedades se vuelven útiles en la extensión de la integral de contorno de tipo de Pochhammer representaciones y fórmulas de Rodrigues de algunos conocidos hipergeométricos funciones. Desde el punto de vista de la aplicación, se discuten algunas relaciones que son útiles para interpretar el fenómeno de la propagación de infecciones enfermedades en términos de las múltiples funciones hipergeométricas de Lauricella.

Palabras clave: Función logarítmica de Mittag-Leffler, orden complejo derivada, integrales de tipo de Pochhammer extendidas, fórmulas de Rodrigues, funciones hipergeométricas, propagación de enfermedades infecciosas.

Citation: Pathan MA, Kumar H. On A Logarithmic Mittag-Leffler Function, its Properties and Applications. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):901-915, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1325>

Editor: Jorge Cossio

***Corresponding autor:**
M. A. Pathan; mapathan@gmail.com

Received: October 19, 2020

Accepted: May 20, 2021

Published: September 17, 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

1 Introduction

The study of classical Mittag-Leffler functions ((Gorenflo, Loutchko, & Luchko, 2002), (Gorenflo, Luchko, & Mainardi, 1999), (Mittag-Leffler, 1903), (Wiman, 1905)) has tremendous applications in solving many of the scientific problems involving fractional derivatives and integrals (for example (Mathai & Haubold, 2008), (Oldham & Spanier, 2006) and (Pathan & Kumar, 2019)). In this presentation, we consider a transformation formula involving the logarithm of Mittag-Leffler function in the form:

$$\zeta_m^{(\alpha)}(z) = A^{(\alpha)} \log_e E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}) = A^{(\alpha)} \log E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}), z \in \mathbb{C}, A^{(\alpha)} = \frac{1}{\log_e E_\alpha}, \alpha \in \mathbb{R}, \alpha > 0,$$

$$\forall m \in \mathbb{N}^*, \mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}, L < \infty; E_\alpha(z) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{z^k}{\Gamma(\alpha k + 1)}, E_\alpha \equiv E_\alpha(1). \quad (1.1)$$

By simple logarithmic rulings, the function (1.1) is written in the form

$$\zeta_m^{(\alpha)}(z) = \log_{E_\alpha} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}), \text{ or } \zeta_m^{(\alpha)}(z) = \log_e \{E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})\}^{\frac{1}{\log_e E_\alpha}}, \quad (1.2)$$

where all conditions given in (1.1) are followed.

Further, we find the inequality of E_α greater than as

$$E_\alpha = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{1}{\Gamma(\alpha k + 1)} = 1 + \frac{1}{\Gamma(\alpha + 1)} + \frac{1}{\Gamma(2\alpha + 1)} + \frac{1}{\Gamma(3\alpha + 1)} + \frac{1}{\Gamma(4\alpha + 1)} + \dots$$

$$\Rightarrow E_\alpha > \frac{1 + \Gamma(\alpha + 1)}{\Gamma(\alpha + 1)}.$$

Again, we know that $\Gamma(3\alpha + 1) \sim (\frac{3\alpha}{e})^{3\alpha} \sqrt{2\pi(3\alpha)}$ and $\{\Gamma(2\alpha + 1)\}^2 \sim (\frac{2\alpha}{e})^{4\alpha} (\pi(4\alpha))$.

Also we have, $\frac{\Gamma(3\alpha + 1)}{\{\Gamma(2\alpha + 1)\}^2} = \frac{(\frac{3\alpha}{e})^{3\alpha} \sqrt{2\pi(3\alpha)}}{(\frac{2\alpha}{e})^{4\alpha} (\pi(4\alpha))} > 1, \forall \alpha \in \mathbb{R}, \alpha > 0$, so that $\Gamma(3\alpha + 1) > (\Gamma(2\alpha + 1))^2$.

Similarly, we find that

$$\Gamma(4\alpha + 1) > (\Gamma(2\alpha + 1))^3, \Gamma(5\alpha + 1) > (\Gamma(2\alpha + 1))^4, \dots,$$

(these results are verified by MATLAB for $\forall \alpha \in \mathbb{R}, \alpha > 0$).

Thus, we obtain the inequality of E_α less than by the series as

$$E_\alpha < 1 + \frac{1}{\Gamma(\alpha + 1)} + \frac{1}{\Gamma(2\alpha + 1)} + \left\{ \frac{1}{\Gamma(2\alpha + 1)} \right\}^2 + \left\{ \frac{1}{\Gamma(2\alpha + 1)} \right\}^3 + \left\{ \frac{1}{\Gamma(2\alpha + 1)} \right\}^4 + \dots$$

$$= \frac{\{\Gamma(2\alpha + 1) - 1\} + \{\Gamma(2\alpha + 1)\Gamma(\alpha + 1)\}}{\{\Gamma(\alpha + 1)\}\{\Gamma(2\alpha + 1) - 1\}}.$$

Therefore, the value of E_α bounds between the numbers

$$\frac{\Gamma(\alpha + 1) + 1}{\Gamma(\alpha + 1)} < E_\alpha < \frac{\{\Gamma(2\alpha + 1) - 1\} + \{\Gamma(2\alpha + 1)\Gamma(\alpha + 1)\}}{\{\Gamma(\alpha + 1)\}\{\Gamma(2\alpha + 1) - 1\}}, \forall \alpha \in \mathbb{R}, \alpha > 0. \quad (1.3)$$

Particularly, when $\alpha = 1$, the inequality (1.3) becomes well known inequality $2 < e < 3$.

Some other special cases of Mittag - Leffler function $E_\alpha(z)$ (see (Gorenflo et al., 2002), (Gorenflo et al., 1999) and (Peng & Li, 2010) and the earlier papers cited therein) are

$$E_1(z) = e^z, E_1(1) = E_1 = e, E_{\frac{1}{2}}(z^{\frac{1}{2}}) = e^z \operatorname{erfc}(-\sqrt{z}),$$

where,

$$\operatorname{erfc}(z) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_z^\infty e^{-u^2} du$$

and $\lim_{\alpha \rightarrow 0} E_\alpha(z) = \frac{1}{1-z}$, so that

$$\lim_{\substack{\alpha \rightarrow 0 \\ z \rightarrow 1}} E_\alpha(z) \rightarrow \infty.$$

Therefore by the relations of Mittag - Leffler functions given in (1.3), the function $\zeta_m^{(\alpha)}(z)$ defined in (1.1) and (1.2), gives us the values

$$\zeta_1^{(\alpha)}(z) = \frac{z}{\log_e E_\alpha} \text{ and } \lim_{m \rightarrow \infty} \zeta_m^{(\alpha)}(z) \rightarrow \infty, \quad \alpha > 0. \tag{1.4}$$

I) To prove that

$$\zeta_1^{(\alpha)} = \frac{z}{\log_e E_\alpha}, \alpha > 0.$$

Proof. For $\alpha > 0$, consider the formula $\zeta_m^{(\alpha)} = \log_{E_\alpha} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})$ given in (1.2), and use the logarithmic formula $\log_a b = \frac{\log_e b}{\log_e a}$, we write

$$\zeta_1^{(\alpha)} = \log_{E_\alpha} E_1(z) = \frac{\log_e E_1(z)}{\log_e E_\alpha},$$

finally, on using the relations $E_1(z) = e^z, \log_e e = 1$, we find

$$\zeta_1^{(\alpha)} = \frac{\log_e E_1(z)}{\log_e E_\alpha} = \frac{z \log_e e}{\log_e E_\alpha} = \frac{z}{\log_e E_\alpha}.$$

Therefore, we have

$$\zeta_1^{(\alpha)} = \frac{z}{\log_e E_\alpha}, \alpha > 0.$$

□

II) Again, to prove that

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \zeta_m^{(\alpha)} \rightarrow \infty.$$

Proof. Use the relations

$\lim_{m \rightarrow \infty} \log_e E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}) = \lim_{z \rightarrow 1} \log_e E_0(z), E_0(z) = \frac{1}{1-z}$ in the Eqn. (1.2) and by above logarithmic formula given in I), we find that

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \zeta_m^{(\alpha)} = \frac{1}{\log_e E_\alpha} \lim_{m \rightarrow \infty} \log_e E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}) = \frac{1}{\log_e E_\alpha} \lim_{z \rightarrow 1} \log_e \left(\frac{1}{1-z} \right).$$

Thus there exists following relations

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \zeta_m^{(\alpha)} = \frac{1}{\log_e E_\alpha} \lim_{z \rightarrow 1} [z + \frac{z^2}{2} + \frac{z^3}{3} + \dots + \frac{z^n}{n} + \dots] = \frac{1}{\log_e E_\alpha} \lim_{n \rightarrow \infty} [1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{3} + \dots + \frac{1}{n}].$$

Therefore, we may write

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \zeta_m^{(\alpha)} = \frac{1}{\log_e E_\alpha} \lim_{n \rightarrow \infty} [\{1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{3} + \dots + \frac{1}{n} - \log n\} + \log n].$$

Now, here use the relation of Euler - Mascheroni constant γ , (**H. M. Srivastava & Manocha**, 1984, p. 20) given by

$\gamma = \lim_{n \rightarrow \infty} \{1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{3} + \dots + \frac{1}{n} - \log n\} \cong 0.5772156649\dots$, we write

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \zeta_m^{(\alpha)} = \frac{1}{\log_e E_\alpha} \lim_{n \rightarrow \infty} [\gamma + \log n] \rightarrow \infty.$$

In order to discuss some more properties of Mittag - Leffler function E_α , we prefer to use the Mellin-Barnes integral formula given by (Mathai & Haubold, 2008, p. 88)

$$E_\alpha(z) = \frac{1}{2\pi i} \int_{c-i\infty}^{c+i\infty} \frac{\Gamma(s)\Gamma(1-s)}{\Gamma(1-\alpha s)} (-z)^{-s} ds, 0 < c < 1, s \in \mathbb{C}$$

and

$$\alpha \in \mathbb{R}, \alpha > 0, |\arg(z)| < \pi, i = \sqrt{-1}, \text{ in throughout this paper.} \tag{1.5}$$

Also, we determine the analyticity of logarithmic Mittag -Leffler function $\zeta_m^{(\alpha)}(z)$ and introduce the theory and concept of derivative of complex order defined by Campos (Campos, 1984) as the derivative of complex order ν of complex function $f(z)$ with respect to the complex variable z . Next, we apply fractional calculus theory and obtain extended Pochhammer’s type integral representations and Rodrigues formulae (Oldham & Spanier, 2006, pp. 186 -192) of some known special functions through their complex order derivatives. In a compartment method, to obtain the area of spread of infectious disease, it is supposed that the area spread depends on various parameters with weight functions. A quite different approach using a property of the logarithmic Mittag - Leffler function, we obtain the spread area of infectious diseases for different weight functions and parameters in terms of Lauricella’s multiple hypergeometric functions (H. M. Srivastava & Manocha, 1984, p. 60). It is noted that various distinguished roles of the Mittag-Leffler function and its properties are described in the researches ((Kilbas, Srivastava, & Trujillo, 2006) – (Kiryakova & Luchko, 2010), (Rogosin, 2015) – (B. L. Srivastava, Pathan, & Kumar, 2020)) and its generalizations in fractional analysis and fractional modeling are analysed in the work of researchers ((Caponetto, Dongola, & L. Fortuna, 2010), (Diethelm, 2010), (Dzherbashian, 1966), (Gorenflo, Kilbas, Mainardi, & Rogosin, 2014), (Gorenflo, Mainardi, & Srivastava, 1998), (Hilfer, 2000), (Osler, 1972) and (Podlubny, 1999)).

2 Analyticity of logarithmic Mittag -Leffler function $\zeta_m^{(\alpha)}(z)$

To determine the analyticity of logarithmic Mittag -Leffler function $\zeta_m^{(\alpha)}(z)$, we present following lemmas and theorems:

Lemma 2.1. *If $s \in \mathbb{C}$ and $\alpha \in \mathbb{R}, \alpha > 0$, then for $0 < c < 1$, the Mellin - Barnes type integral of E_α is given by*

$$E_\alpha = \frac{1}{2\pi i} \int_{c-i\infty}^{c+i\infty} \frac{\Gamma(s)\Gamma(1-s)}{\Gamma(1-\alpha s)} (e^{\pi i})^{-s} ds. \tag{2.1}$$

Proof. The contour integral in (2.1) separates all poles $s = -k, k = 0, 1, 2, \dots$ to the left and all poles $s = n + 1, n = 0, 1, 2, \dots$ to the right. Hence, by calculus of residue ($\lim_{s \rightarrow -k} (s + k)\Gamma(s) = \frac{(-1)^k}{k!}$ and the sum of the residue, at the points $s = 0, -1, -2, \dots$ of the contour integral in (2.1), we write

$$\begin{aligned} \frac{1}{2\pi i} \int_{c-i\infty}^{c+i\infty} \frac{\Gamma(s)\Gamma(1-s)}{\Gamma(1-\alpha s)} (-1)^{-s} ds &= \sum_{k=0}^{\infty} \lim_{s \rightarrow -k} \frac{(s+k)\Gamma(s)\Gamma(1-s)}{\Gamma(1-\alpha s)} \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-1)^k}{k!} \frac{\Gamma(1+k)}{\Gamma(1+\alpha k)} (-1)^k. \end{aligned} \tag{2.2}$$

Now, using the definition of $E_\alpha(z)$ given in (1.1) with $z = 1$, (2.2) becomes

$$\frac{1}{2\pi i} \int_{c-i\infty}^{c+i\infty} \frac{\Gamma(s)\Gamma(1-s)}{\Gamma(1-\alpha s)} (e^{\pi i})^{-s} ds = E_\alpha. \tag{2.3}$$

Hence, the result (2.1) is found. This result is obviously identical to the formula (1.5) (when, $z = 1$).

Set $\alpha = 1$ in the formula (2.1) to get the Mellin - Barnes type integral for $E_1 = e$ as

$$E_1 = e = \frac{1}{2\pi i} \int_{c-i\infty}^{c+i\infty} \Gamma(s)(e^{\pi i})^{-s} ds, \text{ when } 0 < c < 1. \tag{2.4}$$

□

Lemma 2.2. *If $f(z)$ is holomorphic on a simply connected domain $\mathbb{D} \subset \mathbb{C}$ and $0 \notin f(\mathbb{D})$ then there exists another function $g(z) = \log f(z)$, holomorphic on \mathbb{D} and $f(\mathbb{D}) = \mathbb{C} \setminus \{0\}$ is not simply connected.*

Proof. By the relation $g(z) = \log f(z)$, we may write $f(z) = \exp[g(z)] = \exp[g(z) + 2n\pi i] \forall n = 0, 1, 2, \dots$. Since there is no complex number $[g(z) + 2n\pi i] \in \mathbb{C} \forall n = 0, 1, 2, \dots$ so that $f(z)$ becomes zero, hence $0 \notin f(\mathbb{C}) \forall z \in \mathbb{D} = \mathbb{C}$. Again, \mathbb{D} is simply connected, then, there exists $\frac{d}{dz}g(z) = \frac{\frac{d}{dz}f(z)}{f(z)} := g'(z) = \frac{f'(z)}{f(z)}$. Thus we have

$$g(z) = \int_{z_0}^z \frac{f'(\xi)}{f(\xi)} d\xi. \tag{2.5}$$

Now in (2.5), for example set $f(z) = e^z$, then by the relation $g(z) = \log f(z)$, the left hand side of (2.5) becomes z , and that of right hand side is $z - z_0$ and thus ultimately, the result is contradiction. Hence $g(z)$ could not be defined for a continuous single-valued branch of $\log f(z)$. Therefore in this case $f(\mathbb{D}) = \mathbb{C} \setminus \{0\}$ is not simply connected. □

Lemma 2.3. *If $f(z)$ is an entire function $\forall z \in \mathbb{C}$, in the complex plane, then there exists another function $G(z) = e^{-z} \log f(z)$ analytic $\forall z \in \mathbb{C}$ in that complex plane.*

Proof. By the relation $G(z) = e^{-z} \log f(z)$, we have $\log f(z) = e^z G(z)$ so that by Lemma 2.2, we get

$$\int_{z_0}^z \frac{f'(\xi)}{f(\xi)} d\xi = (e^\xi G(\xi)) \Big|_{\xi=z_0}^{\xi=z} = \log f(z) - \log f(z_0). \tag{2.6}$$

Now for the complex analysis involved, we refer Conway (Conway, 1973). It follows immediately that the proof of the Lemma 2.3 is trivial. To verify the equality, we set $f(z) = e^z$ in both sides of this result and the Lemma is followed.

For another example, set $f(z) = E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})$, $\forall m \in \mathbb{N}^*, \mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}, L < \infty$, in Lemma 2.3, then we have an analytic function

$$G(z) = e^{-z} \log E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}). \tag{2.7}$$

Now on differentiating both the sides of (2.7), we have

$$e^{-z} \frac{d}{dz} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}) = e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}) + \frac{d}{dz} (e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}))$$

which is a linear differential equation

$$\frac{d}{dz} G(z) + G(z) = \frac{\frac{d}{dz} (e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}))}{E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})} + e^{-z},$$

whence, upon integration, we obtain an integral function

$$G(z) = e^{-z} \int \left\{ \frac{d}{dz} \log(e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})) \right\} dz + ze^{-z} + C,$$

C is arbitrary constant, or its equivalent form

$$G(z) = e^{-z} \log(e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})) + ze^{-z} + C,$$

C is arbitrary constant.

But, by (2.7) $G(0) = 0$ and $\lim_{z \rightarrow 0} \log(e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})) = 0$. Thus $C = 0$ and we find that

$$G(z) = e^{-z} \log(e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})) + ze^{-z}. \tag{2.8}$$

Now multiply both sides of (2.8) by $A^{(\alpha)}$ and then use (1.1) and (1.2) to get a valuable relation

$$\zeta_m^{(\alpha)}(z) = \chi_m^{(\alpha)}(z) + A^{(\alpha)}z, \forall z \in \mathbb{C}, \alpha \in \mathbb{R}, \alpha > 0, m \in \mathbb{N}^*, \mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}, L < \infty$$

where

$$\chi_m^{(\alpha)}(z) = A^{(\alpha)} \log\{e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})\}. \tag{2.9}$$

Again then, letting $\Omega_m^{(\alpha)}(z) = \zeta_m^{(\alpha)}(z) - \chi_m^{(\alpha)}(z)$ in (2.9), we have

$$\frac{d}{dz} \Omega_m^{(\alpha)}(z) = A^{(\alpha)} \Rightarrow \{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}' dz = A^{(\alpha)} dz \tag{2.10}$$

and

$$G(\xi, z) = \lim_{\xi \rightarrow z} \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z)}{\xi - z} \right\} = A^{(\alpha)},$$

where the equation $\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z) = 0$ has a single root $\xi = z$ in a complex $\xi -$ plane in a region \mathbb{D} . □

Theorem 2.1. *If $\Omega_m^{(\alpha)}(z) = \zeta_m^{(\alpha)}(z) - \chi_m^{(\alpha)}(z)$, $\zeta_m^{(\alpha)}(z)$, and $\chi_m^{(\alpha)}(z)$ are given in (1.1) and (2.9), respectively, $\forall z \in \mathbb{D} - \partial\mathbb{D} \subset \mathbb{C}$, $\alpha \in \mathbb{R}$, $\alpha > 0$, $m \in \mathbb{N}^*$, $\mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}$, $L < \infty$, and there is a continuous function $G(\xi, z) = \lim_{\xi \rightarrow z} \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z)}{\xi - z} \right\} = A^{(\alpha)}$, the equation $\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z) = 0$, in a region \mathbb{D} of a complex $\xi -$ plane, has single root $\xi = z$, and on a regular arc $\partial\mathbb{D}$ of length l , where ϑ_k is a point on the regular arc $\partial\mathbb{D}$ lying between the points ξ_{k-1} and ξ_k and $\vartheta_k = \xi(\tau_k) = x(\tau_k) + iy(\tau_k) \forall t_{k-1} \leq \tau_k \leq t_k; k = 1, 2, \dots$, also $\lim_{n \rightarrow \infty} |\sum_{k=1}^n (\xi_k - \xi_{k-1})| = \int_{\partial\mathbb{D}} |d\xi| = l$, then there exists an absolute value*

$$\left| \lim_{\xi \rightarrow z} \int_{\partial\mathbb{D}} G(\xi, z) d\xi \right| \leq |A^{(\alpha)}| l. \tag{2.11}$$

Proof. Since in the Theorem 2.1, $\forall z \in \mathbb{D} - \partial\mathbb{D} \subset \mathbb{C}$, $\alpha \in \mathbb{R}$, $\alpha > 0$, $m \in \mathbb{N}^*$, $\mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}$, $L < \infty$, the equation $\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z) = 0$, in a region \mathbb{D} of a complex $\xi -$ plane, has single root $\xi = z$, and on a regular arc $\partial\mathbb{D}$ of length l , where ϑ_k is a point on the regular arc $\partial\mathbb{D}$ lying between the points ξ_{k-1} and ξ_k and $\vartheta_k = \xi(\tau_k) = x(\tau_k) + iy(\tau_k) \forall t_{k-1} \leq \tau_k \leq t_k; k = 1, 2, \dots$, so let the points $a = \xi_0 < \xi_1 < \dots < \xi_n = b$ lie on the arc of length l in the interval $(a, b) \subset (-\infty, \infty)$. Then by (2.10) and by Campos theory for complex derivatives (Campos, 1984), the left hand side of the integral of the equation (2.11) is written as

$$\begin{aligned} \left| \lim_{\xi \rightarrow z} \int_{\partial\mathbb{D}} G(\xi, z) d\xi \right| &= \lim_{n \rightarrow \infty} \left| \sum_{k=1}^n \left[\lim_{\xi \rightarrow z} \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z)}{\xi - z} \right\} \right] (\xi_k - \xi_{k-1}) \right| \\ &\leq \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{k=1}^n |A^{(\alpha)}| |\xi_k - \xi_{k-1}| \leq |A^{(\alpha)}| \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{k=1}^n |\xi_k - \xi_{k-1}| \leq |A^{(\alpha)}| l. \end{aligned}$$

Hence, the theorem is followed. □

Full proof of the inequality

$$|\lim_{\xi \rightarrow z} \int_{\partial D} G(\xi, z) d\xi| \leq |A^{(\alpha)}| |l|.$$

Consider

$$|\lim_{\xi \rightarrow z} \int_{\partial D} G(\xi, z) d\xi| = \lim_{n \rightarrow \infty} \left| \sum_{k=1}^n \left[\lim_{\xi \rightarrow z} \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z)}{\xi - z} \right\} (\xi_k - \xi_{k-1}) \right] \right|$$

By Eqns. (2.9) and (2.10), such that $\lim_{\xi \rightarrow z} \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z)}{\xi - z} \right\} = \frac{d}{dz} \Omega_m^{(\alpha)}(z) = A^{(\alpha)}$, then we find

$$|\lim_{\xi \rightarrow z} \int_{\partial D} G(\xi, z) d\xi| \leq |A^{(\alpha)}| \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{k=1}^n [|\xi_k - \xi_{k-1}|] \leq |A^{(\alpha)}| |\xi_n - \xi_0| \leq |A^{(\alpha)}| |b - a|,$$

and then, we get

$$|\lim_{\xi \rightarrow z} \int_{\partial D} G(\xi, z) d\xi| \leq |A^{(\alpha)}| |l|.$$

Theorem 2.2. If $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, defined by the formula $T(f) = \lim_{\xi \rightarrow x} \int_{-\infty}^{+\infty} f(\xi) \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(x)}{\xi - x} \right\} d\xi$, then, for $\int_{-\infty}^{+\infty} |f(\xi)| d\xi \leq M < \infty$, $\alpha \in \mathbb{R}$, $\alpha > 0$, $\forall \xi, x \in (-\infty, \infty)$, there exists an estimate

$$|T(f)| \leq \{LM|A^{(\alpha)}|\}^{\frac{1}{2}}. \tag{2.12}$$

Proof. Starting with the inequality given in (1.1) and the inequality of the integral (2.11), and using the techniques for Cauchy Schwarz inequality in (Steele, 2004, p.108), the left hand side of (2.12) is written as

$$\begin{aligned} & \left| \lim_{\xi \rightarrow x} \int_{-\infty}^{+\infty} f(\xi) \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(x)}{\xi - x} \right\} d\xi \right|^2 \\ & \leq \int_{-\infty}^{+\infty} \{|f(\xi)|\}^{\frac{1}{2}} d\xi \lim_{\xi \rightarrow x} \int_{-\infty}^{+\infty} \left\{ \left| \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(x)}{\xi - x} \right\} \right|^{\frac{1}{2}} \right\}^2 d\xi \end{aligned}$$

On applying the Theorem 2.1, we have

$$\begin{aligned} & \left| \lim_{\xi \rightarrow x} \int_{-\infty}^{+\infty} f(\xi) \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(x)}{\xi - x} \right\} d\xi \right|^2 \\ & \leq \int_{-\infty}^{+\infty} |f(\xi)| d\xi \lim_{\xi \rightarrow x} \int_{-\infty}^{+\infty} \left| \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(x)}{\xi - x} \right\} \right| d\xi \leq LM|A^{(\alpha)}|. \end{aligned}$$

In this way, we obtain the estimate

$$\left| \lim_{\xi \rightarrow x} \int_{-\infty}^{+\infty} f(\xi) \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(x)}{\xi - x} \right\} d\xi \right| \leq \{LM|A^{(\alpha)}|\}^{\frac{1}{2}}.$$

Hence, inequality of the Theorem 2.2 is established. □

3 Campos theory and extended derivative of complex function $f(z)$ with respect to a complex function $\Omega_m^{(\alpha)}(z)$

In this section, we introduce the theory and concept of derivative of complex order defined by Campos (Campos, 1984, Eqn. (1), p. 113) as the derivative of complex order ν of complex function $f(z)$ with respect to z , the complex variable, in the form

$$f^{(\nu)}(z) \equiv \frac{d^\nu f}{dz^\nu} \equiv D^\nu f(z) \equiv \frac{\Gamma(\nu + 1)}{2\pi i} \int_{\partial\mathbb{D}} (\xi - z)^{-\nu-1} f(\xi) d\xi, \tag{3.1}$$

$$\arg(z - \delta) < \arg(\xi) < \arg(z + \delta); f(\xi) \sim 0(\xi^{\Re(\nu)-\epsilon}), \epsilon > 0 \text{ for some } \delta > 0.$$

Here in formula (3.1), ν is any complex number other than a negative integer, implying that the Gamma function $\Gamma(\nu + 1)$ is analytic, as its poles; $\nu + 1 = 0, -1, -2, \dots$; have been excluded. The function $f(z)$ is a complex function of a complex variable z , analytic in the (open) interior $\mathbb{D} - \partial\mathbb{D}$ of the (closed) region of integration \mathbb{D} , which may or may not include the point-at-infinity; the boundary $\partial\mathbb{D}$ is a simple and regular (or rectifiable) curve, and on it the function $f(\xi)$ satisfies one of the progressively less stringent conditions that it is analytic and it is uniformly continuous $f(z) \rightarrow f(\xi)$ as z in $\mathbb{D} - \partial\mathbb{D}$ tends to ξ on \mathbb{D} ; it is bounded on $\partial\mathbb{D}$, with at most a finite number of discontinuities.

The Cauchy kernel $(\xi - z)^{-\nu-1}$ is single valued if ν is an integer, and the principal branch of this many-valued function is taken if ν is not an integer. The contour of integration $\partial\mathbb{D}$ is described in the positive (counterclockwise) direction around z , and does not cross any branch-cuts in the ξ -plane; if any of the branch-cuts is infinite, the contour $\partial\mathbb{D}$ must be open, and can only touch the cut at the point at infinity; if there are no branch-cuts, or all are finite, the contour $\partial\mathbb{D}$ is closed and finite (i.e. a loop), and may or may not touch a branch-point, as necessary to ensure that the integrand returns to the initial value after describing the loop; the integral should be independent of the contour (provided it is deformed without crossing branch-cuts or touching any new branch-points and z remains in its interior), and uniformly convergent with regard to z .

In a case, when we set $\nu = +n, \forall n \in \mathbb{Z}^+$, in (3.1), it becomes the Cauchy (1825) integral theorem, given by Campos (Campos, 1984, Eqn. (2), p. 114)

$$f^{(n)}(z) \equiv \frac{d^n f}{dz^n} \equiv D^n f(z) \equiv \frac{n!}{2\pi i} \int_{(z^+)} (\xi - z)^{-n-1} f(\xi) d\xi. \tag{3.2}$$

(See also, (Conway, 1973), (Oldham & Spanier, 2006) and (Pathan & Kumar, 2019)).

In another case, when a function $f(z)$ with a branch - point at $z = z_0$ and with complex exponent μ , not an integer, that is $f(z) = (z - z_0)^\mu g(z)$, $g(z)$ is analytic, then the derivative of complex order ν of complex function $f(z)$ of complex variable z , is defined by an Pochhammer's type integral as (see Campos (Campos, 1984, Eqn. (13), p. 118))

$$\frac{d^\nu \{(z - z_0)^\mu g(z)\}}{dz^\nu} \equiv (4\pi)^{-1} e^{-i\pi\mu} \frac{\Gamma(\nu + 1)}{\sin \mu\pi} \int_{(z^+, z_0^+, z_0^-, z^-)} (\xi - z_0)^\mu g(\xi) (\xi - z)^{-\nu-1} d\xi, \tag{3.3}$$

$\arg(z - \delta) < \arg(\xi) < \arg(z + \delta); \lim_{\xi \rightarrow \infty} \xi^m f(\xi) = 0$, some $\delta > 0$ and for all m .

Theorem 3.1. *If $G(\xi, z) = \lim_{\xi \rightarrow z} \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z)}{\xi - z} \right\} = A^{(\alpha)} = \{\log_e E_\alpha\}^{-1}$, and the equation $\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z) = 0$ has single root $\xi = z$ in \mathbb{D} , $\Omega_m^{(\alpha)}(z)$ is given in (2.10), and the function $f : \mathbb{D} \rightarrow \mathbb{C}$, defined by $f(z) = (z - z_0)^\mu g(z) \forall z, z_0 \in \mathbb{C}$, $g(z)$ is analytic in complex ξ -plane, then $\forall \nu, \mu \in \mathbb{C}$, there exists a extended Pochhammer's type contour integral formula for complex ν order derivative with respect to the function $\Omega_m^{(\alpha)}(z)$ as*

$$\begin{aligned} & \frac{d^{\nu} \{(z - z_0)^{\mu} g(z)\}}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{\nu}} \\ &= \frac{e^{-i\pi\mu} \Gamma(\nu + 1)}{4\pi \sin \mu\pi} \{\log_e E_{\alpha}\}^{\nu} \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi - z_0)^{\mu} g(\xi) (\xi - z)^{-\nu-1} d\xi. \end{aligned} \quad (3.4)$$

Proof. By the rulings of (3.1) and (3.3), we define

$$\begin{aligned} & \frac{d^{\nu} \{(z - z_0)^{\mu} g(z)\}}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{\nu}} = \frac{e^{-i\pi\mu} \Gamma(\nu + 1)}{4\pi \sin \mu\pi} \\ & \times \lim_{\xi \rightarrow z} \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi - z_0)^{\mu} g(\xi) (\xi - z)^{-\nu-1} \{G(\xi, z)\}^{-\nu-1} \{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi)\}' d\xi \\ &= \frac{e^{-i\pi\mu} \Gamma(\nu + 1)}{4\pi \sin \mu\pi} \\ & \times \lim_{\xi \rightarrow z} \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi - z_0)^{\mu} g(\xi) (\xi - z)^{-\nu-1} \left\{ \frac{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi) - \Omega_m^{(\alpha)}(z)}{\xi - z} \right\}^{-\nu-1} \{\Omega_m^{(\alpha)}(\xi)\}' d\xi. \end{aligned}$$

Then, in it apply the results due to (2.10), the Theorem 2.1 and (1.1). Thus, we get the result

$$\begin{aligned} & \frac{d^{\nu} \{(z - z_0)^{\mu} g(z)\}}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{\nu}} \\ &= \frac{e^{-i\pi\mu} \Gamma(\nu + 1)}{4\pi \sin \mu\pi} \lim_{\xi \rightarrow z} \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi - z_0)^{\mu} g(\xi) (\xi - z)^{-\nu-1} \{A^{(\alpha)}\}^{-\nu} d\xi. \end{aligned}$$

By making use of this result, we easily obtain (3.4). This completes the proof of the Theorem. \square

Remark 3.1. To verify above result (3.4), put $\alpha = 1$ in formula (3.4) and use the property of E_{α} in (1.3) for $\log_e E_{\alpha}$ as $\log_e E_{\alpha}|_{\alpha=1} = 1$, then $A^{(\alpha)} = 1$ and $\Omega_m^{(\alpha)}(z) = z$ and hence, this formula becomes equivalent to the formula (3.3), (see Campos (Campos, 1984)).

4 An application to obtain the extended Pochhammer’s type integral representations and Rodrigues formulae of hypergeometric functions

In this section, we apply our result (3.4) of the Theorem 3.1 and obtain the extended Pochhammer’s type integral representations and Rodrigues formulae of various known hypergeometric functions.

To achieve our goal, we present an integral representation of Kummer’s function ${}_1F_1[.]$ by Erdelyi (ErdImagelyi, Magnus, Oberhettinger, & Tricomi, 1953, Vol. 1, p. 271) due to Campos (Campos, 1984, Eqn. (37) with (36b)) as the Pochhammer type contour integral given by

$${}_1F_1[b; c; z] = B \int^{(z^+, 0^+, z^-, 0^-)} \xi^{b-1} (\xi - z)^{c-b-1} e^{\xi} d\xi, \quad (4.1)$$

where, $B = \frac{1}{4\pi^2} e^{-ib\pi} \Gamma(1 - b) \Gamma(c) \Gamma(1 + b - c) z^{1-c}$.

Now in (3.4), put $\mu = b - 1$, $\nu = b - c$, $z_0 = 0$, $g(z) = e^z$, the complex $b - 1$ is not an integer, and thus multiply both of the sides by the function $\Gamma(1 - b) \Gamma(c) z^{1-c} \frac{\sin b\pi}{\pi}$, and use the results (2.10) and (1.1), and compare with (4.1) to get

$$\begin{aligned} & \Gamma(1-b)\Gamma(c)z^{1-c} \frac{\sin b\pi}{\pi} \frac{d^{b-c}(z^{b-1}e^z)}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{b-c}} = \frac{\Gamma(c)}{\Gamma(b)}z^{1-c} \frac{d^{b-c}(z^{b-1}e^z)}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{b-c}} = {}^{(\alpha)}F_1[b; c; z] \text{ (let)} \\ & = e^{-i\pi b}\Gamma(1-b)\Gamma(c) \frac{\Gamma(b-c+1)}{4\pi^2} z^{1-c} \{\log_e E\alpha\}^{b-c} \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi)^{b-1} e^\xi (\xi-z)^{c-b-1} d\xi \\ & = \{\log_e E\alpha\}^{b-c} {}_1F_1[b; c; z]. \end{aligned} \tag{4.2}$$

Therefore, the extended Pochhammer type contour integral representation of Kummer’s type hypergeometric function ${}^{(\alpha)}F_1[b; c; z]$ is of the form

$$\begin{aligned} {}^{(\alpha)}F_1[b; c; z] &= \frac{\Gamma(c)}{\Gamma(b)}z^{1-c} \frac{d^{b-c}(z^{b-1}e^z)}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{b-c}} \\ &= e^{-i\pi b}\Gamma(1-b)\Gamma(c) \frac{\Gamma(b-c+1)}{4\pi^2} z^{1-c} \{\log_e E\alpha\}^{b-c} \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi)^{b-1} e^\xi (\xi-z)^{c-b-1} d\xi. \end{aligned} \tag{4.3}$$

Remark 4.1. Setting $\alpha = 1$ in the result (4.3), we find the results of Compose (Campos, 1984, Eqn. (37) with (36b)).

Again in (3.4), set $\mu = b - 1, \nu = b - c, z_0 = 0, g(z) = (1 - \sigma z)^{-\gamma}(1 - \rho z)^{-\beta}$, the complex $b - 1$ is not an integer, $|\sigma z| < 1, |\rho z| < 1$ and then multiply both the sides by the function $\Gamma(1-b)\Gamma(c)z^{1-c} \frac{\sin b\pi}{\pi}$. Now use the results of (4.2) together with the formula (Srivastava and Manocha (H. M. Srivastava & Manocha, 1984, p.290)) to obtain the Pochhammer contour integral of Appell’s function $F_1[.,.]$ of two variables, given by

$$\begin{aligned} {}^{(\alpha)}F_1[b, \gamma, \beta; c; \sigma z, \rho z] &= \frac{\Gamma(c)}{\Gamma(b)}z^{1-c} \frac{d^{b-c}(z^{b-1}(1-\sigma z)^{-\gamma}(1-\rho z)^{-\beta})}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{b-c}} \\ &= e^{-i\pi b}\Gamma(1-b)\Gamma(c) \frac{\Gamma(b-c+1)}{4\pi^2} z^{1-c} \{\log_e E\alpha\}^{b-c} \\ &\quad \times \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi)^{b-1} (1-\sigma\xi)^{-\gamma}(1-\rho\xi)^{-\beta} (\xi-z)^{c-b-1} d\xi \\ &= \{\log_e E\alpha\}^{b-c} F_1[b, \gamma, \beta; c; \sigma z, \rho z]. \end{aligned} \tag{4.4}$$

Further, put $\sigma = 1, \rho = 0$ in Eqn. (4.4), to find the Pochhammer’s type contour integral formula for the Gaussian hypergeometric function ${}_2F_1[.,.]$, given by

$$\begin{aligned} {}^{(\alpha)}F_2[b, \alpha; c; z] &= \frac{\Gamma(c)}{\Gamma(b)}z^{1-c} \frac{d^{b-c}(z^{b-1}(1-z)^{-\alpha})}{d\{\Omega_m^{(\alpha)}(z)\}^{b-c}} \\ &= e^{-i\pi b}\Gamma(1-b)\Gamma(c) \frac{\Gamma(b-c+1)}{4\pi^2} z^{1-c} \{\log_e E\alpha\}^{b-c} \\ &\quad \times \int^{(z^+, z_0^+, z^-, z_0^-)} (\xi)^{b-1} (1-\sigma\xi)^{-\alpha}(1-\xi)^{-\gamma} (\xi-z)^{c-b-1} d\xi \\ &= \{\log_e E\alpha\}^{b-c} {}_2F_1[b, \gamma; c; z]. \end{aligned} \tag{4.5}$$

Remark 4.2. Setting $\alpha = 1$ in the result (4.5), we find the results of Compose (Campos, 1984, Eqn. (32) with (31b)).

5 An application in the case of spread of infectious disease in terms of multiple hypergeometric functions

In this section, we consider another property of the logarithmic Mittag - Leffler function to obtain the area of spread of infectious disease for different parameters and weight functions. The results are evaluated in terms of Lauricella’s multiple hypergeometric functions.

Theorem 5.1. *If $G(z) = e^{-z} \log E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})$, (given in Lemma 2.3) and $e^{-z} z^{-\frac{r}{m}} F(z) \in L_1(\mathbb{R})$, $\forall z \in \mathbb{C}$, $m \in \mathbb{N}^*$, $\mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}$, $L < \infty$, there exists a function $F : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, defined by $\Delta = \int_{\mathbb{R}} F(\xi) (\frac{d}{d\xi} \{\exp[e^{\xi} G(\xi) - \xi]\}) d\xi$, and then*

$$\Delta = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{1}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} \int_{\mathbb{R}} e^{-\xi} \xi^{-\frac{r}{m}} F(\xi) d\xi. \tag{5.1}$$

Proof. Since $G(z) = e^{-z} \log E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})$, we may write

$$\log E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}) = e^z G(z) \Rightarrow e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}) = \exp[e^z G(z) - z],$$

so that on using the formula (see Mathai and Haubold (Mathai & Haubold, 2008, p. 84)),

$$\frac{d}{dz} (e^{-z} E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}})) = e^{-z} \sum_{r=1}^{m-1} \frac{z^{-\frac{r}{m}}}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})},$$

we may further write as

$$\frac{d}{dz} \exp[e^z G(z) - z] = e^{-z} \sum_{r=1}^{m-1} \frac{z^{-\frac{r}{m}}}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})}.$$

Thus we have

$$\int_{\mathbb{R}} F(\xi) (\frac{d}{d\xi} \{\exp[e^{\xi} G(\xi) - \xi]\}) d\xi = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{1}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} \int_{\mathbb{R}} e^{-\xi} \xi^{-\frac{r}{m}} F(\xi) d\xi,$$

which gives the result (5.1). □

Theorem 5.2. *Let the infectious disease is spreading by the rulings $F(x) = (\frac{d}{dx} \{\exp[e^x G(x) - x]\})$, $x > 0$, where, $G(x) = e^{-x} \log E_{\frac{1}{m}}(x^{\frac{1}{m}})$; $\forall m \in \mathbb{N}^*$, $\mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}$, $L < \infty$; with the weight function $P(x) = e^x \prod_{j=1}^n ((\rho_0 - a_j x))^{-b_j}$, and the parameters $\rho_0 > 0$, $b_j \in \mathbb{R}$, $0 < a_j < 1 \forall j = 1, 2, 3, \dots, n$; then, for $\rho > \rho_0$, the spreading area Δ of the disease in the domain $(\rho_0, \rho) \in \mathbb{R}$, is obtained by the formula $\Delta = \int_{\rho_0}^{\rho} P(x) (\frac{d}{dx} \{\exp[e^x G(x) - x]\}) dx$ and found by*

$$\Delta = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{(\rho - \rho_0) \prod_{j=1}^n (\rho_0(1 - a_j))^{-b_j}}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} (\rho_0)^{-\frac{r}{m}} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(\frac{r}{m})_k}{(k+1)!} \left(-\left\{\frac{\rho - \rho_0}{\rho_0}\right\}\right)^k \times F_D^{(n)}(k+1, b_1, \dots, b_n; k+2; \frac{((\rho - \rho_0)a_1)}{(\rho_0(1 - a_1))}, \dots, \frac{((\rho - \rho_0)a_n)}{(\rho_0(1 - a_n))}). \tag{5.2}$$

Here, the $F_D^{(n)}(\cdot)$ being a Lauricella’s multiple hypaergetic function defined in (H. M. Srivastava & Manocha, 1984, Eqn.(4),p. 60).

Proof. Starting from (5.1), we have

$$\Delta = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{1}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} \int_{\rho_0}^{\rho} e^{-x} x^{-\frac{r}{m}} P(x) dx = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{1}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} \int_{\rho_0}^{\rho} x^{-\frac{r}{m}} \prod_{j=1}^n (\rho_0 - a_j x)^{-b_j} dx,$$

$$\forall m \in \mathbb{N}^*, \mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}, L < \infty.$$

Now suppose $0 < \rho_0 < \rho$, $x - \rho_0 = (\rho - \rho_0)t \quad \forall 0 < \rho_0 \leq x \leq \rho, t \geq 0^+$, then

$$\Delta = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{(\rho - \rho_0) \prod_{j=1}^n (\rho_0(1 - a_j))^{-b_j}}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} \int_0^1 (\rho_0 + (\rho - \rho_0)t)^{-\frac{r}{m}} \prod_{j=1}^n \left(1 - \frac{((\rho - \rho_0)a_j)}{(\rho_0(1 - a_j))} t\right)^{-b_j} dt$$

$$\Rightarrow \Delta = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{(\rho - \rho_0) \prod_{j=1}^n (\rho_0(1 - a_j))^{-b_j}}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} (\rho_0)^{-\frac{r}{m}} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(\frac{r}{m})_k}{k!} \left(-\frac{(\rho - \rho_0)}{\rho_0}\right)^k$$

$$\times \int_0^1 t^{k+1-1} (1-t)^{k+2-(k+1)-1} \prod_{j=1}^n \left(1 - \frac{((\rho - \rho_0)a_j)}{(\rho_0(1 - a_j))} t\right)^{-b_j} dt,$$

which on applying the technique of Chandel, Agrawal and Kumar (**Chandel, Agrawal, & Kumar**, 1993), and the formula of the Exton (**Exton**, 1976, Eqn. (2.3.6), p. 49) yields the result (5.2). □

Remark 5.1. In the Theorem 5.2, we have used the ruling,

$$F(x) = \left(\frac{d}{dx}\{\exp[e^x G(x) - x]\}\right) \text{ and } G(x) = e^{-x} \log E_{\frac{1}{m}}\left(x^{\frac{1}{m}}\right),$$

which emphasize the following useful integral

$$\int_{t_0}^t F(x) dx = E_{\frac{1}{m}}\left(t^{\frac{1}{m}}\right) e^{-t} - E_{\frac{1}{m}}\left(t_0^{\frac{1}{m}}\right) e^{-t_0} \quad \forall m \in \mathbb{N}^*, \mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}, L < \infty.$$

Theorem 5.3. Let the infectious disease is spreading by the rulings $F(x) = \left(\frac{d}{dx}\{\exp[e^x G(x) - x]\}\right)$, $x > 0$, where, $G(x) = e^{-x} \log E_{\frac{1}{m}}\left(x^{\frac{1}{m}}\right)$; $\forall m \in \mathbb{N}^*, \mathbb{N}^* = \{2, 3, 4, \dots, L\}, L < \infty$; with the weight function $P(x) = \prod_{j=1}^n {}_1F_1(b_j; c_j; a_j x)$, $|x| < \infty$ and the parameters $b_j \in \mathbb{R}, a_j > 0, c_j \neq 0, -1, -2, \dots, \forall j = 1, 2, 3, \dots, n$, and $|a_1 + \dots + a_n| < 1$. Then the spreading area Δ of the disease in the domain $(0, \infty) \subset \mathbb{R}$, is obtained by the formula $\Delta' = \int_0^{\infty} P(x) \left(\frac{d}{dx}\{\exp[e^x G(x) - x]\}\right) dx$ and found by

$$\Delta' = \sum_{r=1}^{m-1} F_A^{(n)}\left(1 - \frac{r}{m}, b_1, \dots, b_n; c_1, \dots, c_n; a_1, \dots, a_n\right). \tag{5.3}$$

Proof. In the similar manner of Theorem 5.2, we have

$$\Delta' = \int_0^{\infty} P(x) \left(\frac{d}{dx}\{\exp[e^x G(x) - x]\}\right) dx$$

$$= \sum_{r=1}^{m-1} \frac{1}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})} \int_0^{\infty} e^{-x} x^{-\frac{r}{m}} \prod_{j=1}^n {}_1F_1(b_j; c_j; a_j x) dx.$$

Then apply the Euler integral formula of Exton (**Exton**, 1976, Eqn. (2.4.2), p. 49)

$$F_A^{(n)}(a, b_1, \dots, b_n; c_1, \dots, c_n; x_1, \dots, x_n)$$

$$= \frac{1}{\Gamma(a)} \int_0^{\infty} e^{-t} t^{a-1} \prod_{j=1}^n {}_1F_1(b_j; c_j; x_j t) dt, \Re(a) > 0,$$

to get the formula (5.4). The $F_A^{(n)}(\cdot)$ being a Lauricella's multiple hypergeometric function defined in (**H. M. Srivastava & Manocha**, 1984, Eqn. (1), p. 60). □

Relations of logarithmic Mittag Leffler function into Riemann-Liouville fractional integral

From the Theorem 5.1, consider that

$G(z) = e^{-z} \log E_{\frac{1}{m}}(z^{\frac{1}{m}}), m = 2, 3, 4, \dots$, and that the Riemann - Liouville fractional integral, given by (Diethelm, 2010, p.13)

$$I_0^\nu \varphi(z) = \frac{1}{\Gamma(\nu)} \int_0^z (z - \zeta)^{\nu-1} \varphi(\zeta) d\zeta, \nu > 0.$$

Therefore by proof of the Theorem 5.1, we have

$$e^z \frac{d}{dz} \exp[e^z G(z) - z] = \sum_{r=1}^{m-1} \frac{z^{-\frac{r}{m}}}{\Gamma(1 - \frac{r}{m})}. \tag{5.4}$$

Now, define that

$$H^{(\nu)}(z) = \begin{cases} \frac{z^\nu}{\Gamma(\nu)}, & 0 < z < \infty, \nu > 0; \\ 0, & \text{elsewhere,} \end{cases} \tag{5.5}$$

and any function $\varphi(z)$ such that $\lim_{z \rightarrow \pm\infty} \varphi(z) = 0$.

Then for $z > 0$, make an appeal to the Theorem 5.1 and along with formulae (5.4) and (5.5), we obtain the relation of logarithmic function with the Riemann - Liouville fractional integral as

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} e^\zeta \varphi(z - \zeta) \frac{d}{d\zeta} \exp[e^\zeta G(\zeta) - \zeta] d\zeta &= \sum_{r=1}^{m-1} \int_0^z H^{(1-\frac{r}{m})}(z - \zeta) \varphi(\zeta) d\zeta \\ &= \sum_{r=1}^{m-1} \int_0^z (z - \zeta)^{(1-\frac{r}{m})-1} \varphi(\zeta) d\zeta = \sum_{r=1}^{m-1} I_0^{(1-\frac{r}{m})} \varphi(z) \forall m = 2, 3, 4, \dots \end{aligned} \tag{5.6}$$

In another way, we write

$$\begin{aligned} (e^\zeta \varphi(z - \zeta) \exp[e^\zeta G(\zeta) - \zeta]) \Big|_{\zeta=-\infty}^{\zeta=\infty} - \int_{-\infty}^{\infty} \exp[e^\zeta G(\zeta) - \zeta] \frac{d}{d\zeta} \{e^\zeta \varphi(z - \zeta)\} d\zeta \\ = \sum_{r=1}^{m-1} \int_0^z (z - \zeta)^{(1-\frac{r}{m})-1} \varphi(\zeta) d\zeta = \sum_{r=1}^{m-1} I_0^{(1-\frac{r}{m})} \varphi(z) \forall m = 2, 3, 4, \dots \end{aligned}$$

Therefore, we get

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} \exp[e^\zeta G(\zeta)] \{1 + \frac{d}{d\zeta}\} \varphi(z - \zeta) d\zeta &= - \sum_{r=1}^{m-1} \int_0^z H^{(1-\frac{r}{m})}(z - \zeta) \varphi(\zeta) d\zeta \\ &= - \sum_{r=1}^{m-1} I_0^{(1-\frac{r}{m})} \varphi(z) \forall m = 2, 3, 4, \dots \end{aligned} \tag{5.7}$$

Conclusions

The ideas and techniques employed for the Mittag-Leffler function can be used for numerical calculation of other functions of the hypergeometric type (see for example ((Gorenflo et al., 2002) and (Peng & Li, 2010))). In particular, the same method with some small modifications can be applied for the Wright function playing a very important role in the

theory of partial differential equations of fractional order (see for example, (Gorenflo et al., 1999)). To this end, simple examples of Mittag - Leffler function are well known. Some of the more complicated examples on logarithmic Mittag - Leffler function do not seem to be well known. In our investigation, we defined the logarithmic Mittag - Leffler function with prescribed conditions and discussed some of its analytic properties. In order to illustrate the application of the general properties, we have demonstrated the usefulness of the concept, in connection with the theory of special functions, their extended Pochhammer's type integral representations, Rodrigues formulae and fractional calculus. In certain conditions, it becomes very useful in obtaining complex order derivative to develop the uses of special functions, their Rodrigues formulae and fractional calculus. The results obtained in our paper are involving Kummer hypergeometric function, Gaussian hypergeometric function and Appell's function. By manipulation of their parameters, we may find Bessel's function, Laguerre function, Legendre function, Hermite function, Tchebycheff function and Gegenbauer function of complex order on the lines of the work found in the literature of Campos (Campos, 1984).

Acknowledgments

We are thankful to the Editor and reviewer for their valuable suggestions to bring the paper in its present form.

Author contributions

In this paper, both authors have equally contributed in the recent researches.

Conflicts of interest

The authors declare no potential conflict of interests.

References

- Campos, L. M. B. C.** (1984). On a concept of derivative of complex order with applications to special functions. *IMA J. Appl. Math.*, **33**(0), 109–133.
- Caponetto, R., Dongola, G., & L. Fortuna, I. P.** (2010). *Fractional order systems: Modeling and control applications*. World Scientific, Singapore.
- Chandel, R. C. S., Agrawal, R. D., & Kumar, H.** (1993). Velocity coefficient of chemical reaction and lauricella's function $f_D^{(n)}$. *Math. Student*, **62**(1–4), 93–96.
- Conway, J. B.** (1973). *Functions of one complex variable*. Springer International Student Edition, Springer-Verlag.
- Diethelm, K.** (2010). *The analysis of differential equations of fractional order: An application-oriented exposition using differential operators of caputo type, lecture notes in mathematics* (Vol. 2004). Springer Verlag: Berlin-Heidelberg, Germany.
- Dzherbashian, M. M.** (1966). *Integral transforms and representation of functions in the complex domain*. Nauka: Moscow, Russian, (In Russian).
- ErdImagelyi, A., Magnus, W., Oberhettinger, F., & Tricomi, F. G.** (1953). *Higher transcendental functions* (Vol. I). McGraw-Hill, New York.
- Exton, H.** (1976). *Multiple hypergeometric functions and applications*. Ellis Horwood Limited, England.
- Gorenflo, R., Kilbas, A. A., Mainardi, F., & Rogosin, S.** (2014). *Mittag-leffler functions, related topics and applications*. Springer-Verlag: Berlin-Heidelberg, Germany.
- Gorenflo, R., Loutchko, J., & Luchko, Y.** (2002). Computation of the mittag - leffler function image. *Fract. Calc. Appl. Anal.*, **5**(4), 491–518.
- Gorenflo, R., Luchko, Y., & Mainardi, F.** (1999). Analytical properties and applications of the wright function. *Fract. Calc. Appl. Anal.*, **2**(0), 383–414.

- Gorenflo, R., Mainardi, F., & Srivastava, H. M.** (1998). *Special functions in fractional relaxation oscillation and fractional diffusion-wave phenomena*. VSP Publishers: Utrecht, The Netherlands; Tokyo, Japan.
- Hilfer, R. E.** (2000). *Applications of fractional calculus in physics*. World Scientific: Singapore.
- Kilbas, A. A., Srivastava, H. M., & Trujillo, J. J.** (2006). *Theory and applications of fractional differential equations* (Vol. 204). Elsevier: Amsterdam, The Netherlands.
- Kiryakova, V.** (1999). Multi-index mittag-leffler functions, related gelfond-leontiev operators and laplace type integral transforms. *Fract. Calc. Appl. Anal.*, **2**(), 445–462.
- Kiryakova, V., & Luchko, Y.** (2010). *The multi-index mittag-leffler functions and their applications for solving fractional order problems in applied analysis. in application of mathematics in technical and natural sciences (cp1301, amitans'10); todorov, m.d., christov, c.i., eds.* American Institute of Physics: Melville, NY, USA.
- Mathai, A. M., & Haubold, H. J.** (2008). *Special functions for applied scientists*. Springer, New York.
- Mittag-Leffler, G. M.** (1903). Sur la nouvelle fonction $e_\alpha(x)$. *C. R. Acad. Paris*, **137**(), 554–558.
- Oldham, K. B., & Spanier, J.** (2006). *The fractional calculus, theory and applications of differentiation and integration to arbitrary order*. Dover Publication, Inc., New York.
- Osler, T. J.** (1972). A further extension of the leibniz rule to fractional derivatives and its relation to parseval's formula. *SIAM J., Math. Anal.*, **3**(1), 1–16.
- Pathan, M. A., & Kumar, H.** (2019). Generalized multivariable cauchy residue theorem and nonzero zeros of multivariable and multi-parameters generalized mittag-leffler functions. *Southeast Asian Bull. Math.*, **43**(), 733–749.
- Peng, J., & Li, K.** (2010). A note on property of the mittag-leffler function. *J. Math. Anal. Appl.*, **370**(), 635–638.
- Podlubny, I.** (1999). *Fractional differential equations*. Academic Press: New York, NY, USA.
- Rogosin, S.** (2015). The role of the mittag - leffler function in fractional modeling. *Mathematics*, **3**(), 368-381.
- Samko, S. G., Kilbas, A. A., & Marichev, O. I.** (1993). *Fractional integrals and derivatives: Theory and applications*.
- Shukla, A. K., & Prajapati, J. C.** (2007). On a generalization of mittag-leffler function and its properties. *J. Math. Anal. Appl.*, **336**(), 797–811.
- Srivastava, B. L., Pathan, M. A., & Kumar, H.** (2020). An abelian group of a class of mittag - leffler functions. *Romanian J. Math. Comput. Sci.*, **10**(1), 67–72.
- Srivastava, H. M., & Manocha, H. L.** (1984). *A treatise on generating functions*. John Wiley and Sons, New York.
- Steele, J. M.** (2004). *The cauchy - schwarz master class; a introduction to the art of mathematical inequalities*. Cambridge University Press Cambridge, New York.
- Wiman, A.** (1905). Uber den fundamental saiz in der theorie der funktionen image. *Acta. Math.*, **29**(), 191–201.

Artículo original

Colocación con funciones de base radial para la solución de modelos matemáticos en fenómenos de transporte

Collocation with radial basis functions for the solution of mathematical models in transport phenomena

Whady Felipe Flórez-Escobar

Escuela de Ingenierías, Universidad Pontificia Bolivariana UPB, Medellín, Colombia

Artículo de posesión para admisión como miembro correspondiente a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Resumen

En este trabajo se presentan los principales métodos con funciones de base radial, para la solución de modelos matemáticos en fenómenos de transporte, basados en ecuaciones diferenciales parciales. Como casos de aplicación, se presentan algunos ejemplos de la solución de problemas acoplados de dinámica de fluidos, para ilustrar la potencia, generalidad y simplicidad de estas técnicas.

Palabras clave: Colocación; Funciones radiales.

Abstract

This paper presents the main methods with radial base functions for the solution of mathematical models in transport phenomena, based on partial differential equations. As application cases, some examples of the solution of coupled fluid dynamics problems are presented, to illustrate the power, generality and simplicity of these techniques.

Keywords: Collocation; Radial basis functions.

Citación: Flórez-Escobar WF
Colocación con funciones de base radial para la solución de modelos matemáticos en fenómenos de transporte. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):916-937, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1370>

Editor: Carlos Enrique Mejía

Correspondencia:
Whady Felipe Florez-Escobar;
whady.florez@upb.edu.co

Recibido: 18 de diciembre de 2020

Aceptado: 1 de junio de 2021

Publicado: 17 de septiembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

1. Introducción

El modelado y simulación numérica en la dinámica de fluidos y en los fenómenos de transporte, ha sido un tema relevante de investigación debido a su ocurrencia en diferentes aplicaciones de ingeniería. Una comprensión detallada de los fenómenos de transporte es un aspecto fundamental a la hora de diseñar, optimizar o mejorar los sistemas, y requiere la solución de modelos matemáticos basados en ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) o parciales (EDP) (Chejne J, 2016). Los métodos numéricos para resolver estos modelos se han convertido en una herramienta eficaz porque permiten obtener una descripción de las variables como la temperatura, presión y velocidad resolviendo las ecuaciones de conservación en su forma diferencial.

Los métodos numéricos tradicionales y más usuales para la solución de las ecuaciones diferenciales parciales en la dinámica de fluidos y fenómenos de transporte, son el método de diferencias finitas (Finite difference method FDM), elementos finitos (Finite element method FEM) y el método de elementos de frontera (Boundary element method BEM). Todos ellos poseen ventajas y desventajas, así como diferencias en la complejidad de su programación

y su adaptabilidad a ciertos tipos de problemas. Sin embargo, el FDM requiere mallas rectangulares o estructuradas y por lo tanto es difícil de aplicar en dominios irregulares. FEM por su parte es más flexible geoméricamente pero el mallado y la formulación pueden ser complejos. BEM es un método poderoso y semi-analítico basado en funciones de Green y formulaciones integrales, pero está limitado por la disponibilidad o existencia de la solución fundamental de las ecuaciones gobernantes del problema y requiere aproximaciones especiales para los términos no lineales o las integrales de dominio.

En contraste con los métodos anteriores, los métodos sin malla (meshless) son esquemas de aproximación numérica que utilizan colocación de los operadores diferenciales en un conjunto de puntos o nodos, para aproximar la solución de ecuaciones diferenciales parciales u ordinarias usando posiblemente funciones de base radial (**Zerroukat, Power, y Chen, 1998a**). Estos esquemas actúan de manera similar a diferencias finitas pero con puntos distribuidos de maneras flexible, inclusive aleatorios o agrupados en subconjuntos mas pequeños (estéciles), en lugar de un sistema de cuadrícula regular. Esto permite por una parte, la solución numérica de problemas con geometrías complejas en cualquier número de dimensiones sin dificultad adicional, y de problemas descritos con modelos complejos que requieren una solución e implementación más directa.

Una función de base radial (Radial basis function RBF), es una función real cuyo valor depende de la distancia entre dos puntos o nodos, un nodo fuente que actúa como centro y un nodo de campo o punto donde se evalúa la función. La norma usada para la distancia es frecuentemente la norma euclidiana aunque otras pueden ser admisibles en aplicaciones específicas (**Aftab, Moinuddin, y Shaikh, 2014**) o en problemas sobre manifolds (**Hubbert, L.Gia, y Morton, 2015; Levesley y Ragozin, 2007**).

El método de interpolación RBF se considera una técnica numérica óptima para interpolar datos dispersos multidimensionales (**Powell, 1994; W. Madych y Nelson, 1990**). Sin embargo, su aplicación trasciende la interpolación porque también se utilizan ampliamente para resolver ecuaciones diferenciales parciales, ya sea por sí mismas como un método sin malla puntual (**Jumarhon, Amini, y Chen, 2000; Kansa, 1990**) o combinadas con otros métodos tradicionales para mejorar su precisión (**Orsini, Power, Morvan, y Lees, 2010**).

Existen varias formulaciones (**Stevens y Power, 2015**) o técnicas de aplicación de los métodos de colocación con RBF, que se diferencian entre sí en la precisión numérica de la solución, la eficiencia computacional, la forma de aproximación discreta de los operadores diferenciales y el número de condición de las matrices. Entre estos, destacan los métodos globales, locales, métodos hermíticos, métodos de soluciones particulares aproximadas, cuadraturas diferenciales y formulaciones directas e indirectas entre otros.

El método de colocación directa con RBF, sugerido originalmente por Edward Kansa (**Kansa, 1990**), se ha utilizado con éxito para la solución de varios problemas de valores de frontera gobernados por diferentes ecuaciones diferenciales parciales. Como ejemplos básicos de implementaciones del método de Kansa, se pueden mencionar la solución de la ecuación de Laplace (**Kansa, 1990**), problemas de Poisson y Helmholtz (**Chantasiriwan, 2004; Mai-Duy y Tran-Cong, 2002**), difusión y convección (**Boztosun y Charafi, 2002**), y las ecuaciones de Navier-Stokes (**Chinchapatnam, Djidjeli, y Nair, 2007**) entre otros. Las principales ventajas de las estrategias de colocación RBF son el carácter sin malla de la aproximación, la independencia dimensional de la formulación y la convergencia espectral de algunos de los interpolantes RBF como la función multicuádrica (MQ) (**W. R. Madych y Nelson, 1990**). Sin embargo, los métodos de colocación global con RBF adolecen de un problema fundamental denominado por Robert Schaback (**Schaback, 1995**) como la relación de incertidumbre: un mejor condicionamiento de las matrices del problema, se asocia con una menor precisión, y un mal condicionamiento se asocia con una mayor precisión. A medida que aumenta el tamaño del sistema, este problema se vuelve más pronunciado.

A pesar del desarrollo en la implementación de enfoques globales, la precisión de los métodos directos de colocación global de RBF todavía está limitada por el tamaño de la matriz (completamente poblada o densa) y los problemas de condicionamiento. Para disminuir estas dificultades, se han propuesto diferentes alternativas de interpolación. Entre estos nuevos enfoques, los esquemas basados en interpolaciones con soporte local parecen estar entre los más eficientes, tienen menos sensibilidad a los parámetros de algunas funciones radiales y evitan el problema del mal condicionamiento a nivel local. Adicionalmente puede demostrarse que estos métodos locales constituyen una generalización del método de diferencias finitas superando las limitaciones de mallas estructuradas e introduciendo un orden superior (**Kamyabi, Kermani, y Kamyabi**, 2019). Sin embargo, en la implementación de las formulaciones locales, se pierde parte del carácter sin malla del esquema numérico, debido a la necesidad de definir la conectividad local parcial de los nodos de interpolación como se propone en los trabajos de Stevens y Power (**Stevens, Power, Meng, Howard, y Cliffe**, 2013). Las formulaciones locales han resultado ser más eficientes en muchos problemas, por ejemplo en la predicción de campos de flujo viscoso a un número de Reynolds moderado y alto (**Zhang, Chen, Chen, y Li**, 2016), y otros casos no lineales como flujo a través de medios porosos en suelos (**Jackson, Power, Giddings, y Stevens**, 2017). La solución numérica por RBF de ecuaciones diferenciales parciales también puede mejorarse mediante métodos simétricos hermíticos, que interpolan las variables en los nodos y además aplica y cumple exactamente el operador diferencial en un conjunto de puntos. Esta clase de esquemas, denominados conservativos, se ha aplicado para la interpolación de velocidades garantizando el principio de conservación de masa. Por ejemplo, las derivadas de la velocidad pueden aproximarse en términos de los componentes del campo de velocidad, de tal manera que el balance de masa se satisfaga en el dominio de interpolación como se demuestra en (**Wu y Zhang**, 2013; **Florez, Bustamante, Giraldo, y Hill**, 2012).

Uno de los avances más recientes de los métodos mencionados, fue propuesto por Chen (**Zhang y cols.**, 2016; **Chen, Fan, y Wen**, 2012) y denominado como método de soluciones particulares aproximadas (Approximate particular solutions MAPS), con el objetivo de mejorar las aproximaciones espaciales del método Kansa mediante el uso de soluciones particulares de la ecuación diferencial como funciones de colocación. Básicamente, se construye una EDP auxiliar no homogénea en la que se utilizan funciones de base radial como término fuente (término no homogéneo). Las soluciones analíticas particulares obtenidas al resolver el problema auxiliar no homogéneo se utilizan como funciones de colocación. La aplicación de MAPS a las ecuaciones de Stokes y Navier Stokes se expande de manera constante, por ejemplo, en los trabajos de Power y Granados (**Granados, Power, y Bustamante**, 2018) se aplica para resolver el flujo bajo la influencia de campos magnéticos. Un recuento detallado de la evolución histórica de MAPS es presentado por Cheng (**A. H. D. Cheng y Hong**, 2020) junto con un resumen de temas matemáticos formales de unicidad e invertibilidad.

El objetivo de este trabajo es mostrar una revisión general de las principales formulaciones RBF para la solución de modelos matemáticos basados en ecuaciones diferenciales parciales, su evolución, sus diferencias y la forma en que pueden superarse algunas de sus limitaciones. También se presentarán algunos ejemplos de aplicación originales de los métodos descritos en la solución de problemas acoplados de fluidos, para ilustrar de esta manera la potencia, generalidad y simplicidad de los métodos propuestos. Se introducen dos problemas no resueltos previamente mediante métodos locales RBF, por lo cual se extiende el campo de aplicación de estas técnicas: el problema de flujo electro-osmótico bidimensional, resuelto mediante soluciones particulares radiales locales, y el problema de electrohilado, descrito como un sistema algebraico diferencial, ambos temas de importancia actual en ingeniería.

2. Colocación directa con funciones de base radial

La aproximación de la solución $u(\mathbf{x})$ de una ecuación diferencial, en un dominio Ω con frontera Γ discretizado en un conjunto de N puntos o nodos $S = [\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \dots, \mathbf{x}_N] \subset \Omega \cup \Gamma$ puede ser expresada mediante una expansión de la forma,

$$u(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^N \alpha_i \phi(r(\mathbf{x}, \xi_i)) + \sum_{i=1}^M \beta_i p_i(\mathbf{x}) \tag{1}$$

donde $p_i(\mathbf{x})$ es un polinomio de grado i y $\phi(\mathbf{x})$ es una función RBF. Toda función continua en un dominio que incluya un conjunto de puntos discretos, puede ser interpolada en el punto \mathbf{x} , a partir de sus valores en los puntos vecinos usando la ecuación 1, en términos del radio o distancia $r = \|\mathbf{x} - \xi_i\|$ desde un punto fuente o centro $\xi_i = (\xi_{i1}, \xi_{i2}, \dots, \xi_{id}) \in \mathbb{R}^d$ hasta cualquier otro punto $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_d) \in \mathbb{R}^d$. siendo d el número de dimensiones del problema, α_i y β_i los coeficientes que deben ser determinados y $\phi_i(r)$ son las funciones de base radial.

Es importante mencionar que debe tenerse especial cuidado en la elección de las funciones radiales $\phi(r)$, ya que esta determina que la ecuación 1 sea una interpolación en el sentido estricto (Schaback, 2007).

La ecuación 1 podría escribirse sin el polinomio de aumentación $p(\mathbf{x})$, pero en ese caso la función ϕ debe ser una función incondicionalmente definida positiva (e.g. Gaussiana, multicuadrática, splines de Sobolev o funciones de soporte compacto) para garantizar la existencia de la solución del sistema resultante. Si es así, el sistema lineal de ecuaciones produce un vector de coeficiente único (Buhmann, 2000).

Sin embargo, por lo general se requiere el polinomio adicional cuando las RBF son condicionalmente definidas positivas como en el caso de los splines de placa plana (Zerroukat, Power, y Chen, 1998b).

En el caso de las funciones radiales multicuadráticas, estas son, sujetas a un cambio de signo, condicionalmente definidas positivas de orden 1, pero el problema de interpolación radial original sin polinomios de aumentación resulta ser no-singular debido a las propiedades especiales de la función multicuadrática (ver teoremas de Micchelli (Micchelli, 1986)).

Todos estos comentarios son útiles para diversas formas de interpolación y todos pueden aplicarse en varias dimensiones y diversos conjuntos de puntos distintos. Para una discusión mas profunda y formal de las implicaciones y significado de la las funciones radiales positivas definidas se remite al lector al teorema de Bochner (Bochner, 1941) y a los trabajos en dimensiones superiores de Wendland (Wendland, 1995; Buhmann, 2000).

Algunas de las funciones radiales mas comúnmente usadas se muestran en la tabla 1, donde c es un parámetro de forma ajustable (Wertz, Kansa, y Ling, 2006; Dehghan, Abbaszadeh, y Mohebbi, 2014). Para determinar los coeficientes α_i y β_i , se aplica el método de

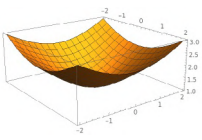
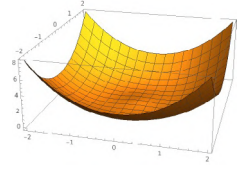
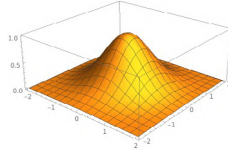
Multicuadrática	Spline de placa plana	Gaussiana
$\sqrt{r^2 + c^2}$	$r^2 \log r$	e^{-r^2/c^2}
		

Tabla 1. Funciones radiales más comunes

colocación, es decir se aplica la ecuación 1 a cada uno de los nodos de dominio para obtener un sistema de ecuaciones de la forma:

$$\begin{pmatrix} \phi(r(\mathbf{x}_1, \xi_1)) & \cdots & \phi(r(\mathbf{x}_1, \xi_N)) & p_1(\mathbf{x}_1) & \cdots & p_M(\mathbf{x}_1) \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \phi(r(\mathbf{x}_N, \xi_1)) & \cdots & \phi(r(\mathbf{x}_N, \xi_N)) & p_1(\mathbf{x}_N) & \cdots & p_M(\mathbf{x}_N) \\ p_1(\mathbf{x}_1) & \cdots & p_1(\mathbf{x}_N) & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_M(\mathbf{x}_1) & \cdots & p_M(\mathbf{x}_N) & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \vdots \\ \alpha_N \\ \beta_1 \\ \vdots \\ \beta_M \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u(\mathbf{x}_1) \\ \vdots \\ u(\mathbf{x}_N) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \tag{2}$$

o simplemente en forma matricial,

$$\mathbf{F}\{\alpha\} = \{\mathbf{u}\} \tag{3}$$

Las últimas filas de la matriz de colocación en la ecuación 2 corresponden a las condiciones de ortogonalidad

$$\sum_{i=1}^N \alpha_i P_i(\mathbf{x}_j) = 0, \quad i = 1, \dots, M \tag{4}$$

necesarias cuando se usan polinomios para garantizar optimalidad del interpolante y que el problema sea bien puesto (Oruç, 2021).

Puede demostrarse (Micchelli (Micchelli, 1986)) que con una elección adecuada de los nodos, la matriz de interpolación no es singular, de hecho el teorema (para demostración ver (Fasshauer, 2007)) establece lo siguiente:

Teorema 2.1. *Si la función real $\phi(r)$ es condicionalmente positiva definida de orden m en \mathbb{R}^s y los puntos x_1, x_2, \dots, x_N forman un conjunto $(m - 1)$ -unisolvante, el sistema 2 tiene solución única*

Es decir, si las columnas correspondientes a los polinomios son linealmente independientes en la matriz de la ecuación 2, se garantiza la existencia de la solución. Sin embargo, Aunque la matriz \mathbf{F} sea invertible, su número de condición puede ser extremadamente alto en algunos casos (Orsini, Power, y Lees, 2011; Schaback, 1995).

Los resultados teóricos sobre la existencia de un interpolante en la forma de la ecuación 1 omitiendo los polinomios de aumentación, para el caso de algunas funciones radiales, se basan en el concepto de funciones condicionalmente definidas positivas. Una función $\phi(r)$ es condicionalmente definida positiva de orden m en \mathbb{R}^d para $d \geq 1$ si y solo si,

$$(-1)^k \frac{d^k}{dr^k} \phi(\sqrt{r}) \geq 0, \quad r > 0, k \geq m \tag{5}$$

Si adicionalmente, $\frac{d^m}{dr^m} \phi(\sqrt{r}) \neq \text{constante}$, la función radial $\phi(r)$ es estrictamente positiva definida y el sistema de ecuaciones de colocación 2 sin incluir los polinomios, tiene solución única. Este resultado para el caso $m = 0$ fue demostrado por Schoenberg (Schoenberg, 1938; Sarra, 2006) para el caso de las RBF Gaussianas. El gran aporte de Charles Micchelli (Micchelli, 1986) fue extender este resultado para demostrar la invertibilidad de la matriz de colocación sin incluir polinomios para las RBF condicionalmente positiva definidas de orden 1 como las multicuádricas $\phi = \sqrt{1 + c^2 r}$, dado que (Sarra, 2006),

$$(-1)^k \frac{d^k}{dr^k} \phi(\sqrt{r}) = \frac{\Gamma(k - 1/2)c^{2k}}{2\sqrt{\pi}(1 + c^2 r)^{k-1/2}} > 0, \quad r > 0, k \geq 1 \tag{6}$$

Otro ejemplo bien conocido surge cuando se toma $c = 0$ en la función multicuádrica, se tiene entonces la llamada función de base radial lineal $\phi(r) = r$ que también genera un

problema de interpolación no-singular sin necesidad de polinomios de aumentación. Micchelli posteriormente extendió esta teoría para incluir funciones radiales condicionalmente definida positivas de orden $m \geq 2$, añadiendo los polinomios de aumentación.

En una representación similar cualquier operador diferencial lineal L podrá aproximarse al aplicarlo directamente a la ecuación 1:

$$Lu(\mathbf{x}) \simeq \sum_{j=1}^N \alpha_j L\phi(\mathbf{x}, \xi_j) + \sum_{i=1}^M \beta_i Lp_i(x) \tag{7}$$

Por ejemplo, para problemas convección-difusión descritos por la ecuación,

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x_i \partial x_i} - V_i \frac{\partial u}{\partial x_i} = f(x) \tag{8}$$

el operador L es,

$$Lu(x) = \frac{\partial^2 u}{\partial x_i \partial x_i} - V_i \frac{\partial u}{\partial x_i} \tag{9}$$

donde se ha utilizado notación tensorial o convenio de suma de Einstein para los subíndices, V_i representa una velocidad de convección, u representa la variable dependiente del problema, por ejemplo temperatura, concentración o velocidad de un fluido y el término no homogéneo f es el término fuente del problema físico. El operador diferencial en forma discreta podrá ser obtenido mediante la ecuación 7 así,

$$Lu(\mathbf{x}) \simeq \sum_{j=1}^N \alpha_j \left(\frac{\partial^2 \phi(x, \xi_j)}{\partial x_i \partial x_i} - V_i \frac{\partial \phi(x, \xi_j)}{\partial x_i} \right) + \sum_{i=1}^M \beta_i \left(\frac{\partial^2 p_i(x)}{\partial x_i \partial x_i} - V_i \frac{\partial p_i(x)}{\partial x_i} \right) \tag{10}$$

3. Diferentes formulaciones del método de colocación

Las principales variaciones del método de colocación para aproximar la solución de una ecuación diferencial, presentado en la ecuación 10, se diferencian básicamente en la forma de la expansión utilizada, las funciones base, las matrices que se generan y el soporte discreto o conjunto de nodos donde se aplica la aproximación. El método más simple de todos, bosquejado en la ecuación 10 es el método de Kansa (Kansa, 1990). En este método, la aproximación se aplica a cada uno de los nodos del dominio y de la frontera, obteniéndose una matriz de coeficientes asimétrica, por eso se le conoce como método global de colocación asimétrico. También se trata de un método que no proporciona directamente los valores de la solución en los nodos, sino que permite obtener los coeficientes α y β a partir de los cuales es necesario reconstruir la solución de la EDP en cualquier punto x usando la ecuación 1. A pesar de varios esfuerzos, la solubilidad del método Kansa carece de una prueba matemática rigurosa (Hon y Schaback, 2001). Una de las maneras de superar las limitaciones del método de Kansa, es el método hermítico. Considere un problema de valores de frontera definido por:

$$\begin{aligned} L[u] &= f(x) && \text{on } \Omega \\ B[u] &= g(x) && \text{on } \partial\Omega \end{aligned} \tag{11}$$

Los operadores L y B son operadores diferenciales parciales lineales en el dominio Ω y en el contorno $\partial\Omega$ respectivamente. Fasshauer y Schaback (Fasshauer, 1997; Franke y Schaback, 1998) sugirieron un método de colocación basado en la propiedad de interpolación de Hermite de las funciones de base radial, que establece que las RBF no solo pueden interpolar una función dada sino también sus derivadas. La prueba de convergencia para una interpolación RBF Hermite-Birkhoff fue dada por Wu (Wu, 1998; Franke y Schaback,

1998), quien posteriormente también demostró la convergencia de este enfoque al resolver PDE. En esta formulación, la solución del problema se aproxima por:

$$u(x) = \sum_{j=1}^{nb} \alpha_j B_{\xi} \phi (||x - \xi^j||) + \sum_{j=nb+1}^{N-nb} \alpha_j L_{\xi} \phi (||x - \xi^j||) + \sum_{j=1}^{np} \alpha_{j+N} P_{M-1}^j(x) \quad (12)$$

donde N es el numero total de nodos para la aproximación, nc representa el numero de nodos donde se aproxima el valor de la variables u , nb el número de nodos donde se aplican las condiciones de frontera , $N - nb - nc$ el número de nodos internos donde se aplica el operador diferencial y np el numero de polinomios de aumentación en caso de usarse. L_{ξ} y B_{ξ} son los operadores diferenciales que actúan sobre ϕ vistos como una función del segundo argumento ξ , es decir, son operadores adjuntos. Substituyendo la aproximación de la ecuación 12 en la ecuación diferencial y en las condiciones de frontera 11, y aplicándola tanto en cada uno de los nodos internos como en los de frontera, conduce a un sistema de ecuaciones lineales simétrico del cual se resuelven los coeficientes de la aproximación 12. Dado que la alternativa hermítica con RBF aproxima tanto el valor de la solución como del operador diferencial y los operadores de frontera en diferentes nodos, esta se constituye como una formulación advectiva conservativa implícita (i.e. upwind analítico)(**Stevens, Power, y Cliffe**, 2013). Como ventaja adicional, se observa que la inclusión de los operadores de frontera en las ec.12, garantiza que las condiciones de frontera se cumplen en forma exacta en aquellos nodos donde sean aplicadas.

Uno de los métodos mas recientes es el de soluciones particulares aproximadas (MAPS, method of approximate particular solutions), y su gran ventaja es usar funciones radiales que son soluciones particulares de la ecuación diferencial. En este método se aproxima directamente la EDP, es decir, el operador $L(u)$, en términos de RBF (**Chen y cols.**, 2012), es decir,

$$L(u) = \sum_{k=1}^N \alpha_k \phi (r_k) = f(x) \quad (13)$$

Al integrar esta ecuación diferencial no homogénea, es posible obtener una representación de la variable mediante una superposición de las soluciones particulares correspondientes. De esta forma se define la siguiente aproximación:

$$u(x) = \sum_{k=1}^N \alpha_k \hat{u}(r_k) \quad (14)$$

$$L(\hat{u}(r)) = \phi(r) \quad (15)$$

donde la solución particular \hat{u} viene dada por la solución de la ecuación 15, en términos de $\phi(r_k)$. Cuando se aplican las ecuaciones 13 y 14 a cada uno de los nodos internos y de frontera, se obtiene un sistema de ecuaciones escrito en forma matricial,

$$\begin{pmatrix} B[\hat{u}(x_1, \xi_1)] & \cdots & B[\hat{u}(x_1, \xi_N)] \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ B[\hat{u}(x_{N_b}, \xi_1)] & \cdots & B[\hat{u}(x_{N_b}, \xi_N)] \\ \phi(|x_{N_b+1} - \xi_1|) & \cdots & \phi(|x_{N_b+1} - \xi_N|) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \phi(|x_N - \xi_1|) & \cdots & \phi(|x_N - \xi_N|) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \vdots \\ \alpha_N \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g(x_1) \\ \vdots \\ g(x_{N_b}) \\ f(x_{N_b+1}) \\ \vdots \\ f(x_N) \end{pmatrix} \quad (16)$$

donde N_b y N representan el número de nodos de frontera y el número total de nodos respectivamente. Como se mencionó anteriormente, una vez se soluciona el sistema de ecuaciones

16 el valor de la solución $u(x)$ en cualquier nodo puede obtenerse directamente a partir de la ecuación 14. El método MAPS puede presentar la dificultad para hallar la solución particular $\hat{u}(r)$ analíticamente cuando el operador $L(u)$ no posea simetría radial. En estos casos simplemente puede usarse una descomposición de este operador en una componente con simetría radial L_r y una componente adicional L_x ,

$$L(u(x)) = L_r(u(r)) + L_x(u(x)) = f(x) \tag{17}$$

La solución particular $\hat{u}(r)$ puede encontrarse analíticamente con las técnicas matemáticas usuales de transformadas integrales, variación de los parámetros, entre otros. Un compendio de estas soluciones particulares para varias ecuaciones diferenciales es presentado en (A.-D. Cheng, 2000).

La matriz de colocación en la ecuación, 16 es densa o totalmente poblada y posee problemas de mal condicionamiento a medida que aumenta el número de nodos (Orsini y cols., 2011). Estas características de las matrices de los métodos globales de colocación con RBF, da origen a una relación de incertidumbre donde a medida que se aumenta el número de nodos la precisión mejora, pero el mal condicionamiento también aumenta produciendo sistemas cuasi-singulares y haciendo difícil obtener una solución. Además de los problemas mencionados, las matrices densamente pobladas requieren considerables recursos computacionales de almacenamiento, procesamiento y tiempo de cómputo para la solución. Por lo tanto, las formulaciones de aproximación local producen matrices dispersas que representan mejoras computacionales al mismo tiempo que mejoran los problemas numéricos, el mal condicionamiento y la precisión de los resultados.

4. Método de colocación local con RBF

Las aproximaciones locales son aquellas que se aplican en pequeñas subregiones o subdominios del problema, en lugar de aplicarse a todo el dominio completo. Todas las formulaciones de colocación global RBF explicadas anteriormente: la formulación asimétrica de Kansa, la hermítica y la de soluciones particulares aproximadas, pueden aplicarse también de manera local. Para obtener una formulación local a partir de una aproximación global, se realiza una partición del conjunto total de nodos del dominio en subconjuntos mas pequeños traslapados o estenciles. Cada estencil puede contener diferentes tipos de nodos como se observa en la figura 1.

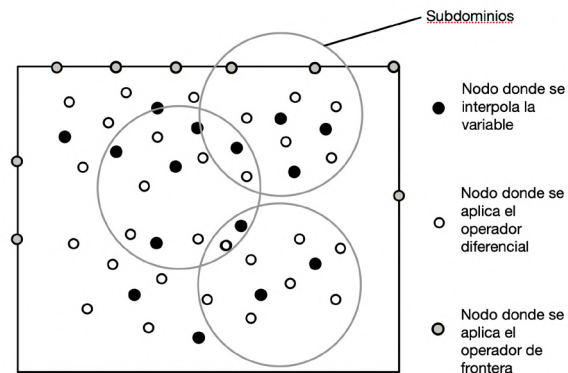


Figura 1. Diferentes nodos de colocación

Por ejemplo, si se utiliza la formulación de soluciones particulares, en cada uno de los nodos de un estencil es posible aplicar una aproximación de la forma definida por la ecuación

14, dando lugar a un sistema de la forma,

$$\mathbf{A}\alpha = \mathbf{u}$$

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \hat{u}(\mathbf{x}_1, \xi_1) & \cdots & \hat{u}(\mathbf{x}_1, \xi_N) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \hat{u}(\mathbf{x}_N, \xi_1) & \cdots & \hat{u}(\mathbf{x}_N, \xi_N) \end{pmatrix}; \quad \mathbf{u} = \begin{pmatrix} u(\mathbf{x}_1) \\ \vdots \\ u(\mathbf{x}_N) \end{pmatrix} \quad (18)$$

Resolviendo este sistema pueden obtenerse los valores de los coeficientes α en términos de los valores nodales de u en cada estencil,

$$\alpha = \mathbf{A}^{-1}\mathbf{u} \quad (19)$$

Observe que en este caso es posible usar la inversa de la matriz dado que el tamaño del sistema es reducido porque se trata de un esquema local y las ecuaciones de un solo estencil con un número limitado de nodos, diferente del esquema global donde el número total de nodos es mucho mayor. Una vez encontrados los coeficientes, se usa la ecuación 14 para expresar el valor de $u(x)$ en cualquier nodo del estencil en términos de los valores de u en los nodos que definen el estencil (valores nodales de u), vectorialmente puede escribirse,

$$\hat{U} = (\hat{u}(\mathbf{x}, \xi_1), \dots, \hat{u}(\mathbf{x}, \xi_N)) \quad (20)$$

$$u(x) = \hat{U}\alpha = \hat{U}\mathbf{A}^{-1}\mathbf{u} \quad (21)$$

De manera similar es posible aproximar localmente las derivadas o cualquier otro operador diferencial lineal en cada estencil, en un punto dado, a partir de las ecuaciones 14 y 21. Por ejemplo, las derivadas parciales de orden k respecto a x_l pueden aproximarse como:

$$\frac{\partial^k u}{\partial x_l^k} = \frac{\partial^k \hat{U}}{\partial x_l^k} \mathbf{A}^{-1} \mathbf{u}^T \quad (22)$$

Observe, que la ecuación 22 es en realidad una cuadratura diferencial local, dado que la derivada en un punto se calcula en términos de los valores nodales u en los nodos vecinos a dicho punto en cada estencil. Por esta razón algunos autores han denominado a este método como diferencias finitas generalizadas con RBF (Fornberg y Lehto, 2011). De la misma forma, para obtener la aproximación local del problema definido en la ecuación 11, se aplica la ecuación diferencial en un nodo seleccionado de cada estencil y la condición de frontera en cada nodo de frontera, para obtener las expresiones discretas,

$$L[u(\mathbf{x})] = L[\hat{U}]\mathbf{A}^{-1}\mathbf{u}^T = \Phi(\mathbf{x})\mathbf{A}^{-1}\mathbf{u}^T = f(\mathbf{x}) \quad (23)$$

$$B[u] = B[\hat{U}]\mathbf{A}^{-1}\mathbf{u}^T = g \quad (24)$$

donde,

$$L[\hat{U}] = (L(\hat{u}(\mathbf{x}, \xi_1)), \dots, L(\hat{u}(\mathbf{x}, \xi_N))) \quad (25)$$

$$B[\hat{U}] = (B(\hat{u}(\mathbf{x}, \xi_1)), \dots, B(\hat{u}(\mathbf{x}, \xi_N))) \quad (26)$$

$$\Phi(\mathbf{x}) = (\phi(|\mathbf{x} - \xi_1|), \dots, \phi(|\mathbf{x} - \xi_N|)) \quad (27)$$

En el ensamblaje final, las aproximaciones ecuaciones 23 y 24 se aplican a cada estencil y se estructura un sistema de ecuaciones acopladas con una matriz de coeficientes dispersa, dado que los estenciles al traslaparse comparten entre si un determinado numero de nodos.

Se presentan a continuación dos problemas resueltos numéricamente mediante métodos locales RBF. Las soluciones obtenidas serán comparadas con soluciones exactas o con soluciones presentadas publicadas conocidas, para propósitos de validación o comparación (benchmarking numérico). En el presente trabajo no se realizaron estudios experimentales de laboratorio.

5. Caso ejemplo 1: Flujo electro-osmótico

Se presenta el problema de flujo electro-osmótico newtoniano en estado estacionario completamente desarrollado, impulsado por un gradiente de presión en un microcanal. Según (Sadeghi, Azari, y Chakraborty, 2017), la pared del canal está sujeta a un potencial constante y el fluido contiene una solución ideal de una sal completamente disociada. El dominio computacional se presenta en la figura 2(a) como la región bidimensional sombreada, junto con la distribución de nodos (figura 2(b)) El modelado de los flujos electro-osmóticos en

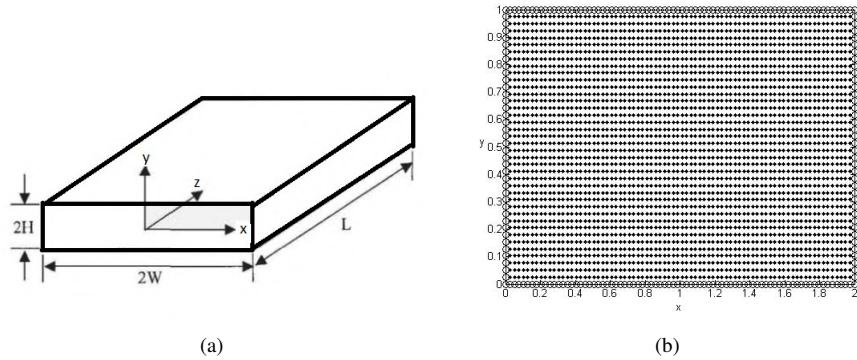


Figura 2. a) Dominio del micro-canal rectangular, b) Distribución de nodos de colocación

micro y nano-canales es importante para comprender el transporte de agua y protones en las membranas de electrolitos poliméricos (PEM) que tienen nano-canales en su estructura (Berg y Ladipo, 2009). Se ha demostrado que una alternativa para describir el flujo en estos pequeños canales es la ecuación de Poisson-Boltzmann (PB) acoplada al flujo de Stokes (Berg y Ladipo, 2009). Las ecuaciones de distribución de potencial eléctrico y de flujo hidrodinámico desarrollado en 2-D, impulsado por un gradiente de presión constante a lo largo del canal, son:

La ecuación de Poisson-Boltzmann (PB) adimensional,

$$\frac{\partial^2 \psi^*}{\partial x^{*2}} + \frac{\partial^2 \psi^*}{\partial y^{*2}} = K^2 \sinh \psi^* \tag{28}$$

donde $K = H/\lambda_D$ es el parámetro de Debye-Huckel, $\lambda_D = \left(\frac{2n_0 e^2 Z^2}{\epsilon k_B T}\right)$ la longitud de Debye length y las variables adimensionales para el potencial $\psi^* = \frac{e\phi}{k_B T}$ y la posición $x^* = \frac{x}{H}$, $y^* = \frac{y}{H}$. Los parámetros son: n_0 la concentración de iones, Z la valencia de las especies iónicas, ϵ permitividad, e la carga de protones, k_B la constante de Boltzmann, T temperatura.

Las ecuaciones de continuidad y momentum para el flujo electro-osmótico,

$$\nabla \cdot \boldsymbol{\tau} - \nabla p = \mathbf{F} \tag{29}$$

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \tag{30}$$

donde p es la presión, $\boldsymbol{\tau}$ el tensor de esfuerzos, \mathbf{u} la velocidad, $\mathbf{F} = \rho_e \mathbf{E}$ el vector de fuerza donde \mathbf{E} denota el campo eléctrico y ρ_e la densidad de carga. Considerando flujo axial totalmente desarrollado con un vector de velocidad $\mathbf{u} = (0, 0, u_z(x, y))$, las ecuaciones de momentum, en forma adimensional, se reducen a:

$$\frac{\partial^2 u^*}{\partial x^{*2}} + \frac{\partial^2 u^*}{\partial y^{*2}} = -2\Gamma - \frac{K^2}{\zeta^*} \psi^* \tag{31}$$

Nodos	Incógnitas (grados de libertad)	Tiempo de CPU(s)
256	512	305
400	800	1210
1600	3200	3400
2500	5000	7600

Tabla 2. Tiempo típico de CPU para el problema electro-osmótico

donde $x^* = x/H, y^* = y/H, u^* = u_z/u_{HS}, u_{HS} = -\epsilon\zeta E_z/\mu$ es la máxima velocidad electro-osmótica posible llamada velocidad de Helmholtz-Smoluchowski, ζ el zeta potencial, μ es la viscosidad y $\Gamma = u_{PD}/u_{HS}$ la relación de la escala de velocidad con $u_{PD} = -H^2(\partial p/\partial z)/2\mu$ (Sadeghi, Kazemi, y Saidi, 2013).

El sistema de ecuaciones 28 y 31, está sujeto a las condiciones de frontera:

$$\frac{\partial \psi^*}{\partial x^*} \Big|_{x^*=0} = 0, \quad \psi^* \Big|_{x^*=\alpha} = \zeta^*, \quad \frac{\partial \psi^*}{\partial y^*} \Big|_{y^*=0} = 0, \quad \psi^* \Big|_{y^*=1} = \zeta^* \tag{32}$$

$$\frac{\partial u^*}{\partial x^*} \Big|_{x^*=0} = 0, \quad u^* \Big|_{x^*=\alpha} = 0, \quad \frac{\partial u^*}{\partial y^*} \Big|_{y^*=0} = 0, \quad u^* \Big|_{y^*=1} = 0 \tag{33}$$

Aquí ζ^* es el potencial adimensional externo y $\alpha = W/H$ la relación de aspecto del canal.

El problema definido por las ecuaciones 28-33, se ha resuelto utilizando la formulación local del método MAPS, aproximando las variables del problema u^* y ψ^* mediante una expansión similar a la ecuación 14 en cada nodo de los estenciles. Esto en notación matricial según la ecuación 21 se expresa como:

$$\psi^*(x) = \hat{U} \mathbf{A}^{-1} \boldsymbol{\psi}, \quad u^*(x) = \hat{U} \mathbf{A}^{-1} \mathbf{u}^* \tag{34}$$

con $\hat{U} = (\hat{u}(x, \xi_1), \dots, \hat{u}(x, \xi_N))$, donde \hat{u} son las soluciones particulares de

$$\nabla^2 \hat{u} = \frac{\partial^2 \hat{u}}{\partial x^{*2}} + \frac{\partial^2 \hat{u}}{\partial y^{*2}} = \phi(r) \tag{35}$$

El operador diferencial L (ecuación 13) se ha elegido en este caso como el operador de Laplace ∇^2 , cuya solución particular radial asociada (ecuación 15) está dada por(Chen y cols., 2012),

$$\hat{u}(r_i) = \frac{1}{9}(4c^2 + r_i^2) \sqrt{r_i^2 + c^2} - \frac{c^3}{3} \ln \left(c + \sqrt{r_i^2 + c^2} \right) \tag{36}$$

correspondiente a la función radial multicuádrica $\phi(r_i) = \sqrt{r_i^2 + c^2}$.

Después de substituir las ecuaciones 34 en el sistema de ecuaciones 28-33 en un nodo de cada estencil se obtiene un sistema no-lineal de ecuaciones que puede resolverse mediante el método de Newton Raphson. La figura 3 muestra algunos resultados representativos correspondientes a diferentes valores de los parámetros del flujo electro-osmótico, obtenidos con $N = 3200$ nodos uniformemente distribuidos (figura 2(b)), utilizando un código elaborado en Python, con un procesador Intel™ Xeon™ E-2124, 3.5 GHz, 16 GB RAM. Los tiempos de cómputo representativos dependiendo del número de nodos se presentan en la tabla 2

Los fuertes efectos en las esquinas debido a las cargas superficiales son evidentes, produciendo una zona eléctricamente activa cerca de la pared del canal y una pasiva en la parte central del canal, como también lo muestran Dongqing et al. (Li, 2004). Se espera que el potencial en las esquinas provoque una fuerte resistencia al flujo. Los perfiles potenciales en la

línea $y = 0.5$ con el efecto en las esquinas se detallan en la figura 1S. Es importante mencionar que la variación de K equivale a un cambio de densidad iónica en condiciones neutrales (n_0) o un cambio de permitividad (ϵ), ya que otros parámetros se fijan como constantes.

La figura 2S muestra la distribución de velocidad para diferentes valores de la relación de escala de velocidad Γ . El flujo puramente electro-osmótico debido a la aplicación de un campo eléctrico externo se obtiene cuando $\Gamma = 0$. Mientras que en el caso $\Gamma = 1$, el perfil de velocidad es el resultado de la superposición de efectos electro-osmóticos y de presión. Cuando $\Gamma = -1$, el gradiente de presión es adverso al flujo electro-osmótico, de manera similar para $\Gamma = -1.5$. A medida que aumenta la magnitud de la relación de escala de velocidad negativa, se obtiene un reflujos en la zona central del conducto mientras que se producen valores de velocidad positivos hacia las paredes. Por lo tanto, el efecto electro-osmótico produce un perfil de velocidad más plano que el observado comúnmente en los flujos impulsados por presión.

Finalmente, la figura 4 muestra el error cuadrático medio para el potencial, que se obtiene al comparar la solución numérica obtenida con diferentes formulaciones con la solución exacta del problema presentada en (Sadeghi y cols., 2013). Se observa que aunque todas las formulaciones convergen al aumentar el número de nodos, la formulación local MAPS produce mayor exactitud, seguida de la formulación global MAPS que produce resultados muy similares a la estrategia local de Hermite, y la formulación de Kansa aunque es la más sencilla de plantear, produce casi el doble del error especialmente para un número de nodos menor a 500.

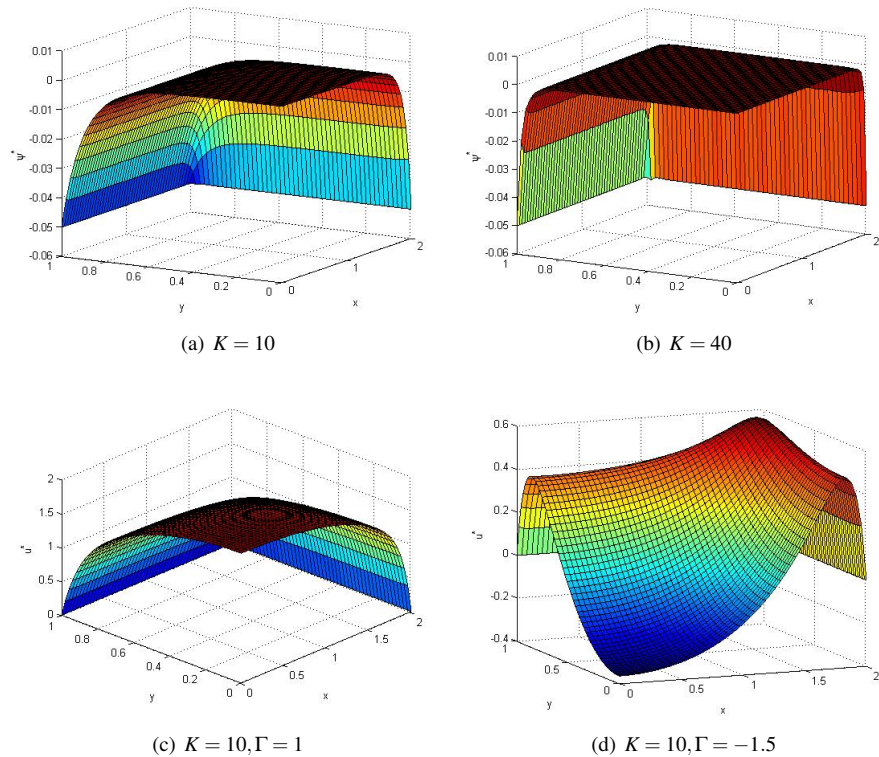


Figura 3. Distribuciones de potencial y velocidad adimensionales para el flujo electro-osmótico con $N = 3200$ nodos

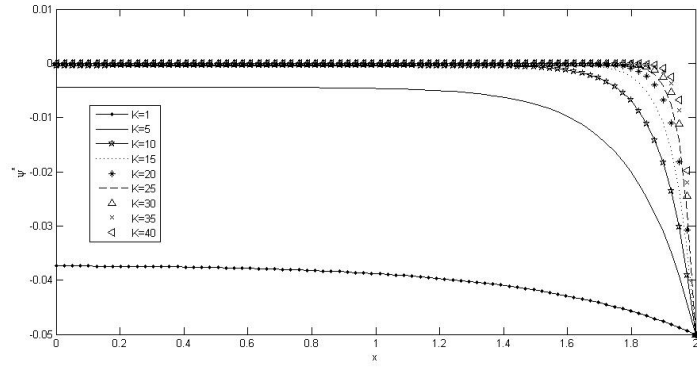


Figura 1S. Potencial correspondiente a diferentes valores de K , en $y = 0.5$.

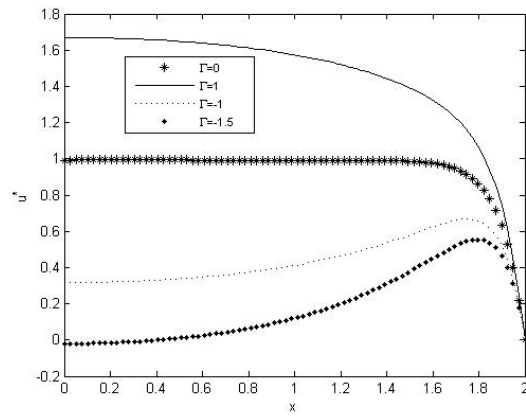


Figura 2S. Perfiles de velocidad para diferentes valores de Γ en $y^* = 0.5$

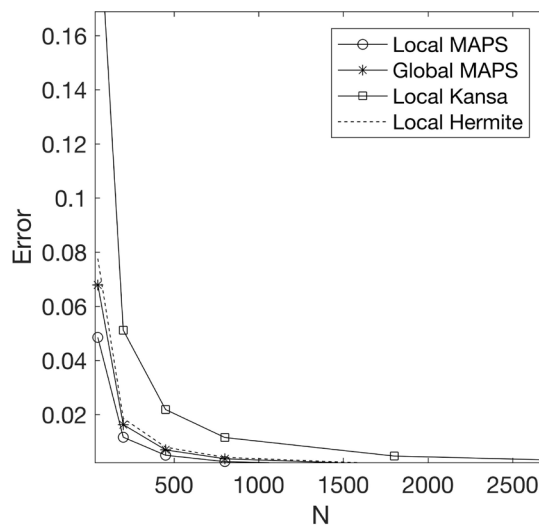


Figura 4. Error vs número de nodos N para el potencial obtenido con diferentes formulaciones

6. Caso ejemplo 2: Problema de electrohilado

Se presenta a continuación la solución por colocación radial local directa asimétrica, de un problema de electrohilado. La solución por RBF de este tipo de problemas es hasta la fecha original e inédita, por lo cual es un problema adecuado para probar la efectividad de los métodos expuestos. La finalidad de este ejemplo es mostrar que los métodos RBF pueden extenderse a sistemas de ecuaciones ordinarias algebraico diferenciales no lineales.

Como se mencionó en la sección 1, los métodos de colocación pueden adaptarse con facilidad a cualquier número de dimensiones dado que se aplica la misma función RBF y solo cambia la definición de la norma o distancia dependiendo de la dimensionalidad del problema.

Aunque la formulación local de los métodos con RBF se suele aplicar a ecuaciones diferenciales parciales, no existe ningún impedimento para aplicarlo también a complejos sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales. De hecho, en los inicios del método, Viktor Popov (**Popov**, 1996) lo propuso para problemas de una dimensión divididos en subdominios para obtener un sistema disperso. En otros trabajos más recientes Dehghan (**Dehghan y Nikpour**, 2013) resuelve sistemas de ecuaciones ordinarias de segundo orden, por su importancia en ingeniería, física y biología, problemas lineales de análisis estructural unidimensionales (**Tiago y Leitão**, 2006), e inclusive en (**Dehghan y Nikpour**, 2013) se resuelven sistemas más complejos de ecuaciones unidimensionales de Schrödinger-Gross-Pitaevskii aplicando técnicas locales RBF.

El electrohilado es una técnica ampliamente utilizada para desarrollar nanomateriales con estructuras fibrilares, lo cual permite implementarlos en diferentes aplicaciones como medios filtrantes, tejidos médicos, baterías, entre otras. El proceso funciona a través de una diferencia de potencial aplicada por una fuente de alimentación de alto voltaje a una solución polimérica con una determinada polaridad y propiedades viscoelásticas. Esta solución, normalmente almacenada en una jeringa con aguja, es atraída por una placa metálica de polaridad opuesta liberando un chorro hacia la placa metálica donde se recoge, como lo ilustra la figura 5. El modelo matemático para este problema está compuesto por las siguientes

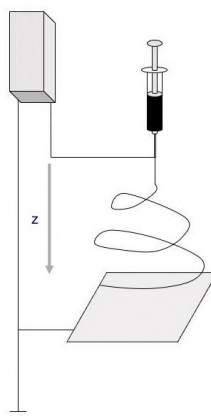


Figura 5. Esquema del proceso de electrohilado

ecuaciones algebraico diferenciales (**J. Feng**, 2002; **Carroll y Joo**, 2006):

Ecuación de continuidad:

$$R^2 v = 1 \quad (37)$$

Parámetro	Definición
Número de Peclet eléctrico	$Pe = \frac{2\bar{\epsilon}v_0}{KR_0}$
Número de Froude	$Fr = \frac{v_0^2}{gR_0}$
Número de Reynolds	$Re = \frac{\rho v_0 R_0}{\eta_0}$
Número de Weber	$We = \frac{\rho v_0^2 R_0}{\gamma}$
ϵ	$\epsilon = \frac{\bar{\epsilon}E_0^2}{\rho v_0^2}$
β	$\beta = \frac{\epsilon}{\bar{\epsilon}} - 1$
Número de Deborah	$De = \frac{\lambda v_0}{R_0}$
Viscosity ratio	$r_\eta = \frac{\eta_p}{\eta_0}$

Tabla 3. Parámetros adimensionales del modelo, ϵ : permitividad eléctrica del polímero, $\bar{\epsilon}$: permitividad del vacío, η_p viscosidad del polímero, η_0 viscosidad a rapidez de deformación nula, λ tiempo de relajamiento, v_0 velocidad en la boquilla, E_0 campo eléctrico en la boquilla, g gravedad, K conductividad eléctrica de la fibra

Ecuación de conservación de la carga:

$$ER^2 + PeRv\sigma = 1 \tag{38}$$

Balance de momentum:

$$R^2vv' = \frac{1}{Fr} + \frac{3(1-r_\eta)}{Re} \frac{(R^2v)'}{R^2} + \frac{T_p'}{R^2Re} + \frac{R'}{R^2We} + \epsilon(\sigma\sigma' + \beta Eq + \frac{2E\sigma}{R}) \tag{39}$$

Ecuación de campo eléctrico:

$$E = E_\infty - \ln \chi [(\sigma R)' - \frac{1}{2}\beta(ER^2)''] \tag{40}$$

donde R es el radio y v , la velocidad del hilo de polímero, $\chi = L/R_0$ es una coordenada adimensional, L es la distancia entre la aguja y el colector, R_0 el radio inicial del hilo, E el campo eléctrico, σ la carga eléctrica, T_p es el esfuerzo de tensión. La variable independiente z es la distancia medida desde la salida de la aguja, y la derivada respecto a z se denota por el símbolo de prima en cada variable. Los parámetros adimensionales del modelo se resumen en la tabla 3

El esfuerzo de tensión T_p ,

$$T_p = R^2(\tau_{pzz} - \tau_{prr}) \tag{41}$$

puede calcularse a partir de cualquier modelo reológico viscoelástico, particularmente en este ejemplo se ha utilizado el modelo de Giesekus (**J. J. Feng, 2003; Bird, Armstrong, y Hassager, 1987**):

$$\tau_{prr} + De(v\tau'_{prr} + R^2v'\tau_{prr}) + \left(\frac{\alpha De\tau_{prr}^2}{r_\eta}\right) = -r_\eta R^2v' \tag{42}$$

$$\tau_{pzz} + De(v\tau'_{pzz} + R^2v'\tau_{pzz}) + \left(\frac{\alpha De\tau_{pzz}^2}{r_\eta}\right) = 2r_\eta R^2v' \tag{43}$$

donde τ_{prr} y τ_{pzz} representan los esfuerzos normales en la fibra radiales y axiales respectivamente, y α es el factor de movilidad asociado con el arrastre hidrodinámico en las moléculas de polímero. El modelo de Giesekus asume que las cadenas de moléculas de polímero son relativamente grandes causando elasticidad. Además, este modelo incluye el tiempo de retardo para evitar la región de ley de potencias donde la viscosidad es proporcional a la inversa de la velocidad de deformación. Otros modelos reológicos alternativos han sido utilizados en este ejemplo con propósitos de comparación, como el modelo FENE-P (**Bird y cols., 1987**). A diferencia del modelo de Giesekus, el modelo FENE-P considera una extensibilidad finita de las cadenas de polímero pero no considera el tiempo de retardo en la extensibilidad (**Carroll y Joo, 2006**). Las condiciones de frontera del problema están dadas por:

$$z = 0, \quad R = R_0 \tag{44}$$

$$z = 0, \quad E = E_0 \tag{45}$$

$$z = 0, \quad \tau_{prr} = -R^2v'r_\eta, \tag{46}$$

$$z = 0, \quad \tau_{pzz} = 2R^2v'r_\eta, \tag{47}$$

$$z = L, \quad E = E_\infty \tag{48}$$

$$z = L, \quad R + 4\chi R' = 0 \tag{49}$$

Para la solución numérica se utiliza el método de Kansa de colocación directa para cada una de las variables en las ecuaciones 37-43, con la función radial multicuádrica (tabla 1) sin utilizar polinomios adicionales en la expansión. Además, se recurre a una formulación local como la presentada en las ecuaciones 22-24 para aproximar las derivadas y los operadores diferenciales de las ecuaciones del modelo y las condiciones de frontera. En todas las aproximaciones locales se utilizan estenciles trasladados de 3 nodos como se ilustra en la figura 3S

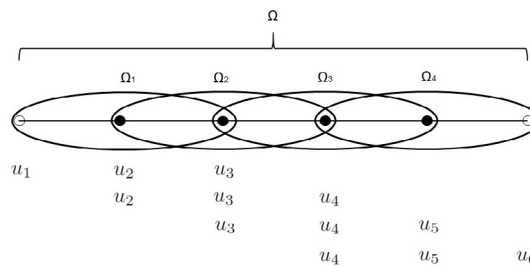


Figura 3S. Estenciles para la formulación local del metodo de Kansa en el problema de electrohilado

Es importante mencionar que para este ejemplo se opta por el método de colocación local de Kansa, debido a que una formulación de Hermite no puede aplicarse aquí, ya que el problema no está planteado en términos de operadores diferenciales lineales auto-adjuntos, sino

Nodos	250	500	600	800	1200
Tiempo CPU(s)	360	905	1210	2000	3715

Tabla 4. Tiempo típico de CPU para el problema de electrohilado

que están inmersos en términos no-lineales e implícitos de un sistema algebraico diferencial no trivial. Debe tenerse en cuenta, que no todas las formulaciones RBF son aplicables a todo tipo de problemas.

El sistema final de ecuaciones no lineales resultante, se resuelve mediante un método de Newton-Raphson con paso variable y convergencia global. El número de nodos y estenciles utilizados es $N = 1200$. Los resultados obtenidos se compararon con el solucionador de problemas de valor de frontera *solvebvp* de la biblioteca de *SciPy* de *Python* basado en el método implícito de Shampine (Shampine, Muir, y Xu, 2006), y con los resultados numéricos presentados por Carroll (Carroll y Joo, 2006) y Feng (J. J. Feng, 2002). Los resultados se obtuvieron con un procesador Intel™ Xeon™ E-2124, 3.5 GHz, 16 GB RAM. Los tiempos de cómputo representativos dependiendo del número de nodos se presentan en la tabla 4

En la figura 6 se presenta la solución numérica comparada para 3 modelos reológicos: el modelo de Giesekus, FENE-P y el modelo Oldroyd-B. La solución obtenida por RBF es muy precisa en comparación con la solución del solucionador de *Python* y concuerda bien con los resultados presentados en (J. J. Feng, 2003). Confirmando lo mencionado en la literatura, todos los modelos muestran que el radio disminuye principalmente en la boquilla, pero aguas abajo el adelgazamiento es más lento (Hohman, Shin, Rutledge, y Brenner, 2001). Este adelgazamiento se produce considerablemente rápido en una región estrecha, por lo que el sistema de ecuaciones se vuelve rígido (stiff) como afirma Russo (Russo, Capasso, Nicosia, y Romano, 2016). Los modelos Newtoniano y Oldroyd-B establecen dos límites. Cada modelo puede asociarse con un tamaño de molécula diferente, lo que a su vez provoca un comportamiento reológico particular. La precisión del método de colocación

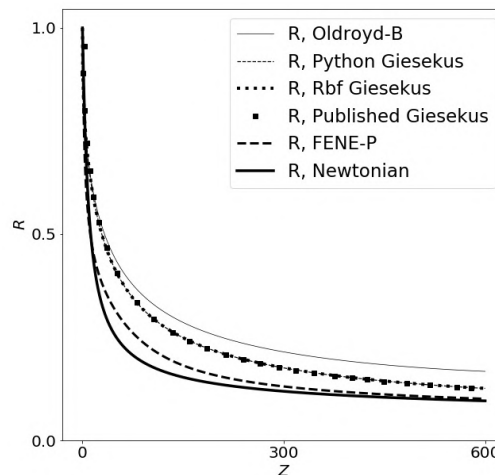


Figura 6. Radio de la fibra con el modelo newtoniano, FENE-P, Giesekus y Oldroyd-B, comparado con los resultados publicados.

local RBF se puede corroborar a través de los resultados que se muestran en la figura 7, donde la densidad de carga superficial σ y el campo eléctrico E se grafican y comparan con los resultados obtenidos por Feng (J. J. Feng, 2003). La rigidez de las ecuaciones mencionadas anteriormente, se confirma porque aparece un pico estrecho en una pequeña región en ambas curvas. Tanto σ como E suben cerca de la boquilla, forman un pico y luego disminuyen

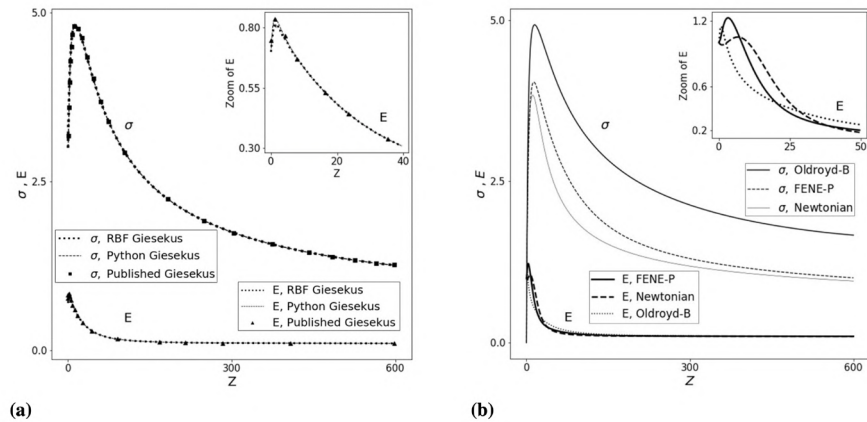


Figura 7. Densidad de carga superficial σ en la fibra de electrohilado.

corriente abajo. Esto aparece porque la sección transversal de la fibra disminuye considerablemente. La reducción del transporte de cargas en la superficie de la fibra provoca una acumulación de cargas que incrementa las variables. Después de ese punto, los fenómenos de conservación de carga y advección llevan más cargas provocando una disminución lenta de las variables. Cabe mencionar que experimentalmente, un fenómeno similar puede observarse presente debido a la tensión superficial del fluido cuando se aplica un alto voltaje. Esta fuerza, evita que el hilo sea expulsado de la jeringa, generando una gota esférica. Posteriormente, cuando la fuerza de atracción supere la tensión superficial, la gota se convertirá en un cono de Taylor, generando pequeñas fibras. Dado que la gota esférica impide el flujo, las cargas superficiales se acumularán aquí, aumentando σ . Sin embargo, cuando se expulsa el hilo, las cargas se disiparán a lo largo de la superficie del chorro (Haider, Haider, y Kang, 2018).

7. Conclusiones

El método de funciones de base radial, en sus diferentes formulaciones, ha probado ser una técnica de aproximación simple, versátil, robusta y potente para resolver problemas de fenómenos de transporte basados en modelos de ecuaciones diferenciales. Particularmente, en los ejemplos analizados en este trabajo, el método ha sido efectivo para resolver ecuaciones de problemas acoplados no lineales de interés en ingeniería, que involucran fluidos y cargas eléctricas. Además, se ha logrado extender la aplicación de los métodos locales RBF a problemas acoplados, no lineales y sistemas algebraico-diferenciales, como se ha demostrado en los problemas electro-osmóticos y electrohilado presentados. Las funciones de base radial tienen un amplio rango de aplicación, como interpolantes de datos dispersos en espacios multidimensionales y como funciones base para la aproximación de la solución de modelos basados en ecuaciones diferenciales, tema que en el cual se centra el presente trabajo. Todas las técnicas basadas en RBF pueden aplicarse directamente para problemas en 1, 2 o n dimensiones, tanto en su formulación global como en su formulación local. Además, las formulaciones de colocación de Hermite permiten construir aproximaciones conservativas capaces de cumplir exactamente el operador diferencial en un conjunto de puntos, mientras que la técnica de soluciones particulares produce esquemas donde las variables se expresan como una superposición lineal de soluciones particulares de la ecuación diferencial original. Estas características, hacen de las RBF una potente técnica que describe la física de los problemas y no únicamente los valores numéricos de las variables, como ocurre en las interpolaciones no conservativas que no tienen en cuenta el operador diferencial al construir las aproximaciones. Finalmente, una lectura detallada de las referencias

incluidas en este trabajo, ilustra como se ha expandido el uso de las técnicas presentadas a diversos problemas de dinámica de fluidos y fenómenos de transporte en general, así como su potencial de aplicaciones futuras.

Agradecimientos

Agradezco a mis profesores Farid Chejne de la Universidad Nacional de Colombia, por cultivar mi interés por la ciencia, Henry Power de la Universidad de Nottingham U.K. por cultivar mi pasión matemática y a Carlos Brebbia del Wessex Institute of Technology por abrirme las puertas en el Reino Unido para mi formación Doctoral. Agradezco a Minciencias quien a través de los programas continuados de apoyo a Doctorados nacionales me ha permitido dirigir estudiantes de doctorado que han aportado a la temática a través del tiempo. Agradezco mi brillante estudiante Juan Pablo Gaviria Cardona por su invaluable colaboración en la obtención de algunos resultados del problema de electrohilado presentado.

Conflicto de intereses

El autor declara no tener conflicto de intereses con respecto al contenido de este artículo.

Referencias

- Aftab, W., Moinuddin, M., y Shaikh, M. S.** (2014). A Novel Kernel for RBF Based Neural Networks. *Abstract and Applied Analysis*, **2014**(0), 176253. doi: 10.1155/2014/176253
- Berg, P., y Ladipo, K.** (2009). Exact solution of an electro-osmotic flow problem in a cylindrical channel of polymer electrolyte membranes. *Proceedings of the Royal Society of London Series A*, **465**(0), 2663–2679.
- Bird, R. B., Armstrong, R. C., y Hassager, O.** (1987). Dynamics of polymeric liquids. vol. 1: Fluid mechanics. *Wiley Interscience*,(), .
- Bochner, S.** (1941, may). Hilbert Distances and Positive Definite Functions. *Annals of Mathematics*, **42**(3), 647–656. Descargado de <http://www.jstor.org/stable/1969252> doi: 10.2307/1969252
- Boztosun, I., y Charafi, A.** (2002). An analysis of the linear advection–diffusion equation using mesh-free and mesh-dependent methods. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **26**(10), 889–895. doi: [https://doi.org/10.1016/S0955-7997\(02\)00053-X](https://doi.org/10.1016/S0955-7997(02)00053-X)
- Buhmann, M. D.** (2000). Radial basis functions. *Acta Numerica*, **9**(0), 1–38. doi: 10.1017/S0962492900000015
- Carroll, C. P., y Joo, Y. L.** (2006). Electrospinning of viscoelastic Boger fluids: Modeling and experiments. *Physics of Fluids*,(), . doi: 10.1063/1.2200152
- Chantasiriwan, S.** (2004). Cartesian grid methods using radial basis functions for solving Poisson, Helmholtz, and diffusion–convection equations. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **28**(12), 1417–1425. doi: <https://doi.org/10.1016/j.enganabound.2004.08.004>
- Chejne J, F.** (2016, jul.). Una aproximación a la construcción de modelos matemáticos para la descripción de la naturaleza. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.*, **40**(155), 353-365. doi: 10.18257/raccefyn.339
- Chen, C. S., Fan, C. M., y Wen, P. H.** (2012). The method of approximate particular solutions for solving certain partial differential equations. *Numerical Methods for Partial Differential Equations*, **28**(2), 506–522. doi: 10.1002/num.20631
- Cheng, A.-D.** (2000). Particular solutions of Laplacian, Helmholtz-type, and polyharmonic operators involving higher order radial basis functions. *Engineering Analysis with*

- Boundary Elements*, **24**(7), 531–538. doi: [https://doi.org/10.1016/S0955-7997\(00\)00033-3](https://doi.org/10.1016/S0955-7997(00)00033-3)
- Cheng, A. H. D., y Hong, Y.** (2020). An overview of the method of fundamental solutions—Solvability, uniqueness, convergence, and stability. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **120**(), 118–152. doi: <https://doi.org/10.1016/j.enganabound.2020.08.013>
- Chinchapatnam, P. P., Djidjeli, K., y Nair, P. B.** (2007). Radial basis function meshless method for the steady incompressible Navier–Stokes equations. *International Journal of Computer Mathematics*, **84**(10), 1509–1521. doi: [10.1080/00207160701308309](https://doi.org/10.1080/00207160701308309)
- Dehghan, M., Abbaszadeh, M., y Mohebbi, A.** (2014). The numerical solution of nonlinear high dimensional generalized benjamin–bona–mahony–burgers equation via the meshless method of radial basis functions. *Computers Mathematics with Applications*, **68**(3), 212 - 237.
- Dehghan, M., y Nikpour, A.** (2013). Numerical solution of the system of second-order boundary value problems using the local radial basis functions based differential quadrature collocation method. *Applied Mathematical Modelling*, **37**(18), 8578–8599. doi: <https://doi.org/10.1016/j.apm.2013.03.054>
- Fasshauer, G. E.** (1997). Solving partial differential equations by collocation with radial basis functions. En *In: Surface fitting and multiresolution methods a. le m'ehaut'e, c. rabut and l.l. schumaker (eds.), vanderbilt* (pp. 131–138). University Press.
- Fasshauer, G. E.** (2007). *Meshfree Approximation Methods with Matlab*. WORLD SCIENTIFIC. Descargado de <https://www.worldscientific.com/doi/abs/10.1142/6437> doi: [10.1142/6437](https://doi.org/10.1142/6437)
- Feng, J.** (2002). The stretching of an electrified non-newtonian jet: A model for electrospinning. *Physics of fluids*, **14**(11), 3912–3926.
- Feng, J. J.** (2003). Stretching of a straight electrically charged viscoelastic jet. *Journal of Non-Newtonian Fluid Mechanics*(,). doi: [10.1016/S0377-0257\(03\)00173-3](https://doi.org/10.1016/S0377-0257(03)00173-3)
- Florez, W., Bustamante, C., Giraldo, M., y Hill, A.** (2012). Local mass conservative Hermite interpolation for the solution of flow problems by a multi-domain boundary element approach. *Applied Mathematics and Computation*, **218**(11), . doi: [10.1016/j.amc.2011.12.015](https://doi.org/10.1016/j.amc.2011.12.015)
- Fornberg, B., y Lehto, E.** (2011). Stabilization of RBF-generated finite difference methods for convective PDEs. *Journal of Computational Physics*, **230**(6), 2270–2285. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jcp.2010.12.014>
- Franke, C., y Schaback, R.** (1998, jul). Solving partial differential equations by collocation using radial basis functions. *Applied Mathematics and Computation*, **93**(1), 73–82. doi: [10.1016/s0096-3003\(97\)10104-7](https://doi.org/10.1016/s0096-3003(97)10104-7)
- Granados, J., Power, H., y Bustamante, C.** (2018). A global particular solution meshless approach for the four-sided lid-driven cavity flow problem in the presence of magnetic fields. *Computers and Fluids*, **160**(,). doi: [10.1016/j.compfluid.2017.10.027](https://doi.org/10.1016/j.compfluid.2017.10.027)
- Haider, A., Haider, S., y Kang, I.-K.** (2018). A comprehensive review summarizing the effect of electrospinning parameters and potential applications of nanofibers in biomedical and biotechnology. *Arabian Journal of Chemistry*, **11**(8), 1165–1188.
- Hohman, M. M., Shin, M., Rutledge, G., y Brenner, M. P.** (2001). Electrospinning and electrically forced jets. I. Stability theory. *Physics of Fluids*(,). doi: [10.1063/1.1383791](https://doi.org/10.1063/1.1383791)
- Hon, Y. C., y Schaback, R.** (2001). On unsymmetric collocation by radial basis functions. *Applied Mathematics and Computation*, **119**(2), 177–186. doi: [https://doi.org/10.1016/S0096-3003\(99\)00255-6](https://doi.org/10.1016/S0096-3003(99)00255-6)
- Hubbert, S., L.Gia, Q. T., y Morton, T. M.** (2015). *Spherical Radial Basis Functions, Theory and Applications*. Springer.
- Jackson, S. J., Power, H., Giddings, D., y Stevens, D.** (2017). The stability of immiscible viscous fingering in Hele-Shaw cells with spatially varying permea-

- bility. *Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering*, **320**(), 606–632. Descargado de <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0045782516312373> doi: <https://doi.org/10.1016/j.cma.2017.03.030>
- Jumarhon, B., Amini, S., y Chen, K.** (2000, sep). The Hermite collocation method using radial basis functions. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **24**(7-8), 607–611. doi: [10.1016/s0955-7997\(00\)00041-2](https://doi.org/10.1016/s0955-7997(00)00041-2)
- Kamyabi, A., Kermani, V., y Kamyabi, M.** (2019). Improvements to the meshless generalized finite difference method. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **99**(), 233–243. doi: <https://doi.org/10.1016/j.enganabound.2018.11.002>
- Kansa, E. J.** (1990). Multiquadrics—A scattered data approximation scheme with applications to computational fluid-dynamics—II solutions to parabolic, hyperbolic and elliptic partial differential equations. *Computers & Mathematics with Applications*, **19**(8), 147–161. doi: [https://doi.org/10.1016/0898-1221\(90\)90271-K](https://doi.org/10.1016/0898-1221(90)90271-K)
- Levesley, J., y Ragozin, D. L.** (2007). Radial basis interpolation on homogeneous manifolds: convergence rates. *Advances in Computational Mathematics*, **27**(2), 237–246. doi: [10.1007/s10444-005-9000-1](https://doi.org/10.1007/s10444-005-9000-1)
- Li, D.** (2004). *Electrokinetics in microfluidics* (Vol. 2). Elsevier.
- Madych, W., y Nelson, S.** (1990, jan). Multivariate interpolation and conditionally positive definite functions. II. *Mathematics of Computation*, **54**(189), 211–230. doi: [10.1090/S0025-5718-1990-0993931-7](https://doi.org/10.1090/S0025-5718-1990-0993931-7)
- Madych, W. R., y Nelson, S. A.** (1990). Multivariate interpolation and conditionally positive definite functions. ii. *Mathematics of Computation*, **54**(189), 211–230.
- Mai-Duy, N., y Tran-Cong, T.** (2002). Mesh-free radial basis function network methods with domain decomposition for approximation of functions and numerical solution of Poisson's equations. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **26**(2), 133–156. doi: [https://doi.org/10.1016/S0955-7997\(01\)00092-3](https://doi.org/10.1016/S0955-7997(01)00092-3)
- Micchelli, C. A.** (1986). Interpolation of scattered data: Distance matrices and conditionally positive definite functions. *Constructive Approximation*, **2**(1), 11–22. doi: [10.1007/BF01893414](https://doi.org/10.1007/BF01893414)
- Orsini, P., Power, H., y Lees, M.** (2011). The Hermite radial basis function control volume method for multi-zones problems; A non-overlapping domain decomposition algorithm. *Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering*, **200**(5), 477–493. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cma.2010.05.001>
- Orsini, P., Power, H., Morvan, H., y Lees, M.** (2010). An implicit upwinding volume element method based on meshless radial basis function techniques for modelling transport phenomena. *International Journal for Numerical Methods in Engineering*, **81**(1), 1–27. doi: [10.1002/nme.2682](https://doi.org/10.1002/nme.2682)
- Oruç, Ö.** (2021). A radial basis function finite difference (RBF-FD) method for numerical simulation of interaction of high and low frequency waves: Zakharov–Rubenchik equations. *Applied Mathematics and Computation*, **394**(), 125787. doi: <https://doi.org/10.1016/j.amc.2020.125787>
- Popov, H., V. Power.** (1996). A domain decomposition on the dual reciprocity approach. *Boundary Elements Communications*(), .
- Powell, M. J. D.** (1994). The uniform convergence of thin plate spline interpolation in two dimensions. *Numerische Mathematik*, **68**(1), 107–128. doi: [10.1007/s002110050051](https://doi.org/10.1007/s002110050051)
- Russo, G., Capasso, V., Nicosia, G., y Romano, V.** (2016). *Progress in industrial mathematics at ecmi 2014*. Springer.
- Sadeghi, A., Azari, M., y Chakraborty, S.** (2017, dec). H2 forced convection in rectangular microchannels under a mixed electroosmotic and pressure-driven flow. *International Journal of Thermal Sciences*, **122**(), 162–171. doi: [10.1016/j.ijthermalsci.2017.08.019](https://doi.org/10.1016/j.ijthermalsci.2017.08.019)
- Sadeghi, A., Kazemi, Y., y Saidi, M. H.** (2013, aug). Joule heating effects in electrokinetically driven flow through rectangular microchannels: An analytical approach. *Na-*

- noscale and Microscale Thermophysical Engineering*, **17**(3), 173–193. doi: 10.1080/15567265.2013.776150
- Sarra, S. A.** (2006). Integrated multiquadric radial basis function approximation methods. *Computers Mathematics with Applications*, **51**(8), 1283–1296. Descargado de <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0898122106000848> doi: <https://doi.org/10.1016/j.camwa.2006.04.014>
- Schaback, R.** (1995). Multivariate interpolation and approximation by translates of a basis function the space of functions (1.1) often..
- Schaback, R.** (2007). A practical guide to radial basis functions..
- Schoenberg, I. J.** (1938, may). Metric Spaces and Completely Monotone Functions. *Annals of Mathematics*, **39**(4), 811–841. Descargado de <http://www.jstor.org/stable/1968466> doi: 10.2307/1968466
- Shampine, L., Muir, P., y Xu, H.** (2006). A user-friendly fortran bvp solver. *J. Numer. Anal. Ind. Appl. Math*, **1**(2), 201–217.
- Stevens, D., y Power, H.** (2015). The radial basis function finite collocation approach for capturing sharp fronts in time dependent advection problems. *Journal of Computational Physics*, **298**(), 423–445. Descargado de <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021999115003666> doi: <https://doi.org/10.1016/j.jcp.2015.05.032>
- Stevens, D., Power, H., y Cliffe, K. A.** (2013). A solution to linear elasticity using locally supported RBF collocation in a generalised finite-difference mode. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **37**(1), 32–41. doi: <https://doi.org/10.1016/j.enganabound.2012.08.005>
- Stevens, D., Power, H., Meng, C. Y., Howard, D., y Cliffe, K. A.** (2013). An alternative local collocation strategy for high-convergence meshless PDE solutions, using radial basis functions. *J. Comput. Phys.*, **254**(1), 52–75.
- Tiago, C. M., y Leitão, V. M. A.** (2006). Application of radial basis functions to linear and nonlinear structural analysis problems. *Computers Mathematics with Applications*, **51**(8), 1311–1334. doi: <https://doi.org/10.1016/j.camwa.2006.04.008>
- Wendland, H.** (1995). Piecewise polynomial, positive definite and compactly supported radial functions of minimal degree. *Advances in Computational Mathematics*, **4**(1), 389–396. Descargado de <https://doi.org/10.1007/BF02123482> doi: 10.1007/BF02123482
- Wertz, J., Kansa, E. J., y Ling, L.** (2006). The role of the multiquadric shape parameters in solving elliptic partial differential equations. *Computers Mathematics with Applications*, **51**(8), 1335–1348. doi: <https://doi.org/10.1016/j.camwa.2006.04.009>
- Wu, Z.** (1998). Solving pde with radial basis function and the error estimation, advances in computational mathematics, lecture notes on pure and applied mathematics. En *In: Proceedings of the guangzhou international symposium, z. chen, y. li, c.a. micchelli, y. xu (eds.)* (Vol. 202).
- Wu, Z., y Zhang, S.** (2013). Conservative multiquadric quasi-interpolation method for Hamiltonian wave equations. *Engineering Analysis with Boundary Elements*, **37**(7), 1052–1058. doi: <https://doi.org/10.1016/j.enganabound.2013.04.011>
- Zerroukat, M., Power, H., y Chen, C. S.** (1998a). A numerical method for heat transfer problems using collocation and radial basis functions. *International Journal for Numerical Methods in Engineering*, **42**(7), 1263–1278.
- Zerroukat, M., Power, H., y Chen, C. S.** (1998b). A numerical method for heat transfer problems using collocation and radial basis functions. *International Journal for Numerical Methods in Engineering*, **42**(7), 1263–1278. doi: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0207\(19980815\)42:7<1263::AID-NME431>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0207(19980815)42:7<1263::AID-NME431>3.0.CO;2-I)
- Zhang, X., Chen, C., Chen, M., y Li, Z.** (2016). Localized method of approximate particular solutions for solving unsteady Navier-Stokes problem. *J.*, **40**(3), . doi: 10.1016/j.apm.2015.09.048

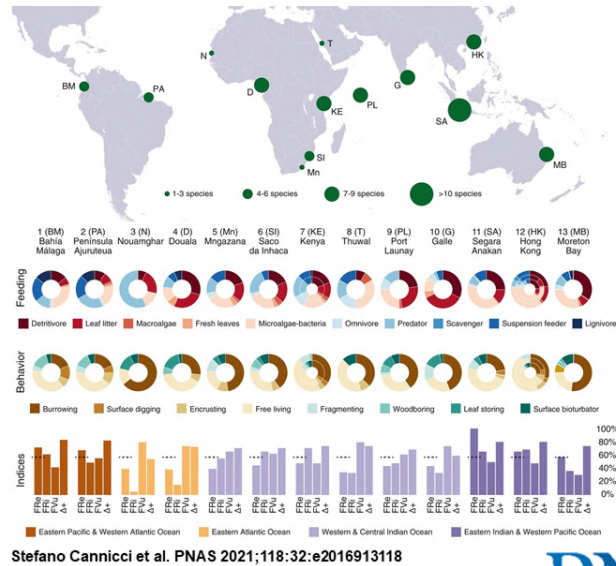
Comentario bibliográfico

Reseña del artículo:

A functional analysis reveals extremely low redundancy in global mangrove invertebrate fauna”. Stefano Cannicci, Shing Yip Lee, Henrique Bravo, Jaime Ricardo Cantera-Kintz, Farid Dahdouh-Guebas, Sara Fratini, Marco Fusi, Pedro J. Jimenez, Inga Nordhaus, Francesca Porri, and Karen Diele

PNAS 2021 Vol. 118 No. 32 e2016913118, 1-8. <https://doi.org/10.1073/pnas.2016913118>.

Representation of the 16 sampling locations across the globe with their macrofaunal descriptors (data for crustaceans and mollusks pooled) and range of mangrove tree species richness.



Stefano Cannicci et al. PNAS 2021;118:32:e2016913118

PNAS

©2021 by National Academy of Sciences

Los manglares están considerados como ecosistemas tropicales y subtropicales de gran importancia ecológica, social y económica. Es el ecosistema dominante en los estuarios y representan la frontera entre tres mundos: el agua salada de los océanos, el agua dulce de los ríos y las zonas terrestres de las costas. En los estuarios ocurren procesos biogeoquímicos y biológicos fundamentales, que permiten que los manglares funcionen como guarderías en las que nacen y se desarrollan las fases tempranas de muchas especies de invertebrados y peces y sirven de hábitat, refugio y sitio de alimentación para muchos vertebrados. Desde el punto de vista humano, son considerados ecosistemas estratégicos por la multitud de bienes y servicios que le proporcionan a las comunidades humanas que los habitan y por proveer condiciones propicias para el desarrollo de especies que sustentan la pesca de zonas costeras, insulares y oceánicas. A pesar de su importancia, los manglares se cuentan entre los ecosistemas más amenazados del mundo por el cambio climático, la deforestación, la fragmentación de hábitat, la sobrepesca y la contaminación que ocasionan la disminución de la diversidad y la degradación funcional. Generalmente estos impactos se mencionan para los árboles y los peces, pero en el caso de los invertebrados de manglares, no existen informaciones sobre el impacto de la deforestación en la diversidad y la funcionalidad de la fauna invertebrada especializada, crítica para su funcionamiento.

En el trabajo hecho por 11 especialistas en manglares del mundo, se han recopilado un conjunto de datos globales sobre la fauna de invertebrados de los manglares que comprende 364 especies de 16 lugares, clasificadas en 64 entidades funcionales (EF). Para cada lugar, se calculó la Separación (o distinción) taxonómica (Δ^+), la riqueza funcional (FRi), la redundancia funcional (FRe) y la vulnerabilidad funcional (FVu) para evaluar integridad funcional. Δ^+ y FRi se relacionaron significativamente con la temperatura del aire, pero no con las características geomórficas, lo que reflejó la anomalía global de la biodiversidad de los manglares. Ninguno de esos dos índices se relacionó con la superficie forestal, pero ambos disminuyeron significativamente en los manglares afectados por el hombre. Alrededor del

60% de las localizaciones mostraron un promedio de $FRe < 2$, lo que indica que la mayoría de las entidades funcionales comprendían una sola especie. Las excepciones más notables fueron las localizaciones del Océano Índico oriental y Océano Índico Oriental y el Océano Pacífico Occidental, pero también en esta región, el 57% no tenían redundancia, lo que sitúa a los manglares entre los ecosistemas más vulnerables del planeta. El estudio mostró estudio muestra que, a pesar de la baja redundancia, incluso los pequeños parches de manglares albergan conjuntos de fauna verdaderamente multifuncionales, lo que en última instancia sustenta sus servicios y muestran que una modesta pérdida local de diversidad de invertebrados podría tener importantes consecuencias negativas para muchos manglares y efectos en cascada para los ecosistemas adyacentes.

Este patrón de funcionalidad del ecosistema mediado por la fauna es crucial para evaluar la vulnerabilidad de los manglares al impacto antropogénico y proporciona una aproximación a realización de planes efectivos de conservación y restauración.

Jaime Ricardo Cantera Kintz

Académico de número ACCEFYN

Cartas al editor

Presentación

Según nuestra política de publicación, las cartas al editor son posiciones críticas, analíticas o interpretativas sobre los documentos publicados en la revista que, a juicio del Comité Editorial, constituyen un aporte importante a la discusión del tema por parte de la comunidad científica en cada campo específico.

Con el fin de destacar los editoriales que publicamos con regularidad en la Revista, a partir de este número iniciamos una actividad denominada *Comentario al Editorial*. En ese sentido, en este número hemos invitado a cuatro académicos a comentar el editorial *Las mujeres en la pandemia y la ciencia* (<https://doi.org/10.18257/raccefyn.1495>) publicado en el volumen 45, número 175. Agradezco a todos ellos por haber aceptado la invitación y por el envío de sus comentarios, los cuales estoy segura pondrán de manifiesto la riqueza de criterios de los escritos y dará pie a discusiones enriquecedoras.

Asimismo, en concordancia con el tema del editorial que destacamos en esta ocasión, tres académicas enviaron excelentes testimonios de lo que vivieron con su grupo de trabajo durante el confinamiento ocasionado por la pandemia, los que, sin duda, aportan significativamente a esta sección. Muchas gracias a ellas por su contribución.

Elizabeth Castañeda
Editora

Comentarios al editorial

Bogotá, 3 de agosto de 2021

Agradezco a la editora la invitación a comentar el editorial del número 175 del volumen 45 de 2021 de la revista firmado por Lorena Fernández Álvarez con el título *Las mujeres en la pandemia y la ciencia, estamos en la misma tormenta pero no en el mismo barco*, en el que se reflexiona en torno a la profundización de la brecha académica inducida por la pandemia. Lo hago impulsada por mi convencimiento de la importancia crucial de priorizar este tema en todas las publicaciones científicas, pues, por su naturaleza transversal, es obvia la repercusión que tiene en el desarrollo de todas las ciencias. Entre los problemas actuales que exigen soluciones inmediatas, su urgencia es comparable únicamente con la de los problemas ambientales cuya irreversibilidad se producirá en menos de dos décadas.

Antes de la pandemia se predecía que la brecha de género en ciencia y tecnología tardaría más de 100 años en cerrarse. La autora del editorial no cuantifica el daño causado, pero sí muestra su gravedad con ejemplos de casos concretos e irrefutables que fuerzan a plantearse la urgencia de tomar decisiones políticas a corto plazo que reparen las consecuencias de la pandemia en la trayectoria de las científicas en países en donde las políticas de ciencia y tecnología carecen de una perspectiva de género que le otorgue la importancia debida a la clara diferenciación entre hombres y mujeres.

La Red Colombiana de Mujeres Científicas tiene actualmente varios grupos de trabajo orientados a buscar soluciones en aspectos de política científica, empoderamiento, ambiente y salud, con énfasis en las investigadoras colombianas; el principal objetivo es encontrar métricas de equidad en los sistemas de ciencia y tecnología para clasificar a investigadoras e investigadores, así como colaborar con proyectos de otras instituciones

en la ardua tarea de recolectar los datos. Aquí el aporte de científicos y científicas de todos los campos es necesario para incentivar la investigación en el tema mujer y ciencia apoyado por convocatorias de financiación.

Cordialmente,

Angela S. Camacho B., Ph.D.

Presidenta Red Colombiana de Mujeres Científicas

Miembro de número de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

El editorial de la Doctora Lorena Hernández constituye un llamado dirigido especialmente a los tutores de jóvenes científicas. Diversos estudios sobre la situación de las mujeres dedicadas a la ciencia al principio de la pandemia a nivel mundial auguran que el retroceso en las carreras de las científicas jóvenes será más acusado. Por ejemplo, se detectó una mayor reducción en la proporción de los artículos enviados a repositorios antes de su publicación (*preprints*) firmados por mujeres como primeras autoras que como últimas autoras (**Vincent-Lamarre, et al., 2021**). En ese contexto, cabe esperar que las jóvenes científicas escriban menos proyectos para solicitar financiación, lo que seguramente afectará la cantidad de sus contribuciones en el futuro próximo. Además, las primeras autoras parecen aportar menos a los estudios de COVID-19 que a la investigación en otras áreas (**Vincent-Lamarre, et al., 2021**), lo que indicaría su menor poder de adaptación y producción en las condiciones generadas por la pandemia. A esta circunstancia se suma un sesgo estructural que hace que en el futuro sus trabajos probablemente tengan menos citas: los artículos escritos por mujeres en revistas de medicina interna (área en que predominan las mujeres) de alto impacto tuvieron cerca de la mitad de las citas que aquellos escritos por hombres (**Chatterjee & Werner, 2021**), un sesgo de género que seguramente se extiende a otras áreas de la ciencia (**Bendels, et al., 2018; Melnikoff & Valian, 2019**).

Es posible que este panorama sombrío cambie algo cuando finalice la pandemia, momento en que podrá evaluarse y comparar la cantidad real de artículos publicados y de proyectos propuestos por jóvenes científicas. Quizás lo más esperanzador es que los ejemplos de la Dra Kizzmekia Corbett, y de muchas otras jóvenes que han contribuido a enfrentar la pandemia, inspiren a otras a seguir una carrera científica. El aporte sostenido de las mujeres a la ciencia probablemente permitirá mejorar las perspectivas futuras. Como tutores de jóvenes científicas, nuestro deber es continuar impulsando sus carreras y cultivando sus aspiraciones para que estos cambios se hagan realidad.

Juanita Angel Uribe, M.D., Ph.D.

Profesora titular Facultad de Medicina, Pontificia Universidad Javeriana

Miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Referencias

- Bendels, M.H.K., Müller, R., Brueggmann, D., Groneberg D.A.** (2018). Gender disparities in high-quality research revealed by Nature Index journals. *PLoS One*. **13** (1): e0189136. Doi:10.1371/journal.pone.0189136
- Chatterjee, P. & Werner, R.M.** (2021). Gender disparity in citations in high-impact journal articles. *JAMA Netw Open*. **4** (7): e2114509. Doi: 10.1001/jamanetworkopen.2021.14509
- Melnikoff, D.E. & Valia, N.V.V.** (2019). Gender disparities in awards to neuroscience researchers. *Arch Sci Psychol*. **7** (1): 4-11. Doi: 10.1037/arc0000069
- Vincent-Lamarre, P., Sugimoto, C.R., Larivière, V.** The decline of women's research production during the coronavirus pandemic. Preprints analysis suggests a disproportionate impact on early career researchers. <https://www.natureindex.com/news-blog/decline-women-scientist-research-publishing-production-coronavirus-pandemic>

2 de agosto de 2021

Estimada Doctora Elizabeth Castañeda,

Congratulo la iniciativa de la *Revista de la Academia* –en su Volumen 45, Número 175, “Las mujeres en la pandemia y en la ciencia”– de celebrar, por un lado, la profunda y novadora labor de las mujeres en la ciencia, y de lamentar, por otro lado, las situaciones especialmente difíciles que han debido atravesar las mujeres en la pandemia (*Editorial* de Lorena Fernández). En el mundo de las matemáticas, el desequilibrio de género ha sido siempre particularmente patente, pero algunos casos sobresalientes nos hacen augurar un mejor futuro. **Maryam Mirzakhani**, la primera Medallista Fields mujer en la historia (2014), prematuramente desaparecida, **Kahren Uhlenbeck**, la primera Premio Abel mujer en la historia (2019), o **Tatiana Toro**, nuestra Académica recientemente nombrada (2021) en la Dirección del prestigioso *Mathematical Sciences Research Institute* de la Universidad de Berkeley, son ejemplo de grandes realizaciones –aunque claramente tardías– dentro de la comunidad matemática. Es posible que la pandemia, como ha indicado Lorena Fernández, ralentice el desarrollo de oportunidades iguales para mujeres y hombres, pero la tendencia general actual hacia apreciar sin prejuicios *las obras por encima de los géneros* debe orientarnos en la construcción de un mundo conceptual e intelectual más equitativo. La matemática, arte y ciencia a la vez, donde la intuición y la plasticidad son especialmente bienvenidas, puede ayudar a multiplicar el rol de la mujer en nuestra sociedad del conocimiento.

Fernando Zalamea, Ph.D.

Académico honorario de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Apreciada editora:

Me pareció muy interesante e instructivo el editorial “*Las mujeres en la pandemia y la ciencia. Estamos en la misma tormenta, pero no en el mismo barco*” de la doctora Lorena Fernández Álvarez en el número 175 de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. La pandemia aceleró algunos procesos positivos que se estaban dando (como el trabajo y la educación a distancia), pero agravó e hizo más evidentes brechas e inequidades. Una de ellas la baja participación de la mujer en la ciencia, que disminuyó aún más debido a la carga de cuidado adicional que las mujeres asumen en nuestra cultura (aún con rezagos prehistóricos). La constante referencia a “médicos y enfermeras” que menciona la autora es prueba de eso. Yo mandé un tuit agradeciendo a medicas y enfermeros que fue recibido con poco entusiasmo.

No me encanta sin embargo la sugerencia, en el subtítulo, de confrontación entre géneros, o de sus caminos divergentes. Usó para sustentarla algunos ejemplos menos relevantes a la pandemia y que se derivan de una situación histórica que muchos esperamos cambie, aunque sabemos que las culturas se mueven lento. En algunos casos presiona excesivamente sus ejemplos para que soporten su posición. Un ejemplo es la afirmación de que nadie recuerda el nombre de la científica turca Özlem Türeci artífice central de la vacuna desarrollada por BioNtech. Es cierto, muy pocos conocen su nombre, pero tampoco se conoce el de Ugur Sahin, su colega de laboratorio, esposo y socio en la empresa y en el desarrollo de la vacuna. En ese ejemplo los dos van en el mismo barco.

Moisés Wasserman, Ph.D.

Académico honorario de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Reinventándonos en tiempos de pandemia

¿Cómo puedo ayudar?

Esto parecía una pesadilla, era marzo de 2020 y no podía regresar a la facultad ni al laboratorio, mis estudiantes tenían que frenar sus experimentos; la universidad, guiada por los lineamientos del gobierno, exigía con rigor extremo parar las labores mientras nosotros suplicábamos que nos dejaran terminar lo que estaba en curso, para no perder animales, recursos, tiempo invertido, datos para los trabajos...

El impulso con el que veníamos a pesar de las dificultades intrínsecas de un país latinoamericano, constituía nuestro motor académico, científico y motivacional. Cada encuentro con los estudiantes, cada dificultad, cada experimento, cada resultado, el cansancio y la vuelta a casa... a hacer la cena, disfrutar del momento para compartir en familia y volver a empezar al día siguiente eran nuestra razón de ser.

Pero el frenazo en seco por la pandemia nos exigió reinventarnos como investigadoras, profesoras, esposas y madres de familia, ajustar nuestra esencia misma. Entonces te regocijas en las flores de tu jardín y los pájaros que te visitan, acudes a la lectura sin freno, a la acuarela, al dibujo con 12 gamas de lápiz al carbón. Las líneas y los colores distraen tu desesperanza y angustia, pero no la impotencia.

Ante la impotencia surgió entonces la pregunta, ¿cómo puedo ayudar desde mi conocimiento de la Neurobiología en esta crisis mundial? No es este el campo primordial para abordar el tipo de problema que representa una infección viral altamente contagiosa y letal, o la urgencia para el desarrollo de vacunas, ni la atención primaria en los hospitales. *A posteriori*, se puede pensar en las derivaciones de investigaciones interesantes en mi campo, pero no como respuesta a la primera ola de la pandemia. Entre tanto, el tiempo pasa en el confinamiento de tu casa, las fuentes de financiación se enfocan en resolver la crisis viral y tu tema centrado en “la comprensión de la pérdida de memoria por infarto cerebral y la demencia de tipo Alzheimer” no representa una necesidad por ahora, así que hay que esperar, pues los recursos son limitados. Observas cómo los grupos de investigación se enfrentan unos a otros y presionan por la escasa financiación, para ser los primeros en obtenerla sin ser los expertos requeridos en la respuesta a la emergencia, olvidando que la unión hace la fuerza a la hora de ayudar a brindar soluciones al pueblo que las necesita, y que en un país con pocos recursos solo algunos tienen la oportunidad de obtenerlos y, en definitiva, lo importante es que funcione y se pueda ayudar.

Entre tanto, tratas de reinventarte, estas “disponible” todo el tiempo en casa, tus deberes y la dinámica de la familia cambian, debes ayudar a resolver si o si todo lo que pasa en tu hogar, y eso te lleva al extremo de sentir que tu investigación y tu quehacer académico se van diluyendo en un horizonte cada vez más sumergido en la incertidumbre. Tus hijos y tus estudiantes, todos ellos tan jóvenes, están desbordados por el shock de una sociedad que debe resolver este problema de salud global con sus connotaciones tanto sociales como económicas.

¿Qué nos depara el futuro cercano y el lejano? Yo como esposa, madre, tutora, científica... no puedo ayudar, solo puedo escuchar la desolación de los demás y la mía propia.

Los problemas del laboratorio no se pueden resolver, por fortuna nuestras colonias de ratones y ratas tienen atención primaria, pero no hay quien mantenga los tanques de nitrógeno líquido, perdemos las líneas celulares, las importaciones internacionales no son posibles, pero tu obligación de cumplir con el avance en un determinado tipo de modelo celular sí lo es; los compromisos de formación están detenidos, pero el tiempo sí pasa para los entes financiadores; no puedes escribir porque los resultados están a medias y aunque trabajas más horas, el tiempo no te alcanza. La estrategia de austeridad no te permite

contratar personal de apoyo sin restricción, no puedes ir a una velocidad que compense la frustración; pierdes la esperanza de hacer ciencia competitiva, pues si en condiciones “normales” costaba, ahora sí que estamos en la cola de las posibilidades.

Sientes que la naturaleza se está cobrando el injusto proceder de los humanos al quebrantar su equilibrio y su sostenibilidad; te sientes tan frágil, pues la lógica te dice que esto seguirá pasando, ya hemos intervenido lo suficiente para que el salto de la barrera de especies siga ocurriendo y más agentes patógenos nos acechen, porque irrumpimos en su equilibrio ecológico en el bosque y en el medio silvestre de las especies, porque seguimos desenfrenados en pos del “progreso”, invadiendo y acaparando más territorios para producir más y más sin medir las consecuencias.

Ante ese panorama, ¿qué le puedes decir a tus hijos y a tus estudiantes, ya invadidos por la desesperanza frente al futuro? Tus estudiantes no quieren seguir en la ciencia, la crisis social se suma a la pandemia y todo parece llevar a la juventud al sinsentido mientras las protestas muestran un panorama desolador. Por más ilusión, trabajo y entusiasmo que te exijas y quieras transmitirles, dependemos de que la sociedad funcione, somos seres inherentemente sociales, necesitamos que el planeta no se desplome para que el futuro de tu familia pueda ser satisfactorio y esperanzador; para seguir disfrutando al ver cómo tus hijos adquieren herramientas y se fortalecen día a día para construir su propia vida; para que tus estudiantes sigan en la academia, con la ilusión de generar conocimiento y tecnología que resuelva los problemas acuciantes de nuestro país; para seguir luchando por tus propios sueños científicos, que algún día puedan servir a la humanidad.

Ahora que ya no estamos en alerta roja después de la tercera ola de contagio (agosto de 2021), y regresamos a organizar nuestro laboratorio y se abren algunas puertas para mantener nuestro espíritu universitario, valoras cada encuentro en los pasillos, cada paso y cada café en el campus, sientes que vuelves empezar. Agradeces por tener a tu familia a la que amas y es tu aliciente, agradeces por tus estudiantes que te motivan a seguir y a recuperar la esperanza, aunque solo puedas brindarles tu propia incertidumbre.

Gloria Patricia Cardona-Gómez, Ph.D.

Profesora titular-Facultad de Medicina

Universidad de Antioquia

Miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Lo malo y lo bueno que deja la pandemia en nuestra actividad docente e investigativa

En este tiempo extraño de la pandemia de COVID-19, que ya se acerca al año y medio, en nuestro laboratorio de docencia e investigación hemos atravesado por situaciones que han repercutido en nuestra vida y en nuestro quehacer científico. Quiero compartir estas experiencias porque hacerlo permitirá entender los efectos que han tenido en nosotros mismos y en los resultados de nuestra labor presente y futura. Será muy interesante leer estas líneas dentro de unos años, cuando -eso esperamos-, se hayan superado estas circunstancias anómalas, o nos hayamos adaptado a ellas.

En marzo de 2020 el año apenas despertaba y teníamos muchas expectativas, con dos proyectos de investigación grandes en marcha y varios estudiantes tesistas de pregrado y postgrado que hacían sus trabajos de campo y laboratorio con nosotros. Cuando se cerraron todas las posibilidades de volver a los laboratorios, las aulas y al campo, todos quedamos como si nos hubieran enviado a hibernar. La dinámica que teníamos se frenó bruscamente e impidió, por ejemplo, preservar adecuadamente los materiales que estábamos trabajando (biológicos y reactivos), lo que, infortunadamente, resultó en la pérdida de mucha información invaluable e irrecuperable. Las salidas de campo ya no se pudieron hacer, a pesar

de que nuestras metodologías de trabajo exigían muestreos continuos de seguimiento y monitoreo, y ello nos obligó a reestructurar todos los planes de trabajo. Esto fue especialmente costoso para los estudiantes tesistas, pues aún no tenían resultados suficientes para comenzar a hacer los análisis de datos y completar de alguna manera algunos de los objetivos trazados. Asimismo, las labores de campo y laboratorio de nuestros proyectos de investigación se estancaron hasta octubre, cuando pudimos comenzar a retomarlas poco a poco, con muchas restricciones, protocolos de bioseguridad estrictos y aforos mínimos. Fueron siete meses perdidos, por lo que tuvimos que solicitar extensiones para la entrega de informes de resultados. Algunos estudiantes afortunados se pudieron dedicar a leer y adelantar lo que podían mediante ejercicios de escritura y reuniones virtuales de avance para no perder el hilo de sus trabajos. Sin embargo, otros se vieron obligados a abandonar y trabajar desde casa (por ejemplo, en centros de llamadas) para colaborar económicamente en sus hogares. Además, tuvimos que observar la cuarentena cuando alguno de los miembros del laboratorio resultaba positivo para la COVID-19 y padecer directamente la enfermedad y la muerte de algunos de nuestros familiares o amigos.

Las circunstancias de la pandemia y el cierre total de siete meses no solo detuvieron el trabajo práctico encaminado a obtener resultados de investigación, también nos afectaron al regresar en octubre de 2020, pues debimos abandonar las instalaciones del laboratorio donde habíamos trabajado durante más de 20 años, y trasladarnos a un laboratorio provisional mientras terminan el nuevo, actualmente en construcción. Fueron más de dos semanas de trasteo, ya que estábamos obligados a seguir normas precisas de bioseguridad. La reinstalación de todo el laboratorio, la capacidad del espacio con que contábamos, y la consecución de los reactivos perdidos demoró aún más el reinicio y la continuación de los experimentos. Es decir que los datos nos siguieron siendo esquivos durante mucho más que los siete meses de cierre total.

Cuando pensábamos que volvíamos a tener una dinámica de trabajo, más lenta pero ya continua, vino en este 2021 la movilización nacional que detuvo, una vez más y por completo, el ingreso a los espacios de trabajo dada su ubicación en una universidad pública, escenario tradicional de manifestaciones y, desgraciadamente, de vandalismo y saqueo. Así, además de los efectos derivados de la pandemia misma, perdimos equipos y datos valiosos porque algunas de nuestras oficinas fueron desvalijadas; todavía hoy seguimos experimentando una tensión permanente y el temor a perder más, por lo que el trabajo práctico se hace de manera discontinua. Sin embargo, aprovechamos el retiro involuntario del inicio de la pandemia para retomar datos y finalizar trabajos que teníamos en el tintero, así que finalmente publicamos los resultados de varias de nuestras investigaciones; asimismo, presentamos nuevos proyectos de investigación en busca de financiación, los cuales han recibido apoyo. En ese sentido, el tiempo fue bien aprovechado y han sido valiosos los resultados obtenidos.

También en este tiempo nos estrenamos en la modalidad de las clases virtuales, situación completamente nueva para nosotros y ajena al estilo presencial y directo al que estábamos acostumbrados. Hubo necesidad de reestructurar todas las clases para tratar de llegar adecuadamente a los estudiantes, especialmente a aquellos que no tenían un computador en casa, o internet de buena calidad, o no podían recibir las clases en tiempo real. De la noche a la mañana, sin saber nada de producción de videos, tuve que transformar todas mis clases, abrir un canal y aprender varias técnicas para hacerlas más ágiles, mejor diseñadas, más efectivas. Dediqué tiempo a complementarlas con el mejor material audiovisual y de literatura científica y divulgativa posible. Cada clase de dos horas requería una preparación de por lo menos cinco o seis días, de manera que siempre me faltaba tiempo, aunque este no era el problema más acuciante, -afortunadamente no tenía que salir a la calle para nada-, pero el cansancio y el aislamiento sí lo fueron: estaba literalmente pegada a mi computador cerca de 12 horas diarias, por lo que terminé desarrollando una enfermedad viral derivada del estrés, tuve que cambiar mis gafas y mi columna se resintió. Extrañé especialmente el hablar frente a frente con mis estudiantes y colaboradores, y el cafecito bien charlado con

los colegas. Eso sí, lo positivo es que aprendí muchísimo sobre cómo hacer una clase más dinámica e interesante, tuve que profundizar más en temas que ya creía dominar, y pude darme cuenta de que los estudiantes estaban más atentos, se dieron la oportunidad de hacer más preguntas y les fue mejor en las evaluaciones. En cuanto a la investigación, pude dedicar mucho más tiempo a la lectura y al seguimiento de sus avances.

La pandemia y otra serie de acontecimientos desafortunados desembocaron en la pérdida de materiales y de tiempo y afectaron la dinámica del trabajo de investigación: obtendremos menos resultados, seremos menos competitivos, los tesisistas finalizarán más tarde, si es que no desertaron. Sin embargo, de las circunstancias adversas también se derivan lecciones importantes, la más valiosa es que nos adaptamos y reaprendimos a vivir y a trabajar en estas condiciones, a continuar con tenacidad y a valorar de otra manera los espacios, el tiempo y la colaboración de los demás.

Martha Patricia Ramírez-Pinilla, Ph.D.

Directora del Laboratorio de Biología Reproductiva de Vertebrados

Directora del Grupo de Estudios en Biodiversidad

Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia

Miembro de número de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Algunos coletazos de la pandemia en la academia

El virus que sacudió a la humanidad y al planeta entero como nunca antes se había vivido en la historia, tuvo evidentes repercusiones en el mundo académico, con consecuencias que aún no se evalúan en su real dimensión. Como resultado de la vergonzosa desigualdad e inequidad de nuestro país, se visibilizaron crudamente las incontables batallas que muchos de los estudiantes y sus familias, particularmente las menos favorecidas por nuestro modelo económico, sufren para lograr movilidad social a través del mejor mecanismo que tenemos, la educación.

En el estatuto general de la Universidad Nacional de Colombia está prevista una distribución de las actividades académicas de sus docentes en la que por lo menos el 50 % del tiempo está dedicado a la docencia, incluida, como mínimo, una asignatura de pregrado, en tanto que el otro 50 % se reserva a la investigación y la extensión. En ese contexto, mi experiencia académica particular durante este trascendental momento histórico de la pandemia se vio reflejada en mis cursos de pregrado y posgrado y en las vivencias en mi grupo de investigación.

En el caso de los cursos, las primeras semanas oscilaron entre la incertidumbre y el asombro de sentirnos protagonistas de una serie de ficción que, sin guion alguno, nos llevó a reinventar el rol del docente, ajustándolo a las reflexiones compartidas con los estudiantes, y a conocer las grandes dificultades que muchos estaban viviendo. En efecto, las dolorosas situaciones que algunos se atrevieron a comunicarnos fueron motivo para un mayor compromiso y una más amplia comprensión y disponibilidad para ellos. Se generaron espacios de diálogo para fortalecer la convicción de que, a pesar del momento, se contaba con una maravillosa institución, con compañeros y profesores que, en su gran mayoría, despertaron su sentido de solidaridad y apoyo para aquellos que lo requerían.

Ahora las clases se iniciaban y terminaban de forma distinta a los pasados encuentros presenciales: siempre con la urgente necesidad de saber si todo iba bien y con el deseo y la claridad de no bajar la guardia y seguir con la mejor de las energías el proceso de formación académica.

Por otra parte, la pasión por la generación y apropiación del conocimiento y algunas fortalezas de mi grupo de investigación, estado sólido y catalisis ambiental (ESCA), tuvieron un papel importante para que los estudiantes y los proyectos se vieran afectados lo

menos posible por las cuarentenas decretadas para enfrentar la pandemia. Ello se explicaría en parte por el hecho de que, de unos años para acá, en el departamento de Química de la UN los estudiantes han bautizado como “padres académicos” a aquellos profesores que han tenido un impacto positivo en su formación, especialmente a los directores de sus trabajos de grado, de maestría o de tesis. Esto no es extraño para muchos de nosotros, pues, como ocurre en mi grupo de investigación, los estudiantes y profesores convivimos de manera natural en un ambiente en el que se combinan equilibradamente la rigurosidad académica y la sensibilidad humana. Ello ha generado un escenario de respeto y actitudes éticas, de generosidad y solidaridad, que permite ofrecer apoyo en las crisis y compartir la felicidad por los triunfos de cada uno de sus integrantes.

El grupo cuenta desde sus inicios con un seminario semanal donde se discuten las distintas situaciones que afectan a sus integrantes. Este productivo canal de comunicación se mantuvo muy activo durante toda la pandemia y permitió compartir las circunstancias particulares de cada cual y conservar el optimismo en todos los más de 35 integrantes actuales del grupo, entre ellos ocho profesores, dos de los cuales fueron justamente vinculados durante la pandemia.

Todos los estudiantes continuaron la dinámica de sus proyectos de diferentes maneras, unos lograron culminar sus trabajos de grado o maestría e, incluso, las tesis que ya contaban prácticamente con todos los resultados experimentales. Otros avanzaron en sus temas específicos a partir de la consulta y la discusión en grupo y otros que iniciaban pudieron dar vida a sus proyectos. Durante este tiempo de pandemia el grupo concretó la sustentación de una tesis de doctorado, cuatro de maestría y varios trabajos de fin de carrera, así como la publicación de ocho artículos internacionales y un capítulo de libro. Asimismo, se lograron culminar dos grandes proyectos que llevaban más de siete años de financiación externa, a pesar de las múltiples dificultades y la intermitencia que generaron las cuarentenas.

Un incompleto pero aproximado balance final revela que, con todos los mecanismos que la universidad pudo desplegar, con la voluntad y apoyos directos de muchos docentes, hoy, cuando ya se vislumbra la luz al otro lado del túnel, la deserción no fue tan drástica. Creo, además, que esta travesía nos dejó incontables enseñanzas valiosas y que los estudiantes saldrán fortalecidos.

Sonia Moreno-Guáqueta, Ph. D.

Cofundadora y codirectora del Grupo Estado Sólido y Catálisis (ESCA), Departamento de Química, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, creado en el año 2000 y actualmente clasificado como grupo A1 en la plataforma ScienTi de Minciencias
Miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

A nuestros lectores y autores

Enfoque y alcance

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales es una publicación periódica trimestral, multidisciplinaria, que tiene como objetivo dar a conocer artículos inéditos de investigación de alta calidad.

La Revista publica artículos científicos en las áreas de ciencias biomédicas, ciencias del comportamiento (filosofía, psicología, antropología, sociología), ciencias físicas, ciencias naturales (biología, microbiología, botánica, zoología, ecología) ciencias químicas, ciencias de la tierra (geología, medio ambiente) y matemáticas.

Está reseñada en varios índices nacionales e internacionales tales como Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (*International Center for Scientific Research*), *Current Mathematical Publications*, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, Online Computer Library Center – OCLC, *Zentralblatt für Mathematik*, *Zoological Record*. Nacionalmente se encuentra reseñada en la base de datos Publindex de Colciencias.

El primer número se publicó en diciembre de 1936, año de creación oficial de la Academia, bajo la dirección del doctor Jorge Álvarez Lleras y hasta el momento se han editado 41 volúmenes.

Proceso de evaluación por pares

Se recibirán solo los manuscritos que cumplan con todos los requisitos que se mencionan en las indicaciones a los autores. Los manuscritos serán evaluados en primera instancia por el editor y los editores asociados de la disciplina correspondiente.

Cada manuscrito será enviado a dos especialistas en el tema, quienes evaluarán y enviarán sus recomendaciones. Este proceso de revisión tendrá una duración aproximada de 90 días.

Los pares académicos pueden adoptar alguna de las siguientes tres opciones: a) aceptación sin modificaciones; b) aceptación con correcciones; c) no aceptación. En caso de desacuerdo de los pares, el original será enviado a un tercer evaluador.

En cualquiera de los casos, el autor será informado y deberá realizar las modificaciones correspondientes en el manuscrito y enviarlo dentro de las cuatro semanas siguientes. Además, deberá enviar un documento en el que responderá, una a una, todas las observaciones señaladas por los evaluadores.

Cuando el autor demore más de 30 días en responder a las sugerencias de los evaluadores, se entenderá que los autores han retirado el manuscrito en su forma actual y, si se remitiera de nuevo, el Comité Editorial de la Revista lo considerará como un nuevo trabajo.

Los trabajos que sean aceptados se considerarán como propiedad de la **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales** y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Ética de la publicación

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (RACCEFYN), acoge la normatividad internacional definida por el *Committee on Publication Ethics* (COPE). Algunas normas se pueden consultar en:

COPE guidelines on good publication practice: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct: <https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

Ver documento pdf (anexo)

Política de acceso abierto

La página web de la Revista (www.raccefyn.co) permite el acceso libre y abierto a los artículos con el fin de contribuir a la visibilidad, el acceso y la difusión de la producción científica.

Directrices para autores

Tipología de los artículos publicados en la Revista

Artículos originales o artículos de investigación científica y tecnológica: documento que presenta, de manera detallada, los resultados originales de proyectos de investigación. La estructura generalmente utilizada contiene los siguientes apartes importantes: introducción, metodología, resultados, discusión, conclusiones y referencias.

Artículos cortos: documentos breves que presenta resultados originales preliminares o parciales de una investigación científica o tecnológica y, que, por lo general, requieren de una pronta difusión.

Artículos de posesión o artículos de revisión de tema: documentos resultantes de una investigación donde se analizan crítica y sistemáticamente, a la par que se integran los resultados de investigaciones publicadas o no publicadas, centradas en un campo de la ciencia o la tecnología, con el fin de dar cuenta de sus avances y sus tendencias de desarrollo. Presentar un artículo de revisión constituye un requisito para que un Académico pueda posesionarse como miembro correspondiente o de número.

Cartas al editor: posiciones críticas, analíticas o interpretativas sobre los documentos publicados en la revista que, a juicio del Comité Editorial, constituyen un aporte importante a la discusión del tema por parte de la comunidad científica de referencia.

Comentarios bibliográficos: son escritos críticos breves sobre libros recientes publicados en las disciplinas de interés de la Revista.

Corrección de los autores

Fe de erratas

Indicaciones a los autores

Los autores deben tener en cuenta las siguientes indicaciones:

1. Los trabajos presentados deberán ser originales y de alto nivel, escritos en inglés o español, y que traten sobre aspectos relacionadas con las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Todos los trabajos aceptados quedarán como propiedad permanente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de manera que la misma podrá publicarlos en formato físico y electrónico, incluyendo la internet. (Ver transferencia derechos de autor).
2. El autor de la correspondencia aceptará mediante comunicación escrita firmada que el manuscrito es un trabajo original, que no ha sido publicado por ningún medio, ni está siendo evaluado para aparecer en otra publicación impresa o electrónica y que, además, ha sido aceptado por todos los autores para su publicación en la Revista. Igualmente, que los derechos de autor no han sido cedidos a nadie con anterioridad. (Ver formatos declaración originalidad, conflicto de intereses y sesión de derechos de autor en la página web de la Revista: <http://www.raccefyn.co>).
3. La participación de los autores en el trabajo deberá ser suficiente como para aceptar públicamente la responsabilidad por los aportes de cada cual. El orden de los autores en la publicación deberá ser una decisión compartida de los coautores, quienes deberán ser capaces de explicar el orden en el que aparecen sus nombres. Finalmente, el manuscrito debe contener un párrafo en el que se detallará la contribución de cada uno de los autores.
4. De acuerdo con el ICMJE, todos los colaboradores que no cumplan con los criterios de autoría o hayan realizado contribuciones menores deberán aparecer en la sección de *Agradecimientos*, pero no serán citados como autores. Las ayudas económicas y materiales deberán aparecer en los *Agradecimientos*.
5. La terminología debe regirse por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. La terminología física, química o bioquímica, deberá seguir las normas del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de la Química Pura y Aplicada (IUPAC). Deberán usarse las abreviaturas internacionales convencionales y las unidades del Sistema Internacional (SI). Los nombres científicos deberán ser escritos en la forma recomendada por el *Internacional Code of Botanical Nomenclature* y por el *International Committee on Systematics of Prokaryotes* o ICSP.

Envío y presentación del manuscrito

Los artículos deberán ser enviados a través de <http://www.raccefyn.co>

El manuscrito incluirá además de la página correspondiente al título, el resumen, las referencias, las tablas y sus títulos, las leyendas de las figuras, todos los cuales deberán estar escritos en procesador de palabras Word a doble espacio, usando la fuente Arial de tamaño 12, sin justificar el texto. No debe olvidarse el usar la numeración en todo el manuscrito. Extensión máxima de 30 páginas, entre 5.000 a 8.000 palabras.

Los manuscritos deben incluir la siguiente información:

1. Una hoja de presentación, página en Word con los nombres y apellidos (si desea poner el segundo apellido, debe ir separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grado académico), filiaciones y correos electrónicos. Agregar aquí un párrafo en el que los autores declaren su aporte personal al manuscrito bajo consideración.
2. Título completo del manuscrito en español e inglés (máximo 30 palabras, 165 caracteres)
3. Título corto (máximo 10 palabras, 50 caracteres)
4. Resumen en español e inglés que no supere 250 palabras.
5. Palabras clave en español y en inglés que no superen en número a seis, separadas por punto y coma.
6. Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico, dirección electrónica y código ORCID. *Open Researcher and Contributor ID* (Identificación del Investigador y del colaborador abierto)
7. Direcciones electrónicas de todos los coautores y códigos ORCID *Open Researcher and Contributor ID*.
8. Texto, referencias y tablas en un mismo archivo en conjunto con las leyendas de las figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales y con una resolución mayor a 300 dpi (*dots per inch*).
9. El número máximo de tablas y figuras es de 7. Para enviar información adicional se puede emplear la sección de *Información suplementaria* debidamente referenciada en el texto: tabla 1S, 2S, etc.; figura 1S, 2S, etc.

Estructura del manuscrito

Introducción: se debe mostrar el marco teórico en el cual se inscribe el tema de la investigación, propósito del artículo y justificación del estudio indicando, además, la delimitación de la pregunta problema.

Materiales y métodos: se describirán los sujetos de observación o experimentación, aparatos o dispositivos y metodologías empleadas en el estudio. La descripción de la metodología debe tener referencias de los métodos usados.

Análisis estadístico: señalar los métodos estadísticos utilizados y la manera de analizar los datos.

Resultados: deben presentarse en secuencia lógica, con las tablas y las figuras acompañadas de una explicación y análisis de las mismas.

Discusión: debe hacerse énfasis en los aspectos nuevos e importantes del estudio, contrastando los resultados con la información pertinente disponible en literatura actualizada y relacionar las conclusiones con los objetivos propuestos. Se deben incluir las implicaciones y limitaciones de los hallazgos y comparar las observaciones relevantes con las de otros estudios.

Los resultados y la discusión pueden presentarse también en forma combinada, en cuyo caso la sección se denominará *Resultados y Discusión*.

Conclusiones: deberán responder al objetivo de la investigación reportada e incluir el planteamiento de objetivos futuros a seguir en la línea de investigación.

Referencias: todas las referencias bibliográficas se insertarán en el texto y deberán llevar siempre entre paréntesis el apellido del primer autor y el año de publicación. Si el apellido del autor o autores forma parte de la estructura formal de la frase, sólo se pondrá entre paréntesis la fecha; por ejemplo: Pérez y Ribas (1996). Si no forma parte de la estructura formal del texto, por ejemplo: ... como indica Barbudo (2003). Si son solo dos autores se pondrán los dos apellidos, si son más de dos sólo se pondrá el apellido del primero añadiendo “*et al.*”

La Revista ACCEFYN utiliza las normas del Manual APA, estas emplean un sistema de citación de autor-fecha.

Lista de referencias. Se organizan alfabéticamente y se citan de la siguiente manera:

Artículo de revista

Apellido, A. A., Apellido, B. B., Apellido, C. C. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, volumen: pp-pp.

Ejemplo

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, 7: 33-40.

Libro

Apellido, A. A. (Año). Título. Ciudad, País: Editorial

Ejemplo

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). Fisiología Vegetal. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Capítulo de libro

Apellido, A. A., Apellido, B. B. (Año). Título del capítulo o la entrada. En A. A. Apellido. (Ed.), Título del libro (pp. xx-xx). Ciudad, País: Editorial.

Ejemplo

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. La enseñanza: Su teoría y su práctica (148-165). Madrid, España: Akal.

Revista en línea

Apellido, A. A. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen** (número): pp-pp. Disponible en: <http://www...>

Ejemplo

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Disponible en: <http://www.jstor.org/pss/2388013>.

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

Citas páginas web

Anotar la fecha de la consulta

Ejemplo

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en <http://www.algaebase.org>., accedida entre enero y junio de 2015.

Tablas y figuras: las tablas y cuadros se denominarán tablas y llevarán numeración 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, utilizar las letras minúsculas del alfabeto según orden de aparición en la respectiva tabla: a, b, c, d, e, etc.

Las fotografías, gráficos, dibujos y esquemas se denominan todos como Figuras, las cuales se enumeran según el orden de aparición y sus leyendas se describen en hoja separada. Si se trata de micro-fotografías debe indicarse el aumento utilizado. Las personas, o sus nombres, no deben ser identificables en las fotografías pero se requiere permiso escrito para su publicación.

Cuando las tablas y figuras hayan sido tomadas de revistas o libros, sean impresos o electrónicos, se debe especificar la fuente y adjuntar autorización de la respectiva publicación para su reproducción.

Agradecimientos: podrán ser expresados a personas o entidades que hayan ayudado en la realización del trabajo. Se mencionarán las personas y el tipo de ayuda aportada, así como las entidades, instituciones o fundaciones que hayan financiado o suministrado materiales. En caso de proyectos de investigación financiados será suficiente con mencionar el código de registro y la entidad, institución o fundación que lo apoyó económicamente.

Consideraciones

Los trabajos aceptados son propiedad de la Revista ACCEFYN y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Corrección de estilo y publicación del manuscrito

Una vez aceptados los artículos, éstos se enviarán a corrección orto-tipográfica. Se usará la herramienta de control de cambios de Word, en la cual quedará el registro de cada una de las sugerencias llevadas a cabo y los comentarios o dudas para que el autor o los autores aprueben y contesten apropiadamente.

La versión corregida deberá ser enviada nuevamente para su aprobación definitiva en un plazo mínimo de 48 horas. El manuscrito deberá ir con una carta al editor, informando cuales correcciones fueron procesadas. El editor le informará al autor la fecha aproximada y el número del volumen en el que el trabajo será publicado.

Rectificaciones y correcciones de errores

Las rectificaciones sobre la información suministrada por parte de los autores, se harán en el número inmediatamente posterior al anuncio de las mismas y serán responsabilidad de los mismos autores. La Revista se encargará de publicar una nota aclaratoria a manera de erratas. En el caso que sean necesarias mejoras y corrección de errores orto-tipográficos, de manejo visual de la información o de imprecisiones involuntarias, el o los autores podrán comunicarse al correo de la Revista para que puedan efectuarse en las versiones electrónicas de la Revista.

Falsificación de artículos

Si en el proceso editorial se encuentra falsificación, omisión de datos, duplicidad del artículo o plagio, se devolverá el original al autor con la debida notificación a su institución patrocinadora, centro de investigación o universidad.

Conflicto de intereses

Si los autores o coautores, editores o revisores (evaluadores) tienen algún conflicto de intereses que pueda de alguna manera influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y publicación, tal conflicto debe ser declarado.

Los conflictos de interés más evidentes son los llamados conflictos financieros, resultado de relaciones entre empleador-empleado, financiaciones y patentes, así como también honorarios, consultorías, investigación pagada por compañías que dependen de los resultados investigativos, entre otros.

También existen los conflictos personales resultado de amistades o animadversiones, competencias académicas y pasiones en el campo intelectual o moral (por ej. parientes en una compañía que se beneficiaría de los resultados que se van a publicar, el uso de los resultados publicados para promoción inmediata basada en el artículo publicado, creencias religiosas que estén en conflicto directo con la investigación que se va a publicar, entre otros).

Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

- a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También pueden publicarse el título del trabajo, resumen, tablas y figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, también dando el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN.
- b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.
- c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.
- d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.
- e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.

Aviso de derechos de autor

Los autores certifican que son los creadores originales del trabajo y declaran que:

- a) Los datos y las referencias a materiales ya publicados están debidamente identificados con su respectivo crédito e incluidos en las notas bibliográficas y en las citas que se destacan como tal y,

en los casos que así lo requieran, se cuenta con las debidas autorizaciones de quienes poseen los derechos patrimoniales.

- b) Todos los materiales que se presentan están totalmente libres de derecho de autor y, por lo tanto, el autor de la correspondencia se hace responsable de cualquier litigio o reclamación relacionada con derechos de propiedad intelectual, exonerando de responsabilidad a la **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.
- c) El trabajo es inédito y no será enviado a otras revistas mientras se espera la decisión de los editores de tal revista. El primer autor declara que no existe un posible conflicto de intereses en este manuscrito.
- d) En caso de ser publicado, los autores del artículo transfieren todos los derechos de autor a la Revista ACCEFYN, sin cuyo permiso expreso no podrá reproducirse ninguno de los materiales publicados en la misma.
- e) A través de este documento, y si el trabajo es aceptado para su publicación, la Revista ACCEFYN asume los derechos para editar y publicar los artículos en índices nacionales, e internacionales o bases de datos con fines académicos y científicos no comerciales en medios impresos, electrónicos, Internet en texto completo o cualquier otro medio conocido o por conocer con respeto de los derechos de autoría.

Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

- a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También se pueden publicar el título del trabajo, el resumen, las tablas y las figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, dando también el crédito a la revista de ACCEFYN.
- b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.
- c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y de los coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.
- d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.
- e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.

Declaración de privacidad

Los nombres y las direcciones de correo electrónico incluidos en esta revista se usarán exclusivamente para los fines establecidos en ella y no se proporcionarán a terceros ni serán usados con otros fines.

Lista de comprobación para la preparación de envíos

Como parte del proceso de envíos, los autores están obligados a comprobar que su envío cumpla todos los elementos que se muestran a continuación. Se devolverán a los autores aquellos envíos que no cumplan estas directrices.

1. Carta de sometimiento del artículo, donde informa que todos los autores han leído, aprueban y declaran que:

- Están de acuerdo con el manuscrito remitido, en su contenido, organización y presentación.
- El trabajo es original, el cual no ha sido publicado previamente y, de igual forma, no se someterá a otra revista hasta conocer la respuesta del Comité Editorial.
- En caso de ser aceptado el manuscrito, se autoriza su publicación bajo las normas establecidas por la revista.

- El documento no cuenta con texto o figuras que tengan reserva de derechos y si los tuviere se cuenta con la autorización escrita para su reproducción.
- El documento no contiene citas o transcripciones de obras que carezcan de referencias bibliográficas debidamente citadas.
- Se incluye un párrafo donde los autores declaran cuál fue el aporte de cada uno de ellos al documento.
- Esta carta firmada debe ser adjuntada en el paso 4 del presente proceso de envío en formato PDF.

2. Presentación

- Una página en Word con los nombres y apellidos (nombre completo, apellido y segundo apellido separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grados académicos), filiaciones y correos electrónicos.
- Título completo del manuscrito en español e inglés y título corto.
- Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico y dirección electrónica.
- Direcciones electrónicas de todos los coautores.
- Texto, referencias y tablas en un mismo archivo junto con las leyendas de las figuras. Figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales.

3. Estructura del artículo. Se incluyen

- El resumen en español e inglés (Abstract).
- Las palabras clave (máximo 6) en español e inglés (Keywords).
- Introducción.
- Materiales y métodos.
- Resultados y Discusión para comunicaciones cortas.
- Discusión.
- Agradecimientos a colaboradores y/o instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.
- Referencias.
- Declaración de conflicto de interés.

4 Información adicional: figuras

- Se incluyen como archivo independiente, cada figura en página aparte.
- Se incluyen las leyendas correspondientes al final del original. Estas figuras deberán ser cargadas en el paso 4 del presente proceso de envío en formato JPG o TIF.

5. Información adicional: tablas

- Se incluyen al final del original, elaborados en el modelo más sencillo de tablas del programa Word.
- Se ordenan secuencialmente.
- Se incluye el título correspondiente.

6. Referencias

- Se han seguido las normas de la revista de ACCEFYN en las instrucciones a los autores.

7. Abreviaturas:

- Se introducen entre paréntesis la primera vez que se usan.

8. Nomenclatura:

- Los nombres de género y especie están en letra cursiva.
- Los nombres de microorganismos, plantas y animales se escriben completos la primera vez que se citan, en el título y en el resumen.

9. Ética

- Todos los autores conocen y aprueban la presentación del manuscrito, su contenido, la autoría y el orden de la autoría.
- El manuscrito ha sido postulado solo a la Revista ACCEFYN y no se encuentra postulado ni ha sido publicado en otra revista.
- Si el artículo incluye la investigación en humanos o con animales se han seguido las directrices de la Declaración de Helsinki y el uso de primates no humanos en la investigación.
- Se incluye los agradecimientos a las instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.

10. Revisores

Se suministran indicaciones sobre tres o cuatro posibles revisores con sus nombres completos, formación académica y direcciones de correos electrónicos.

To our readers and authors

Focus and Scope

The Journal of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences (ACCEFYN) is a multidisciplinary quarterly journal that publishes high quality original research articles.

The journal publishes scientific articles in the disciplines of Biomedical Sciences, Behavioral Sciences (philosophy, psychology, anthropology, and sociology), Natural Sciences (Biology, Botany, Microbiology, Zoology, Ecology), Physical Sciences, Chemical Sciences, Earth Sciences (Geology, Environmental Sciences) and Mathematics. It is included in several national and international directories and indexing services like Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (International Center for Scientific Research), Current Mathematical Publications, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, On-line Computer Library Center – OCLC, Zentralblatt für Mathematik, Zoological Record, RLG. Within the Colombian citation system, the journal is register in Publindex (The Journal index Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación, Colciencias).

The journal's website (www.racefyn.co) allows free and open access to full-text articles with the purpose of contributing to the visibility, access and dissemination of Colombian scientific production.

The first issue was published in December 1936, year of the official creation of the National Academy, led by Jorge Álvarez Lleras. The journal has been edited 41 volumes since then.

Peer Review Process

Manuscripts that meet the author guidelines are welcomed. Manuscripts will be assessed by the editor in chief and associate editors' expert in the topic of the manuscript.

If the editors see fit, the manuscript will be sent to, at least, two peers knowledgeable in the topic of the manuscript. It is estimated the peer reviewing process will take around 90 days.

The reviewers can decide to a) accept the article without any modification, b) accept it if some recommendations are addressed, or c) reject the manuscript. If peers exhibit contradicting assessments, an extra reviewer will be approached to settle disparities and reach a final decision.

The corresponding author will be notified of the results of the peer review process. The author should return an amended version, along with a documenting reporting the response to the reviewers, four weeks after receiving the results of the reviewers.

If the author does not send these documents past the suggested time, the journal will assume the manuscript has been withdrawn. If the author send these documents past the suggested time, the journal takes the manuscript as a new submission and the reviewing process starts anew.

Accepted manuscripts are considered property of the journal. Thus, the journal is free to reproduce an entire manuscript or parts of it.

The journal is not responsible of the contents of the published manuscripts and related legal implications.

Publication Ethics and Publication Malpractice Statement

The journal abides by the *Committee on Publication Ethics* (COPE) standards. These guidelines can be consulted in the following links:

COPE guidelines on good publication practice: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct: <https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

See document pdf (annex)

Open access policy

The journal enables open access to published articles via its website (www.racefyn.co) to contribute to the dissemination, accessibility, and visibility of scientific work.

Author Guidelines

Research articles. A manuscript documenting the results of at least one experiment/study by following the following structure: introductions, methodology, results, discussion, conclusions, and references. Extra material can be reported as an appendix.

Brief articles. Manuscripts reporting the results of novel experiments/study in a succinct manner and that require prompt diffusion.

Inaugural articles or Review articles. Manuscripts reporting literature reviews on a topic. It is one requirement for the Academics to be admitted to the Academy

Letters to the editor. Manuscripts proposing critical comments, novel analysis or re-interpretations of published work.

Book reviews. Short manuscripts reporting a review of a book recently published within an area of interest to the journal.

Authors correction

Errata

Information for Authors

Authors should bear in mind the following

1. Submitted manuscripts must be original and of outstanding quality. They can be written in Spanish or English in an area related to the **Exact, Physical or Natural Sciences**. All works accepted will remain permanent property of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences so that such work can be published in hard copy or in electronic format, including web posting. (See transference of authors' rights).
2. The corresponding author will be required to state that the work is original, has not been published elsewhere, is not under review elsewhere and that co-authors agree as to the version submitted. Equally important, the corresponding author will be asked to state whether copyrights have been passed on to other parties. (See form for declaration of originality, conflicts of interest, and authors' rights).
3. It is assumed all listed authors have contributed substantially to the manuscript. Their order in the manuscript should be reached by agreement. Finally, each author's contribution should be explicitly stated. Collaborators whose contribution was not substantial (see above) should be mentioned in the 'acknowledgments' section (see <http://www.icmje.org/> for a reference). Financial supports and grants should also be mentioned in this section.
4. The terminology used in the manuscript should follow that used in specific areas (we therefore recommend authors to consult specialised references in this regards as to their own fields of research). Scientific names should follow recommendations such as those stated, for example, by the International Code of Botanical Nomenclature and the International Committee on Systematics of Prokaryotes.

Submission and Presentation of manuscript

The manuscripts should be submitted using the website of the Academy: <http://www.acefyn.co>

The manuscript, including the title page, the abstract, tables with titles, graphics with descriptive legends, must be prepared in Microsoft WORD processor in double space. Use Arial font size 12 without justification. Do not forget to number the entire manuscript. Maximum extension 30 pages, 5,000 to 8,000 words.

The manuscripts must contain the following information:

1. A page in Microsoft Word with the names and surnames (complete name, first and second family name separated by a hyphen) of all the authors (without positions, and without academic degrees), academic affiliations and email addresses.
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 TIF 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.

Conclusions: an up to date survey of the investigation. Mention can be made here of future objectives of the same line of investigation.

References: these citations must be verifiable. When a citation is made, indicate in the text the author, the year and page in the following way: last name of the first author and year of publication Pérez (1996). If there are only two authors use both last names Perez and Ribas (1996). If there are more than two authors use only the first last name followed by *et al.*

Reference list: alphabetically and following the examples

Journal article

Last name, A. A., Last name, B. B., Last name, C. C. (Year). Title. Journal name, **volume:** pp-pp.

Example

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7:** 33-40.

Book

Last name, A. A. (year). Title, City, Country: Publisher

Example

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). *Fisiología Vegetal*. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Book chapter

Last name, A. A., Last name, B. B. (Year). Chapter title. In A. A. Last name. (Ed.), Book title (pp. xx-xx). City, Country: Publisher.

Example

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. *La enseñanza: Su teoría y su práctica* (148-165). Madrid, España: Akal.

Journal on line

Last name, A. A. (Year). Article title. Journal, **volume** (issue): pp-pp. Available in <http://www...or DOI>

Examples

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Available in: <http://www.jstor.org/pss/2388013>

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

References web pages

Date of the access

Example

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available in <http://www.algaebase.org>., accessed in June 2015.

Tables and graphics: The tables and frames are called tables and carry an Arabic numeration in accordance with the order in which they appear. The corresponding title is placed on the upper part of the table and notes are placed in the lower part. Symbols for unit measures must appear in the column

headings. If it is necessary to display some information, use lower case letters from the alphabet according to the appearance of the table: a, b, c, d, e, etc.

Photographs, graphics, pictures, or sketches are named figures, are enumerated in order of appearance, and their legends must be written in a separate page. With respect to microfiches, indicate the size of the augmentation used. People or their names should not be identifiable in photographs, unless written permission for their publication has been obtained.

When tables and figures have been taken from magazines or books, published in hard copy or electronically, specify the source and include the authorization for its reproduction from the respective publication.

Acknowledgments: These can be expressed to persons or entities who have aided in the realization of the work. Mention is made of persons and their type of aid provided, as well as to entities or institutions which have provided financial and material assistance. In case of investigative projects with financial support it suffices to mention the registry code and the entity, institution or foundation which provided the economic support.

Considerations

They will be published in the following issue to the announcement of the correction. They are responsibility of the authors. Errata are responsibility of the Journal.

Fabrication of evidence, data omission, duplicity of data or plagiarism will be penalized. The authors and their institutions, research center or university and sponsors will be notified.

Once the article has been accepted, it will undergo a style and format revision which will bring it to its definitive version. The authors will receive the galley proofs in PDF format for the correction of errors before its printing. The corrected version must be returned for final approval within a period of 48 hours. The manuscript must be accompanied with a letter to the editor informing him of the corrections that were carried out. The editor will inform the author of the date and volume number in which the publication will appear.

If the authors or co-authors, the editors or reviewers (evaluators) have some conflict of interest which may in any way influence the transparency and objectivity of the peer review process and publication, it must be so declared.

The most obvious conflicts of interest are those referred to as financial conflicts, which result between, employer-employee, investments, and patents, as well as honoraria, consulting, paid investigation by companies which depend on the investigative results, etc.

There also exist personal conflicts arising from friendships, animosity, academic competencies and passions in the moral or intellectual field (for example relatives in a company which will benefit from the results to be published, the use of the results for immediate promotion based on the published article, religious beliefs which are in direct conflict with the investigation that will be published, etc.).

Copyright Notice

Declaration of originality and transfer author's rights

The authors declare:

The published data and reference materials have been duly identified with their respective credits and have been included in the bibliographic notes and citations that have been so identified and that should it be required, I have all releases and permissions from any copyrighted material.

All material presented is free from any copyright and that I accept full legal responsibility for any legal claims relating to copyrighted intellectual property, fully exonerating from responsibility the **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

This work is unpublished and will not be sent to any other journal while waiting for the editorial decision of this journal. I declare that there is no conflict of interest in this manuscript.

In case of publication of this article, all author's rights are transferred to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, and so cannot be reproduced in any form without the express permission of it.

By means of this document, if the article is accepted for publication by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, the Revista assumes the right to edit and publish the articles in national and international indices or data bases for academic and scientific use in paper, electronic, CD-ROM, internet form either of the complete text or any other known form known or to be known and non-commercial, respecting the rights of the authors.

Transfer of author rights

In case the article is approved for publication, the main author in representation of himself and his co-authors or the main author and his co-authors must cede the author rights of the corresponding article to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, except in the following cases:

The authors and co-authors will retain the right to revise, adapt, prepare derived works, oral presentations, and distribution to some colleagues of reprints of their own published work, if the corresponding credit is given to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**. It is also permissible to publish the title of the work, summary, tables, and figures of the work in the corresponding web sites of the authors or their employers, also giving credit to the Revista.

If the work has been realized under contract, the author's employer has the right to revise, adapt, prepare derivative works, reproduce, or distribute in hard copy the published work, in a secure manner and for the exclusive use of his employees.

If the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** were approached for permission by a third party for using, printing, or publishing specifically articles already published, the Revista must obtain the express permission of the author and co-authors of the work or of the employer except for use in classrooms, libraries, or reprinted in a collective work. The **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** reserves the possible use in its front cover of figures submitted with the manuscripts.

No other right, other than the author's right, can be claimed by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

Privacy Statement

The names and e-mail addresses appearing in the journal will be used solely for the purposes explicitly therein expressed and by no means will they be supplied to third parties.

Submission Preparation Checklist

As part of the submission process, authors are required to check off their submission's compliance with all of the following items, and submissions may be returned to authors that do not adhere to these guidelines.

1. Letter of submission, where it is stated that all authors have read and approved that:

- The submitted manuscript conforms in content, organization and presentation with established norms.
- The original article has not been previously published in any form nor has it been submitted to another journal nor will it be until an answer is received from the Editorial Committee.
- In the case the manuscript is accepted, it is then authorized to be published under the journal's norms.
- The document may not be published without authorization of all copyrighted texts and figures.
- The document is fully cited in a list of references.

2. Appearance

- The first page written in Word with names and surnames (complete name, first and second surnames separated by a hyphen) of all authors (without job titles or academic titles), affiliations and e-mail address.
- Complete title of the manuscript in Spanish and English. Short title.
- Name of person responsible for correspondence with their complete address, telephone number and electronic address.
- E-mail of all coauthors.
- Text, references and tables in the same file together with legends of the figures. Figures in jpg or TIF format.

3. Structure of the article

The following sections are to be included:

- An abstract should be included in both Spanish and English.
- Key words (no more than 6) should be included in both Spanish and English.
- Introduction.
- Materials and methods.

- Results and Discussion for short communications.
- Discussion.
- Acknowledgments to collaborators and institutions and organizations which financed the research.
- Declaration of conflict of interest.

4. Additional information: Figures

- Each figure is included in a separate page in jpg or TIF format
- Corresponding legends are included in a separate page
- Figures should be charged in JPG o TIF format

5. Additional information: Tables

- Tables are included on a separate page and are presented in a simple manner as a Word table
- Tables are ordered sequentially

6. References

Citations must follow the journal ACCEFYN's norms found in the authors' instructions

7. Abbreviations

The first use is introduced in parentheses

8. Nomenclature

- The generic and specific names are written in italics
- Names of micro-organisms, plants and animals are written out completely the first time that they are cited in the title and in the abstract.

9. Ethics and malpractice considerations

- All authors must know and approve of the form, content, authors, and the order of the authors
- An article that has been submitted to the journal ACCEFYN has not be submitted or published in any other journal.
- If the article includes research on human or animals have all authors read and followed the guiding principles of the Declaration of Helsinki and the use of non-human primates in the research?

10. Reviewers

List 3 or 4 possible reviewers with their complete names, academic background and e-mails.

