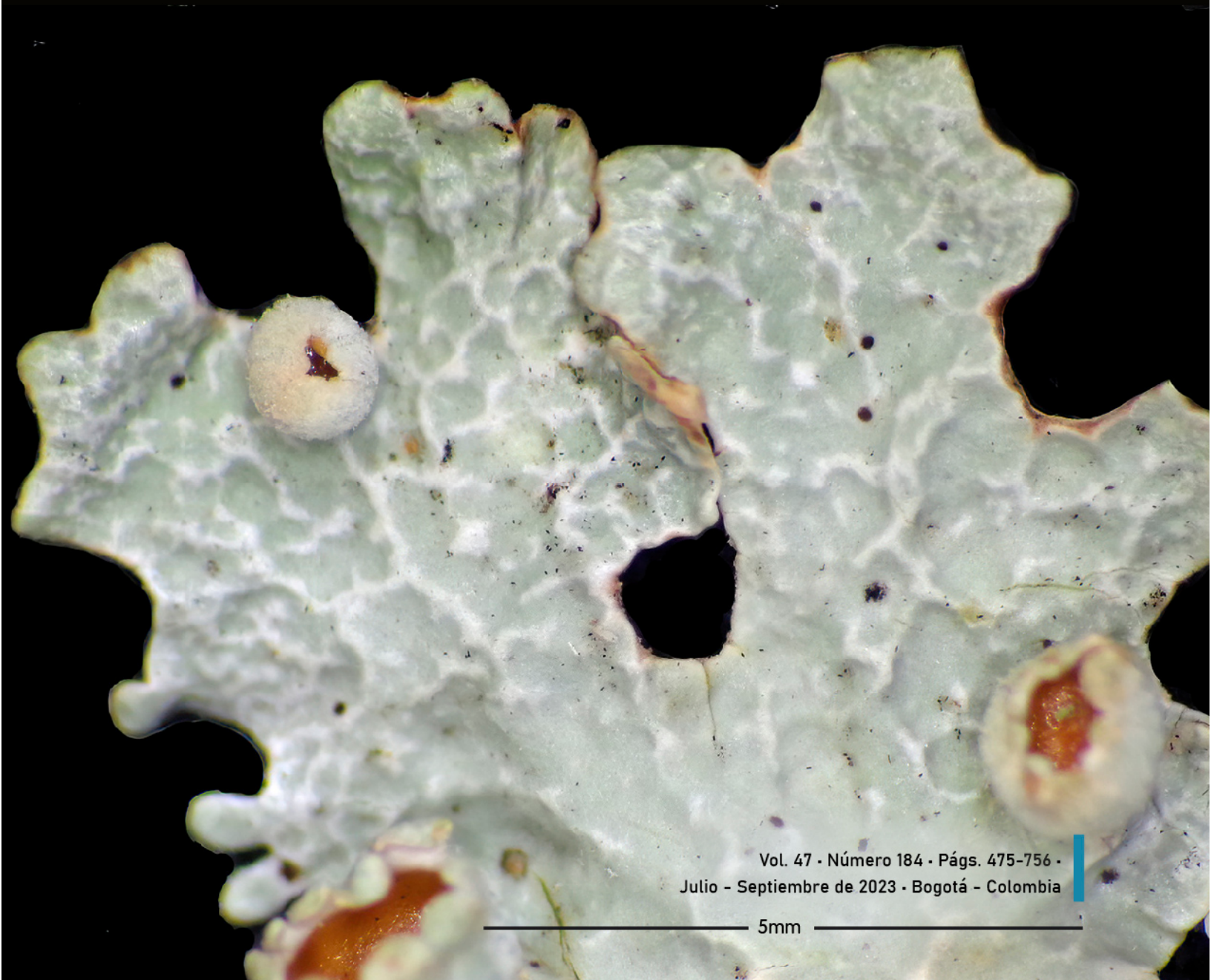




ISSN 0370-3908 · eISSN 2382-4980

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



Vol. 47 · Número 184 · Págs. 475-756 ·
Julio - Septiembre de 2023 · Bogotá - Colombia

5mm



ISSN 0370-3908 • eISSN 2382-4980

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

Vol. 47 • Número 184 • Págs. 475-756 • Julio - Septiembre de 2023 • Bogotá - Colombia

Comité editorial

Editora

- Elizabeth Castañeda, Ph. D., editora jefe
Investigadora emérita del Instituto Nacional de Salud,
Bogotá, Colombia

Asistente editorial Carolina Acosta

Grupo de apoyo Marta Renza, correctora de estilo
Johanna Morales, diagramadora
Bibiana Dimate, Publindex
Pablo Alexander Tenjo, asistente técnico

Editores asociados

Ciencias Biomédicas

- Luis Fernando García, M.D., M. Sc.
Profesor emérito, Universidad de Antioquia,
Medellin, 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
- María Teresa Rugeles, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- María Mercedes Zambrano, Ph. D.
Corpogen, Bogotá, Colombia
- Juan G McEwen, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Ciencias del Comportamiento

- Guillermo Páramo, M.Sc.
Universidad Nacional de Colombia, 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
- Fernando Cárdenas, Ph. D.
Universidad de los Andes, 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 Rafael Julián González Hernández, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- 15 Carlos Duque, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- 15 Camilo Younes, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Manizales, 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 Carolina Romero, M. Sc.
Herbarium, Missouri Botanical Garden, Estados Unidos
- 15 Eduardo Flórez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

- 15 Silvia Villabona, Ph. D.
Universidad Católica de Oriente, Rionegro,
Antioquia, Colombia
- 15 Natalia Ocampo Peñuela, Ph. D.
Universidad de California, Santa Cruz,
Estados Unidos
- 15 María Eugenia-Morales, Ph. D.
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia,
Tunja, 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

Ciencias de la tierra

- 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 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
- 15 Natalia Hoyos, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- 15 Camila Martínez, Ph. D.
Universidad Eafit, Medellín, Colombia
- 15 Monica Carvalho, Ph. D.
University of Michigan, Estados Unidos
- 15 Oris Rodríguez-Reyes, Ph. D.
Universidad de Panamá
- 15 José Gregorio Portilla, Ph. D.
Observatorio Astronómico Nacional de Colombia,
Bogotá, Universidad Nacional, Colombia
- 15 Santiago Vargas-Dominguez, Ph. D.
Observatorio Astronómico Nacional de Colombia,
Bogotá, Universidad Nacional, Colombia

Matemáticas

- Jorge Ivan Cossio Betancur, Ph. D.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
- Luis Español González, Ph. D.
Universidad de la Rioja, España
- Luis Carlos Arboleda, Doctor
Universidad del Valle, Cali, Colombia
- Clara Elena Sánchez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia
- Fernando Zalamea Traba, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- Carlos Enrique Mejía, Ph. D.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
- Francisco Marcellán, Ph. D.
Escuela Politécnica Superior, Madrid, España
- Carolina Benedetti Velásquez, Ph.D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- Fernando León Saavedra, Ph. D.
Universidad de Cádiz, 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 Paris 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, Minciencias (convocatoria 910 de 2021), categoría C

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.



ISSN 0370-3908 • eISSN 2382-4980

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

Vol. 47 • Número 184 • Págs. 475-756 • Julio - Septiembre de 2023 • Bogotá - Colombia

Contenido - Contents

Ciencias Biomédicas Biomedical Sciences	Artículo original La tolerancia inmunitaria a las infecciones virales en murciélagos y su relación con las pandemias Immune tolerance to viral infections in bats and its relation with pandemics <i>Luis F. García, Francisco J. Díaz</i> 484
Ciencias Físicas Physical Sciences	Artículo original Residuos de construcción y demolición como materia prima de concretos y elementos de construcción obtenidos mediante activación alcalina Construction and demolition waste as raw material for concrete and construction elements obtained through alkaline activation <i>Ruby Mejía-de-Gutiérrez, Rafael Robayo-Salazar, William Valencia-Saavedra</i> 505
Ciencias Naturales Natural Sciences	Artículo original Los mamíferos del Quindío, Colombia. I. Reseña histórica sobre el desarrollo de la mastozoología Mammals of the department of Quindío, Colombia. I. Historical review on the development of mammalogy <i>Hugo Mantilla-Meluk, Sebastián Vásquez-Palacios, Andrés F. Vargas-Arboleda, Sebastián O. Montilla, Álvaro Botero-Botero, Leidy Johanna Sánchez-Alzate, Javier Muñoz-Garay, Héctor Ramírez-Cháves, Anibal González, Federico Mosquera-Guerra, Alejandro Zamora, Felipe Gómez-Montoya, Sebastián Cuadrado-Ríos</i> 520
	Artículo original Los mamíferos del Quindío, Colombia. II. Patrones de diversidad y lista anotada de especies Mammals of the Department of Quindío, Colombia. II. Diversity patterns and annotated checklist <i>Hugo Mantilla-Meluk, Sebastián Vásquez-Palacios, Andrés F. Vargas-Arboleda, Leidy Johanna Sánchez-Alzate, Sebastián O. Montilla, Álvaro Botero-Botero, Héctor Ramírez-Chaves, Javier Muñoz-Garay, Anibal González-Naranjo, Federico Mosquera-Guerra, Alejandro Zamora-Vélez, Sebastián Cuadrado-Ríos</i> 541

Artículo original

Estructura y diversidad de las comunidades ícticas a lo largo de un gradiente longitudinal en ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

Structure and diversity of fish communities along a longitudinal gradient in coastal rivers of the Sierra Nevada de Santa Marta

Juan Sebastián Ospina, Edwin Orlando López-Delgado, Francisco Antonio Villa-Navarro 556

Artículo original

Ecología trófica y consumo incidental de microplásticos en peces (Sciaenidae) y su relación con la dinámica ambiental en la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano

Trophic ecology and incidental ingestion of microplastics in fish (Sciaenidae) and its relationship with environmental dynamics in Tumaco Bay, Colombian Pacific

José Vivas-Sánchez, Diego Gamboa-García, Guillermo Duque 571

Original article

Spectral sensitivity of the compound eyes and behavioral attraction to light stimuli with different intensities and wavelengths in *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) from Colombia

Sensibilidad espectral de los ojos compuestos y atracción conductual a estímulos lumínicos con diferentes intensidades y longitudes de onda en *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) de Colombia

Aleidy Galindo-Cuervo, Jorge Molina 591

Artículo original

Variabilidad fenotípica en la población de la jaiba invasora *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) en el margen continental del Caribe colombiano

Phenotypic variability in the population of the invasive crab *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) in the continental margin of the Colombian Caribbean

Nelson Alejandro Lozano-Mendoza, Andrés Merchán-Cepeda, Néstor Hernando Campos-Campos 604

Original article

Three new lobarioid lichens (lichenized Ascomycota: Peltigeraceae) from Colombia in memory of Enrique Forero

Tres nuevos líquenes lobarioides (Ascomycota liquenizados: Peltigeraceae) de Colombia en memoria de Enrique Forero

Bibiana Moncada, Diego Rincón-Murillo, Robert Lücking 619

Artículo original

Variación genética de los rasgos de crecimiento y las características de la madera en razas locales de *Gmelina arborea* Roxb. en el alto Magdalena, Colombia

Genetic variation of growth traits and wood characteristics among landraces of *Gmelina arborea* Roxb. in the upper Magdalena, Colombia

Ana Milena López-Aguirre, Alonso Barrios-Trilleras 641

Original article

Poly(lactic acid): Synthesis, modification and applications in controlled drug delivery

Poli(ácido láctico): síntesis, modificación y aplicaciones en el transporte controlado de medicamentos

Betty L. López-Osorio, Juliana Palacio-Betancur 654

Original article

Design, synthesis, and electrochemical studies of a new [60]fullerene pyrrolidine as a precursor for the construction of supramolecular systems

Diseño, síntesis y estudios electroquímicos de una nueva [60]fullero pirrolidina como precursora para la construcción de sistemas supramoleculares

Gabriel Martínez, Christian C. Carmona-Vargas, Manuel N. Chaur 668

Artículo original

Evolución de la teoría geocéntrica del movimiento del Sol y su uso en la primera circunnavegación del mundo

Evolution of the geocentric theory of the Sun's movement and its use in the first circumnavigation of the world

J. Gregorio Portilla 678

Artículo original

La función zeta sobre superficies abstractas de Riemann: Un primer acercamiento

The zeta function on abstract Riemann surfaces: A first approach

Yamid Bermudez-Tobón, Bilson Castro, Pedro Hernandez-Rizzo 693

Ensayo/ Essay

Rosalind Franklin: un caso para analizar con enfoque de género

Rosalind Franklin: A case to analyze with a gender approach

Ángela Stella Camacho-Beltrán 716

Club de revistas/Journal Club

The Bat Lands, un proyecto que busca explorar áreas potenciales de brotes zoonóticos mediados por murciélagos

The Bat Lands: a project that seeks to explore potential areas of zoonotic outbreaks mediated by bats

Héctor E. Ramírez-Chaves 722

Comentario bibliográfico/Bibliographic commentary

El Código de la Vida, Jennifer Doudna, la edición genética y el futuro de la especie humana de Walter Isaacson

The Code Breaker: Jennifer Doudna, Gene Editing, and the Future of the Human Race

Juan Guillermo McEwen 727

Diagnóstico y tratamiento de infecciones por hongos, tercera edición, 2023

Diagnosis and Treatment of Fungal Infections, third edition, 2023

Jairo Lizarazo, MD FACP 729

Semblanza/Profile

La Academia soy yo: el liderazgo de Enrique Forero

I am the Academy: the leadership of Enrique Forero

Alberto Gómez-Gutiérrez 731

Enrique Forero y su legado a las mujeres científicas colombianas

Enrique Forero and his legacy on Colombian scientific women

Angela Stella Camacho Beltrán 733

Remembranza

Remembrance

Carlos Jaramillo 734

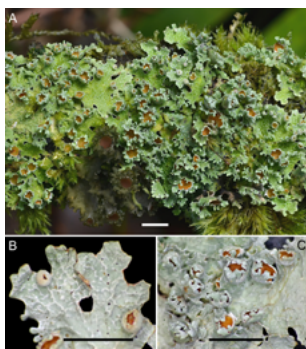
Una carta para Enrique Forero

A letter for Enrique Forero

Dario Valencia Restrepo 735

Enrique Forero G.: su gran legado	
Enrique Forero G.: his legacy	
<i>Elizabeth Hodson</i>	736
Enrique Forero: su paso a paso por diversas instituciones	
Enrique Forero: his step by step through various institutions	
<i>Gonzalo Andrade</i>	738
Enrique Forero	
Enrique Forero	
<i>Helena Groot</i>	739
Profesor Enrique Forero, toda una vida dedicada a las plantas y a la investigación en Colombia	
Professor Enrique Forero, a lifetime dedicated to plants and research in Colombia	
<i>José Luis Fernández Alonso</i>	740
El Enrique Forero que conocí	
The Enrique Forero I met	
<i>Luis F. García</i>	741
Enrique Forero	
Enrique Forero	
<i>Moisés Wassermann</i>	742
Enfoque y alcance	
Focus and Scope	743

Nuestra portada



Tres nuevos líquenes lobarioides (Ascomycota liquenizados: Peltigeraceae) de Colombia en memoria de Enrique Forero

Figura 1. *Lobariella foreroana* B. Moncada & Lücking sp. nov. (holotipo arriba, isotipo abajo). **A.** Talo in situ. **B.** Punta del lóbulo con pseudocifelas reticuladas y apotecios jóvenes. **C.** Superficie del lóbulo con apotecios marginalmente lobulados. Escala = 5 mm

doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1978>

Lobariella foreroana B. Moncada & Lücking es una de tres especies de Peltigeraceae lobarioides de Colombia descritas como nuevas para la ciencia y dedicadas al Prof. Dr. Enrique Forero, quien lamentablemente falleció el 5 de septiembre de 2023. La nueva especie sólo se conoce en los Andes del sur de Colombia y fue hallada en la vereda Santa Teresita, cerca de la Laguna de la Cocha en el departamento de Nariño, en una pequeña reserva de bosque andino bien conservado, a unos 2.800 m de altitud. El género *Lobariella* se asocia mayormente con algas verdes y se caracteriza por formar macrolíquenes con pequeños poros (pseudocypellae) o manchas pálidas (máculas) en la superficie superior, en tanto que la parte inferior carece de poros y produce un tomento pálido. La característica diagnóstica de la nueva especie son los lóbulos estrechos, a menudo divididos en pequeños lóbulos en las puntas. Las especies de *Lobariella* se encuentran en bosques húmedos de montaña y páramos formando comunidades conspicuas de macrolíquenes con otros líquenes, y desempeñan un papel importante en el ciclo del agua al absorber grandes cantidades del líquido después de las lluvias, prevenir la erosión del suelo y equilibrar el microclima. Su compleja química secundaria también las ha convertido en objeto de estudios de bioprospección. Originalmente el género contenía sólo unas pocas especies, pero su estudio, especialmente en Colombia, ha revelado una diversidad inesperada y actualmente hay 30 especies conocidas. Además de *Lobariella foreroana*, en esta misma publicación se describen otras dos especies nuevas de Peltigeraceae lobarioides: *Sticta henrici* B. Moncada, D. Rincón & Lücking y *Yoshimuriella enfogoa* B. Moncada & Lücking.

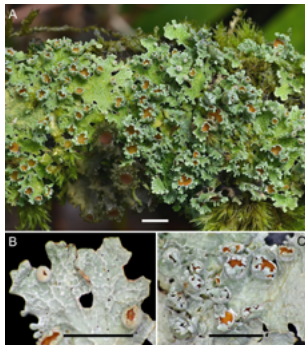
📧 Bibiana Moncada¹, 📧 Diego Rincón-Murillo²,
📧 Robert Lücking³

¹ Licenciatura en Biología, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia

² Programa de Biología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

³ Botanischer Garten und Botanisches Museum, Freie Universität Berlin, Berlín, Alemania

Our cover



Three new lobarioid lichens (lichenized Ascomycota: Peltigeraceae) from Colombia in memory of Enrique Forero

Figure 1. *Lobariella foreroana* B. Moncada & Lücking sp. nov. (holotype above, isotype below). **A.** Thallus in situ. **B.** Lobe tip showing reticulate pseudocyphellae and young apothecia. **C.** Lobe surface with marginally lobulate apothecia. Scale = 5 mm

doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1978>

Lobariella foreroana B. Moncada & Lücking is one of three new species of lobarioid Peltigeraceae described in Colombia and dedicated to Prof. Dr. Enrique Forero, who sadly passed away on September 5, 2023. The species is only known from the southern Colombian Andes and was found in Vereda Santa Teresita, near the Laguna de la Cocha in the department of Nariño, in a small reserve of well-preserved Andean forest at around 2,800 m altitude. The genus *Lobariella* associates mostly with green algae and is characterized by forming macrolichens with small pores (pseudocyphellae) or pale spots (maculae) on the upper surface, while the underside lacks pores and produces a pale tomentum. The diagnostic feature of the new species is the narrow lobes, often dissected into small lobules at the tips. *Lobariella* species are found in humid mountain forests and paramos, forming conspicuous macrolichen communities with other lichens; they play an important role in the water cycle by absorbing large quantities of water after rainfall, preventing soil erosion, and balancing the microclimate. Their complex secondary chemistry is also the object of bioprospection studies. Until recently, the genus contained only a few species, but studies, especially in Colombia, have revealed an unexpected diversity, with 30 species currently registered. Besides *Lobariella foreroana*, two more species of lobarioid Peltigeraceae are described as new in the same article: *Sticta henrici* B. Moncada, D. Rincón & Lücking and *Yoshimuriella enfogoa* B. Moncada & Lücking.

✉ Bibiana Moncada¹, ✉ Diego Rincón-Murillo²,
✉ Robert Lücking³

¹ Licenciatura en Biología, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia

² Programa de Biología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

³ Botanischer Garten und Botanisches Museum, Freie Universität Berlin, Berlin, Alemania

Artículo original

La tolerancia inmunitaria a las infecciones virales en murciélagos y su relación con las pandemias

Immune tolerance to viral infections in bats and its relation with pandemics

✉ Luis F. García^{1,*}, ✉ Francisco J. Díaz²

¹ Grupo de Inmunología Celular e Inmunogenética, Facultad de Medicina, Sede de Investigación Universitaria, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

² Grupo de Inmunovirología, Facultad de Medicina, Sede de Investigación Universitaria, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Resumen

Los murciélagos o quirópteros (orden Chiroptera) representan el 20 % de los mamíferos vivos. Se han adaptado a todos los nichos ecológicos existentes (exceptuando la Antártida y el Ártico) como producto de procesos evolutivos que les permiten sobrevivir y reproducirse en condiciones muy diferentes. Además, los murciélagos son los únicos mamíferos voladores, lo que exige una alta carga metabólica y lleva a la liberación de moléculas genotóxicas y proinflamatorias. Sin embargo, los Chiroptera han desarrollado mecanismos para contrarrestar estos efectos dañinos que, paralelamente, se asocian con una vida prolongada, baja incidencia de cáncer y tolerancia a las infecciones virales. Los murciélagos son reservorios de una gran variedad de virus sin presentar enfermedad. Su resistencia a las infecciones virales se ha explicado por una tolerancia inmunitaria que permite que los virus permanezcan en estos hospederos sin causar daño tisular o enfermedad. La tolerancia se rompe cuando los murciélagos sufren estrés por alteración de los ecosistemas donde habitan o por reducción de sus fuentes de alimento, situaciones que ocurren generalmente por efecto antrópico. Los principales mecanismos de la tolerancia inmunitaria a las infecciones virales en los quirópteros son la activación constitutiva de los genes estimulados por interferón tipo I con actividad antiviral y la disminución de la activación del inflammasoma, lo que permite controlar la replicación viral sin inducir respuestas inflamatorias que causen daño tisular. El estudio de la tolerancia a las infecciones en los quirópteros puede conducir al desarrollo de nuevas formas de prevención y tratamiento de las infecciones epizooticas.

Palabras clave: Chiroptera; Murciélagos; Virus; Tolerancia; Interferón; Inflammasoma.

Abstract

Bats (order Chiroptera) represent 20% of living mammals. They have adapted to all existing ecological niches (except Antarctica and the Arctic) as a result of evolutionary processes that allow them to survive and reproduce in very different conditions. Also, bats are the only mammals that fly, which demands a high metabolic load and leads to the release of genotoxic and pro-inflammatory molecules. However, Chiroptera species have developed mechanisms to counteract these damaging effects, which are, besides, associated with long life, low cancer incidence, and tolerance to viral infections. Bats are reservoirs of a wide variety of viruses without presenting disease. Their resistance to viral infections has been explained by an immune tolerance that allows the viruses to remain in these hosts without causing tissue damage or disease. Tolerance is broken when bats suffer stress due to the alteration of the ecosystems where they live or the reduction of their food sources, generally due to anthropic effects. The main mechanisms of immune tolerance to viral infections in bats are constitutive activation of type I interferon genes with antiviral activity and decreased inflammasome activation allowing viral replication to be controlled without inducing inflammatory responses that cause tissue damage. The study of tolerance to infections in Chiroptera may lead to the development of new forms of prevention and treatment of epizootic infections.

Keywords: Chiroptera; Bats; Virus; Tolerance; Interferon; Inflammasome.

Citación: García LF, Díaz FJ. La tolerancia inmunitaria a las infecciones virales en murciélagos y su relación con las pandemias. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)484-504, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1939>

Editor: John M. González

***Correspondencia:**

Luis F. García;
lfernando.garciam@gmail.com

Recibido: 15 de junio de 2023

Aceptado: 1 de agosto de 2023

Publicado en línea: 22 de agosto de 2023



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

Introducción

La pandemia de la infección con el virus SARS-CoV2 se inició en Wuhan, China, en diciembre de 2019 (Wu *et al.*, 2020; Zhou *et al.*, 2020; Worobey *et al.*, 2022) y se diseminó rápidamente por todos los continentes. Debido al gran número de personas infectadas y fallecidas; a los grandes esfuerzos que demandó la atención de las personas afectadas; las restricciones en la forma de vida impuestas por los gobiernos para controlar la diseminación del virus, y los efectos sobre la economía global, la pandemia afectó todos los ámbitos de la vida humana en todas las regiones del planeta.

En las dos primeras publicaciones sobre la infección en China (Wu *et al.*, 2020; Zhou *et al.*, 2020), se identificó el agente causante de la infección como un nuevo coronavirus y se demostró que el genoma de los virus aislados de los pacientes con neumonías graves tenía mucha similitud con el del virus SARS-CoV, causante de la epidemia del síndrome respiratorio agudo grave (SARS) del 2002 en China, la cual afectó a cerca de 8.000 personas y causó 916 muertes; fue por ello que al nuevo agente se le dio el nombre de SARS-CoV-2. Este también tenía una considerable similitud genómica con el agente del síndrome respiratorio del Medio Oriente (MERS-CoV), identificado en el 2012 y responsable de cerca de 5.000 casos y 858 muertes (Park *et al.*, 2020; Banerjee *et al.*, 2020), así como con los genomas de virus encontrados en murciélagos en diferentes regiones de China, particularmente con el BatCovRaTG13, aislado del murciélago insectívoro *Rhinolophus affinis* (Christie *et al.*, 2021) y con otros virus identificados en *Rhinolophus spp.* (Chornelia *et al.*, 2022). Estos virus pertenecen a la familia *Coronaviridae*, género *Betacoronavirus*, y hasta el momento solo los tres primeros (SARS-CoV, SARS-CoV-2 y MERS-CoV) han causado infecciones graves en humanos; sin embargo, otros coronavirus son causantes de 20 a 30 % de los resfriados comunes (Raoult *et al.*, 2020). Los betacoronavirus se caracterizan por tener un genoma de tipo +ssRNA (ARN de polaridad positiva y cadena sencilla), de alrededor de 30 kb, con una envoltura en la cual se expresan las proteínas E de envoltura, M de membrana y S de espícula; esta última le permite unirse al receptor ACE2 (enzima convertidora de angiotensina-2) presente en la membrana de las células susceptibles. También expresan la proteína N, o proteína de la nucleocápside, que recubre el ARN genómico (Wu *et al.*, 2020).

La evidencia de que los genomas de los virus SARS-CoV, MERS-CoV y SARS-CoV-2 tienen grandes similitudes con aquellos de virus aislados de murciélagos permitió proponer que estos agentes se originaron a partir de virus presentes en estos mamíferos, los que, en forma directa (MacLean *et al.*, 2020) o mediante un hospedero intermedio (Li *et al.*, 2020) terminaron infectando a los humanos (Andersen *et al.*, 2020; Zhou *et al.*, 2020). La evidencia más sólida indica que el progenitor del SARS-CoV2 logró transmitirse de humano a humano como consecuencia de su historia evolutiva adaptativa en el murciélago (MacLean *et al.*, 2020). Los análisis evolutivos sugieren que el ancestro común del SARS-CoV y del SARS-CoV-2 se originó en los quirópteros hace ~40 a 70 años (Christie *et al.*, 2021). Los virus más cercanos al SARS-CoV-2 son el RaTG13 y el RmYNO2, con los que comparte un ancestro datado, aproximadamente, en 1976 (MacLean *et al.*, 2020; Zhou *et al.*, 2021).

Desde principios del siglo XX existe evidencia de que los murciélagos pueden ser reservorios de diferentes microorganismos patógenos, siendo el más conocido el virus de la rabia (Banyard *et al.*, 2014; Brook & Dobson, 2015), pero solo a partir de las epidemias causadas por los virus Nipah, Hendra, Ébola, Marburg, SARS-CoV, y de la pandemia de COVID-19, se ha prestado más atención a los murciélagos como reservorios de virus potencialmente capaces de causar eventos zoonóticos, y al estudio de la relación murciélago-virus, incluyendo las características del sistema inmunitario de estos mamíferos que permiten que, en condiciones silvestres, alberguen los virus sin presentar la enfermedad (Letko *et al.*, 2020; Keusch *et al.*, 2022). En esta dirección es importante plantear preguntas fundamentales como las siguientes: ¿por qué y cómo ocurre el desborde o derrame de la infección viral a nuevos hospederos susceptibles? ¿Qué alteraciones en los

ecosistemas donde habitan los murciélagos favorecen la aparición de eventos zoonóticos y cuál es el peso de la acción antrópica en ellos? ¿Qué cambios ocurren en el genoma de los virus de murciélagos que les permite ser patogénicos para otras especies? ¿Cuáles son los mecanismos de interacción hospedero-patógeno de los murciélagos silvestres que les permiten ser reservorios virales sin presentar la enfermedad? A este último fenómeno se le ha denominado tolerancia infecciosa inmunitaria (Ayres & Schneider, 2012; Keusch *et al.*, 2022).

En esta revisión la pregunta fundamental es: ¿por qué, a pesar de ser reservorios de una gran variedad de virus, incluidos los coronavirus relacionados con el SARS-CoV2, los murciélagos no se enferman? Hay que aclarar, sin embargo, que son propensos a infecciones causadas por otros microorganismos patógenos como hongos y bacterias extracelulares (Schountz *et al.*, 2017).

Se hizo, inicialmente, una revisión del orden Chiroptera y de algunas de las principales características de su biología que podrían relacionarse con la respuesta y la tolerancia a la infección, y cómo dicha tolerancia puede verse alterada por cambios en el ecosistema natural de las especies hospederas, incluido el efecto antrópico, que pueden llevar al derrame o desborde viral y a la posterior infección de hospederos sin contacto previo con estos virus que, por lo tanto, no han desarrollado mecanismos inmunológicos protectores o de tolerancia efectivos. Posteriormente, se revisaron las evidencias sobre los murciélagos como reservorios de virus patógenos o potencialmente patógenos para el humano y otras especies domésticas, y, por último, las peculiaridades del sistema inmunitario de los murciélagos y de la interacción hospedero (murciélago) – patógeno (virus).

Según Plowright *et al.* (2016) tres hipótesis dominan el enfoque actual sobre estas infecciones emergentes de los murciélagos: 1) Los pulsos de excreción viral pueden reflejar ciclos epidémicos estacionales promovidos por las variaciones naturales en la densidad poblacional y los contactos entre los hospederos. Si la infección induce una inmunidad que dura toda la vida, los virus pueden desaparecer localmente, pero persistir a nivel global por las migraciones y desencadenar nuevos brotes cuando se renueva la población de murciélagos con individuos sensibles. 2) Los ciclos epidémicos pueden ser el resultado de la disminución de la inmunidad en los murciélagos, lo que permitiría la circulación de los virus por una oscilante inmunidad de rebaño. 3) Los pulsos de excreción de virus pueden ser generados por la liberación episódica a partir de murciélagos persistentemente infectados, debido a una combinación de factores fisiológicos y ecológicos.

Un elemento común a todos los eventos zoonóticos que generan el paso del virus de su hospedero natural a uno nuevo sensible, es la alteración de los nichos ecológicos donde habitan, lo que conlleva el estrés que favorece el derrame viral (Bird & Mazet, 2018; Li *et al.*, 2020; Warmuth *et al.*, 2023). Los cambios en el uso de la tierra debidos a la deforestación o las actividades agrícolas pueden someter a estrés a las poblaciones de murciélagos e incrementar el contacto con los humanos. Una de las infecciones zoonóticas mejor estudiadas es la del virus Hendra (HeV), el cual emergió en humanos en 1994 y cuyo reservorio son los murciélagos frugívoros *Pteropus scapulatus*. Plowright *et al.* (2008) determinaron en un estudio longitudinal los factores de riesgo de transmisión del HeV a nivel individual y poblacional, así como los cambios estacionales en el comportamiento, la fisiología y la demografía de estos murciélagos que pudieran afectar la dinámica hospedero-patógeno. Los investigadores encontraron que las hembras preñadas o lactantes tienen un mayor riesgo de infección. Se demostró también que el HeV se transmite horizontalmente en heces, orina y saliva. La mayor seroprevalencia se observó cuando se evidenció en los animales estrés nutricional debido a la pérdida de fuentes de alimento. Eby *et al.* (2023) estudiaron durante 25 años el derrame del HeV de murciélagos *Pteropus spp.* a caballos en Australia y demostraron que los cambios en el uso de la tierra permitieron la permanencia de estos murciélagos en áreas de agricultura donde la escasez de fuentes de alimentos durante el invierno se asoció con episodios de derrame del HeV.

Orden Chiroptera

Los murciélagos pertenecen al orden Chiroptera, tradicionalmente incluido en el superorden Archonta, el cual agrupa a los órdenes Primates, Scandentia y Dermoptera; sin embargo, mediante análisis filogenéticos moleculares se reclasificaron en el superorden de los Laurasiatheria, que incluye Carnivora, Perissodactyla, Eulipotyphlia, Pholidota y Cetartiodatyla (Teeling *et al.*, 2018). Existen dos subórdenes de Chiroptera, los Yimpterochiroptera o Megachiroptera y los Yangochiroptera o Microchiroptera, subórdenes que divergieron durante el Eoceno hace 50 millones de años (Banerjee *et al.*, 2020). El orden Chiroptera está compuesto por 18 familias (Agnarsson *et al.*, 2011; Teeling *et al.*, 2018) (Figura 1) que incluyen más de 1.300 especies y representan el 20 % de los mamíferos vivos (Wang *et al.*, 2021), siendo el segundo orden de mamíferos en número de especies después de los roedores. Las familias de quirópteros con mayor número de especies son Vespertilionidae y Molossidae (Hayman, 2016). La familia Phyllostomidae, de América, presenta la mayor diversidad ecológica, con especies adaptadas a todo tipo de alimentos. Es importante señalar que 77 especies de murciélagos están críticamente amenazadas o amenazadas, y otras 184 están catalogadas como vulnerables o casi amenazadas (Teeling *et al.*, 2018).

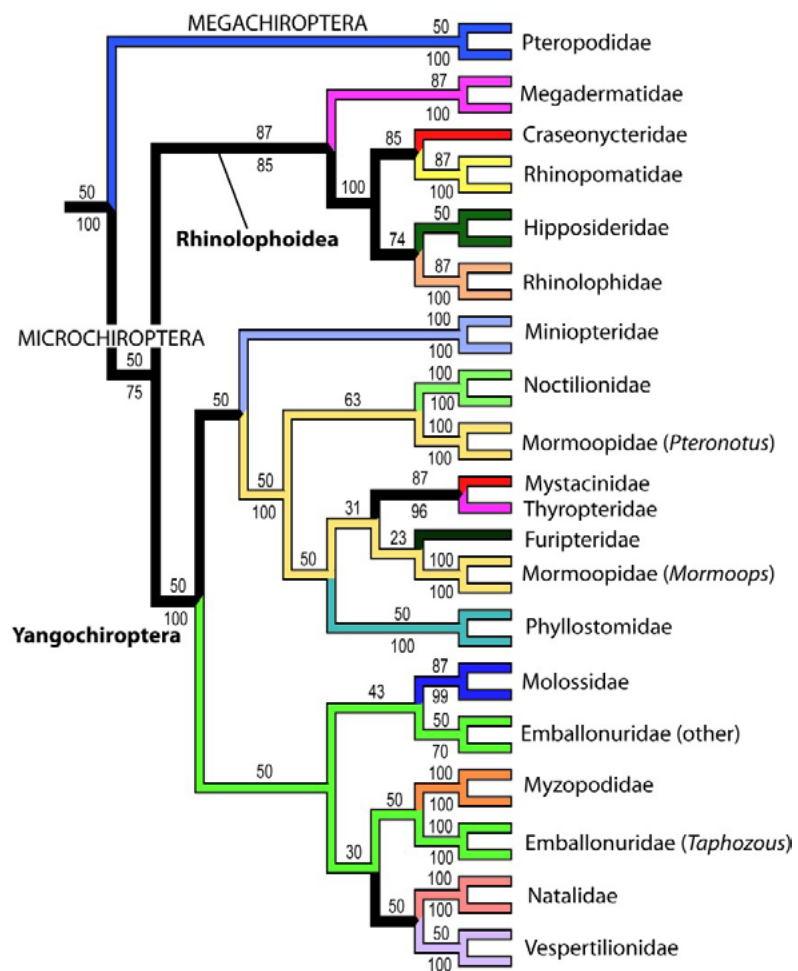


Figura 1. El orden Chiroptera comprende dos subórdenes: los Yimpterochiroptera (o Megachiroptera) y Yangochiroptera (o Microchiroptera) que incluyen 18 familias y más de 1300 especies distribuidas en todos los continentes (excepto la Antártida y el ártico) y todos los nichos ecológicos. Tomado de (Agnarsson *et al.*, 2011)

Los murciélagos presentan grandes variaciones en su tamaño: el más grande es el murciélago frugívoro de cabeza dorada o zorro volador filipino (*Acerodon jubatus*), con una envergadura de ~1,5 m y un peso de ~1 kg, mientras el más pequeño es el murciélago abejorro (*Craseonycteris thonglongyai*), que pesa ~2 g (**Figura 2**).

El estudio de los quirópteros es difícil debido a su biología y la adaptación de las diferentes especies a hábitats particulares, la falta de reactivos específicos de especie, la escasez de líneas celulares y la poca disponibilidad de colonias en cautiverio (**Brook et al., 2020; Banerjee et al., 2018**) (**Tabla 1**). Estas dificultades impiden las generalizaciones entre especies. La mayoría de las investigaciones se han realizado en animales silvestres en condiciones no controladas, o utilizando líneas celulares de ratones o humanos expuestas a moléculas inmunomoduladoras identificadas en virus de murciélagos (**Schountz et al., 2017**). Sin embargo, la iniciativa Bat1k que busca generar genomas de alta calidad a nivel cromosómico de todos los quirópteros vivientes ha permitido avanzar en el conocimiento comparativo de las características genómicas y moleculares de las especies de quirópteros, entender su biología y acelerar el descubrimiento de los factores del hospedero importantes en la coevolución murciélagos-virus (**Teeling et al., 2018; Wang et al., 2021; Kepler et al., 2010**). Además, **Yong et al. (2018)** lograron establecer quimeras de murciélago con



Figura 2. Las especies del orden Chiroptera presentan grandes variaciones en su tamaño. El murciélago más grande que existe *Acerodon jubatus*, o zorro volador filipino (izquierda), puede alcanzar 1.5 m de envergadura y 1 kg de peso (<https://enciclopediadeanimales.com/zorro-volador-filipino/>). El más pequeño es el *Craseonycteris thonglongyai*, o murciélago abejorro (derecha), que mide 1.5 cm y pesa 2 g (<http://www.blogalileo.com/wp-content/uploads/2007/12/pipiscalab2.jpg>)

Tabla 1. Dificultades y oportunidades para el estudio de las relaciones hospedero-patógenos en los quirópteros

Dificultades*	Oportunidades
Biología (vuelo, hibernación, letargo, comunidades panmíticas)	http://www.mgc.ac.cn/DBatVir/
Diferentes especies en hábitats diversos (dificultad para generalizaciones)	Bat1k (Teeling et al., 2018; Wang et al., 2021)
Falta de reactivos específicos de especie	Quimeras murciélago-ratón (Yong et al., 2018)
Escasez de líneas celulares	Generación de líneas de células madres pluripotenciales inducidas (iPSC) (Déjosez et al., 2023)
Pocas colonias en cautiverio	
Riesgo biológico asociado a su manipulación	

* (**Banerjee et al., 2018; Brook et al., 2020**)

ratón, en la cuales las células B de murciélagos presentaron respuestas de anticuerpos específicos de antígeno, en tanto que **Déjosez et al.** (2023) reportaron recientemente la generación de células madre pluripotenciales inducidas (iPSC) de *Rhinolophus ferrumequinum* y de *Myotis myotis* que permitirán estudiar la biología de las células de los murciélagos, la presencia de genomas virales y su respuesta a la infección de diferentes virus (**Tabla 1**).

Los quirópteros se encuentran en todos los continentes, con excepción de la Antártida y el Ártico, en todos los niveles de altitud y en todos los nichos ecológicos. Se alimentan de insectos, pequeños mamíferos, peces, frutas, sangre, néctar y polen, dependiendo de la especie (**McCracken et al.**, 2012). Los murciélagos prestan importantes servicios ecosistémicos, pues polinizan los cultivos de algunas plantas, por ejemplo, las flores de agave empleadas en la destilación del tequila; dispersan semillas, y se alimentan de pestes de los cultivos (**Boyles et al.**, 2011; **Teeling et al.**, 2018).

Las principales adaptaciones de los murciélagos incluyen (**Calisher et al.**, 2006; **Mandl et al.**, 2015; **Wang et al.**, 2011; **Wang et al.**, 2017; **Wang et al.**, 2021; **Teeling et al.**, 2018) las siguientes: son los únicos mamíferos voladores; su metabolismo basal es muy alto con relación a su peso; son nocturnos, con ecolocalización laríngea y magnetorrecepción; las especies migratorias poseen magnetorreceptores; son longevos (pueden vivir hasta 40 años); viven en comunidades panmícticas muy numerosas y en estrecho contacto; pueden hibernar y tener períodos de torpor (letargo) diarios; son muy resistentes a infecciones y cáncer, y tienen genomas reducidos y un sistema inmunitario único.

El vuelo

Los murciélagos son los únicos mamíferos que vuelan por su propia fuerza; además, su vuelo es primordialmente nocturno, pero poseen un sistema único de ecolocalización laríngea o biosonar, que les permite orientarse en la oscuridad utilizando únicamente el sonido (**Wang et al.**, 2017). El vuelo conlleva grandes demandas metabólicas que han requerido adaptaciones fisiológicas importantes (**Shen et al.**, 2010; **Mandl et al.**, 2015). Durante el vuelo la frecuencia cardíaca puede aumentar a más de mil pulsaciones por minuto, en tanto que en reposo pueden tener periodos de bradicardia de 10 a 16 por minuto en ciclos de 5 a 7 minutos que permiten conservar hasta el 10 % de la energía (**O'Mara et al.**, 2017; **Irving et al.**, 2021). Además, durante el vuelo alcanzan temperaturas corporales típicas de la fiebre (**Mandl et al.**, 2015) a las que se han acostumbrado los patógenos que han coevolucionado con los murciélagos por millones de años. Este hallazgo es la base de la hipótesis del “vuelo como fiebre” (**O’Shea et al.**, 2014; **Schountz et al.**, 2017).

En cuanto al tema de nuestro interés, es decir, la relación hospedero - patógeno, la pregunta de **Wang et al.** (2011) de si la capacidad de volar, la longevidad y la inmunidad innata están relacionadas, es altamente pertinente. **O’Shea et al.** (2014) postularon la hipótesis que el vuelo es una fuerza selectiva intensa para la coexistencia con parásitos virales debido a que el ciclo diario aumenta el metabolismo y temperatura corporal, como ocurre en las respuestas febriles de los otros mamíferos.

La tolerancia a los virus puede estar relacionada con la demanda energética necesaria para el vuelo, lo que genera subproductos metabólicos como los lípidos oxidados y componentes liberados del estrés mitocondrial capaces de activar las vías de señalización dependientes de receptores de reconocimiento de patrón (*pathogen recognition receptors*, PRR), induciendo respuestas de estrés y de daño celular (**Mandl et al.**, 2015). Las altas demandas metabólicas durante el vuelo pueden llevar a la liberación de ROI (*reactive oxygen intermediates*), trifosfato de adenosina (ATP), ADN dañado y otras moléculas con capacidad de activar el inflammasoma. Sin embargo, los murciélagos producen menos ROI que otros mamíferos no voladores de igual tamaño, pero iguales niveles de la enzima superóxido dismutasa (**Brunet-Rossinni**, 2004; **Irving et al.**, 2021). Los genes nucleares y mitocondriales involucrados en la fosforilación oxidativa han tenido una selección positiva en los linajes de murciélagos (**Shen et al.**, 2010). Al comparar el genoma de dos especies de murciélagos, **Zhang et al.** (2013) encontraron que el vuelo evolucionó simultáneamente con cambios genéticos en su sistema inmunitario relacionados con la

necesidad de reparar los daños en el ADN causados durante el vuelo. Los genes de la inmunidad innata seleccionados positivamente incluyeron el c-REL, un miembro de la familia de factores de transcripción del factor nuclear κ B (NF- κ B), que participa en la respuesta al daño del ADN activando la ATM (*Ataxia-telangiectasia mutated*), subunidad catalítica de la proteína cinasa dependiente de ADN (DNA-PKC); c-REL también presentó cambios en aminoácidos que pudieron afectar a I κ B, inhibidor de la unión del NF- κ B.

Brook & Dobson (2015) revisaron los mecanismos mitocondriales evolutivos de los murciélagos que les permiten mitigar el estrés oxidativo que ocurre cuando hay una alta demanda metabólica, como en el vuelo. Estos mecanismos pueden haber generado efectos pleiotrópicos responsables de la mitigación de los tumores y el control de patógenos, con “especial” tolerancia a los patógenos intracelulares. Paradójicamente, estos mecanismos pueden llevar a una mayor sensibilidad frente a patógenos extracelulares y a reacciones inmunopatológicas, como ocurre en el síndrome de la nariz blanca (WNS), causado por el hongo *Pseudogymnoascus destructans*, que ha matado miles de murciélagos en Norteamérica y se presenta cuando estos están hibernando y su metabolismo basal y temperatura corporal bajan (**Meteyer et al.**, 2012).

Longevidad

Los quirópteros son considerados modelos de vejez saludable, pues muestran pocos signos de senescencia y una baja prevalencia de cáncer, lo que contrasta con sus altas tasas metabólicas y la producción de especies reactivas de oxígeno que inducirían la inflamación crónica y acelerarían el envejecimiento (**Munshi-South & Wilkinson**, 2010; **Teeling et al.**, 2018; **Wilkinson & South**, 2002). Los murciélagos exhiben una extraordinaria longevidad, llegando a vivir hasta diez veces el tiempo esperado para el tamaño pequeño de su cuerpo y su alto metabolismo basal. Sólo 19 especies de mamíferos viven más tiempo que los humanos en proporción con el tamaño de su cuerpo, y 18 de ellos son murciélagos (**Irving et al.**, 2021), siendo *Myotis brandtii* el que alcanza el mayor número de años (>41) (**Podlutsky et al.**, 2005). Los hábitos nocturnos y el vuelo les permiten evitar la mayoría de los depredadores, desarrollando una combinación inusual en los vertebrados: larga vida con pequeños cuerpos (**Teeling et al.**, 2018; **Healy et al.**, 2014).

Torpor o letargo

Como grupo, los murciélagos tienen una amplia variedad de adaptaciones relacionadas con el torpor o letargo que varían con la latitud y la filogenia, desde la hibernación profunda durante el invierno, hasta el letargo diario durante todo el año homeotérmico (**Geiser & Stawski**, 2011). El despertar de un periodo de hibernación conlleva un estrés que puede facilitar el derrame viral (**Bouma et al.**, 2010; **Lee et al.**, 2002).

Comunidades panmícticas

Una característica general de los quirópteros es que viven en grandes comunidades panmícticas, lo que en principio facilitaría la transmisión de los microorganismos patógenos de los que son reservorios. En Texas se han reportado colonias de *Tadarida brasiliensis mexicana* con densidades hasta de 4.000 murciélagos/m² y más de un millón de individuos por colonia (**McCracken & Gustin**, 2010; **Irving et al.**, 2021; **Hayman**, 2016).

Arquitectura del genoma

Los murciélagos tienen los genomas más pequeños de los mamíferos existentes, con un rango entre ~1,6 y 3,54 Gpb, siendo la mayoría de los genomas de ~2 Gpb (**Teeling et al.**, 2018) (<http://www.genomesize.com>). **Zhang et al.** (2013) realizaron el análisis comparativo de los genomas completos de dos especies de murciélagos relacionadas de forma distante, el frugívoro *Pteropus alecto* y el insectívoro *Myotis davidii*, y confirmaron el tamaño reducido de los genomas (~2 Gpb) comparados con otros mamíferos. Las aves, la otra clase de vertebrados voladores, también tienen genomas reducidos, por lo que se ha

sugerido que la adquisición del vuelo requiere una pérdida del genoma redundante y una remodelación de la estructura genómica que preserve la información genética esencial para ser un mamífero o un ave (Hughes & Hughes, 1995; Kapusta *et al.*, 2017).

Los quirópteros como reservorios de virus

Hay poca evidencia de que las infecciones virales causen enfermedad fatal en los murciélagos, exceptuando los Lyssavirus, de los cuales el virus de la rabia es el principal responsable (Bird & Mazet, 2018; Letko *et al.*, 2020). Desde 1911 se conoce que los murciélagos hematófagos *Desmodus rotundus* pueden estar infectados con el Lyssavirus de la rabia, e incluso presentar síntomas, pero en un porcentaje muy bajo tratándose de un virus que es letal en otras especies (Brook & Dobson, 2015; Banyard *et al.*, 2014). Blackwood *et al.* (2013) llevaron a cabo un estudio longitudinal entre 2007 y 2010 para analizar la seropositividad al virus rábico en 1.436 individuos de *D. rotundus* en 17 colonias de cuatro regiones del Perú y demostraron que la persistencia del virus depende de la migración de murciélagos infectados entre colonias vecinas y la frecuente inmunización con dosis subletales, de tal manera que la probabilidad de una infección letal fue solo del ~10 %. En Colombia, secuencias genéticas del virus rábico se han encontrado en *Molossus molossus* y *Eptesicus brasiliensis* (Páez *et al.*, 2003; Páez *et al.*, 2007), en *Artibeus lituratus* y *Artibeus planirostris* (Calderón *et al.*, 2019) y en un caso humano en el que la secuencia genética correspondió a virus de murciélagos vampiros (Caicedo *et al.*, 2015).

El papel de los murciélagos como reservorios de virus ha sido extensamente revisado por varios autores (Calisher *et al.*, 2006; Brook & Dobson, 2015; Hayman, 2016; Letko *et al.*, 2020), aunque su condición de reservorios especiales, comparados con los roedores y las aves, se ha cuestionado recientemente (Mollentze & Streicker, 2020). Se han descubierto virus con todo tipo de estructuras genómicas y estrategias replicativas en murciélagos en todos los continentes, exceptuando la Antártida. La familia más estudiada ha sido la *Rhabdoviridae*, principalmente los Lyssavirus, que incluyen el virus de la rabia. En el 2014 se construyó la base de datos DBatVir, que para ese año contenía más de 4.100 virus de 23 familias, asociados a 196 especies de murciélagos en 69 países (Chen *et al.*, 2014). Según Hayman (2016) en el 2016 las secuencias más frecuentes en el GenBank correspondían a miembros del género Lyssavirus con 2.484 de 11.258 (22 %), seguidas por los *Coronaviridae*, con 920 secuencias (8 %) detectadas en 11 familias de murciélagos. Otras familias con virus identificados en los murciélagos son la *Paramixoviridae* con 657 secuencias y la *Filoviridae* con 177 secuencias; esta última incluye los virus Ebola y Marburg, causantes de importantes epizootias y epidemias de gran letalidad en simios y humanos. Según Letko *et al.* (2020), con base en los datos de <http://www.mgc.ac.cn/DBatVir/>, la mayoría de estos virus son específicos de hospedero y tienen un potencial muy limitado de causar episodios zoonóticos. La plataforma Spillover, que contiene datos de 509.721 muestras de 74.635 animales permitió ubicar 887 virus salvajes e identificar los 12 con más potencial zoonótico, incluido el SARS-CoV-2 (Grange *et al.*, 2021); sin embargo, hay acuerdo en que el viroma de los murciélagos no se ha explorado completamente aún.

El análisis del transcriptoma de las IPSC generadas por Déjosez *et al.* (2023) encontró que los grupos de genes más prevalentes son los relacionados con la expresión de genes virales, la transcripción viral y los que se activan o se suprimen como consecuencia de una infección viral, siendo los coronavirus los más enriquecidos. Resulta interesante señalar que estos autores también demostraron la presencia de secuencias de retrovirus y de otros virus endógenos.

A pesar de que en las comunidades de murciélagos la circulación viral concomitante y las coinfecciones son la norma, los estudios sobre zoonosis emergentes generalmente se enfocan en una sola especie de patógeno. Utilizando PCR múltiple basada en microesferas para paramixovirus (*multiplexed paramyxovirus bead-based PCR*) en muestras de orina de los lobos voladores australianos, *Pteropus spp.*, Peel *et al.* (2019) encontraron que la excreción de múltiples virus es un evento común. Los investigadores detectaron hasta nueve paramixovirus excretados sincrónicamente. La excreción multiviral se presentó

en pulsos cortos y espacialmente restringidos, coincidiendo con los picos de excreción del virus Hendra. Los investigadores también detectaron interacciones entre los virus, como la facilitación y la inmunidad cruzada, lo que sugiere que múltiples virus pueden interactuar e influir en la liberación y el derrame de patógenos zoonóticos. Los pulsos multivirales son generalmente ignorados durante la vigilancia epidemiológica, aunque tienen potencialmente serias consecuencias en el derrame de patógenos nuevos para el humano y los animales domésticos. El estudio de estas interacciones en contextos como la pérdida de hábitats puede ayudar a predecir los pulsos de excreción viral en zoonosis potencialmente graves (Peel *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2023).

Sistema inmunitario de los quirópteros y la respuesta a los virus

La existencia de múltiples virus que causan infecciones asintomáticas en los murciélagos, incluidos algunos altamente patogénicos para otros hospederos, respalda la hipótesis de que estos tienen una respuesta inmunitaria atípica que les permite controlar la replicación viral y reducir las respuestas patogénicas a la infección (Baker *et al.*, 2013; Schountz & Wang, 2013; Banerjee *et al.*, 2020; Irving *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2021). El conocimiento de las respuestas inmunitarias atípicas puede ser útil para diseñar estrategias terapéuticas e inducir, o exógenamente activar, vías antivirales en humanos y otros animales domésticos infectados con virus emergentes de gran impacto.

Varias hipótesis, que no son mutuamente excluyentes, explicarían por qué muchos hospederos reservorios de virus, capaces de causar enfermedad en el humano y en otros hospederos animales, no presentan la enfermedad clínica grave (Mandl *et al.*, 2015), entre ellas, las siguientes:

- El virus es citopático en los hospederos no-naturales, pero no en su reservorio.
- El tropismo viral es diferente entre los hospederos naturales y no naturales
- Las diferencias en las interacciones entre el genoma viral, o sus productos génicos, y los mecanismos de resistencia del hospedero alteran el desenlace de la infección en los hospederos naturales y no naturales.
- El virus confiere un beneficio al hospedero que no es concedido a los humanos u otras especies hospederas animales.
- Las interacciones en los hospederos enzoóticos con el virus y otros elementos del microbioma alteran la patogenia de la infección en una forma que no aplica a los humanos.
- La respuesta de los hospederos reservorios controla la replicación viral más eficientemente.
- Los hospederos reservorios toleran mejor la infección viral, aun con cargas virales altas.

Aunque los quirópteros comparten todos los elementos del sistema inmunitario con otros mamíferos para enfrentar las infecciones, se han reportado diferencias cuantitativas y cualitativas, particularmente en la inmunidad innata, que podrían estar asociadas con el curso asintomático de las infecciones virales en los murciélagos (Baker *et al.*, 2013; Schountz, 2014; Schountz *et al.*, 2017). La evidencia más sólida sugiere una tolerancia inmunitaria a la infección viral, más que un aumento en la potencia de la respuesta antiviral (Pavlovich *et al.*, 2018; Randolph & Barreiro, 2018).

En un análisis sistemático de genomas de buena calidad provenientes de 10 especies de murciélagos, contenidas en la base de datos Bat1k, Hiller *et al.* (2023) identificaron que las huellas de la selección de genes inmunitarios eran más prevalentes en murciélagos que en otros mamíferos. Entre estos genes están los relacionados con la entrada y la detección de los virus y los reguladores de las respuestas antivirales e inflamatorias.

Cariou *et al.* (2022) también hicieron un análisis evolutivo de alta definición utilizando la herramienta DGINN (*Detection of Genetic INNOvation*) en 334 proteínas que interactúan con el SARS-CoV-2, para identificar *loci* adaptativos en el virus y encontrar diferencias entre humanos, primates y murciélagos. Identificaron 38 proteínas en murciélagos y 81 en primates que marcan la selección positiva; entre estas hay 17 genes, incluido

el ACE2, que presentan marcas de selección positiva en ambos órdenes de mamíferos, lo que sugiere una interfase común virus-hospedero y epidemias anteriores por coronavirus que moldearon sus genomas. Sin embargo, 84 genes presentaron adaptaciones diferentes en murciélagos y primates, incluidos residuos que participan en la ubiquitinación y fosforilación de la RIPK1 inflamatoria, los cuales han evolucionado rápidamente en murciélagos pero no en primates, lo que apunta a una regulación diferente de la inflamación.

Brook *et al.* (2020) llevaron a cabo un ensayo de infectividad de líneas celulares de murciélagos que expresaban fenotipos inmunes inducidos o constitutivos, a partir del cual desarrollaron un modelo teórico de su ensayo *in vitro* ajustado a los datos empíricos. Los modelos con mejor ajuste recapitulaban los fenotipos inmunes esperados en líneas celulares representativas, lo que sustenta el planteamiento de que en las células de murciélagos las respuestas antivirales fuertes se correlacionan con los estimativos más altos de las tasas de propagación dentro de los hospederos. En general, una respuesta inmunitaria elevada limita la muerte celular inducida por el patógeno, pero puede facilitar el establecimiento de una infección de rápida propagación en los hospederos. Los virus de transmisión rápida que han evolucionado con el sistema inmunitario de los murciélagos, posiblemente tienen una virulencia aumentada después de que emergen en hospederos secundarios con un sistema inmunitario diferente.

Inmunidad innata

La inmunidad innata es responsable del reconocimiento temprano de moléculas que comparten estructuras en microorganismos relativamente cercanos; a estas moléculas se les conoce como PAMP (*pathogen-associated molecular patterns*) o MAMP (*microbial-associated molecular patterns*), y de moléculas originadas en el daño tisular o DAMP (*damage-associated molecular patterns*), que incluyen, entre otros, los ácidos nucleicos virales o del hospedero. Las PAMP o MAMP y las DAMP son reconocidos por los PRR, cuyos genes se heredan en línea germinal (**Yokoyama & Colonna, 2008**). La reacción entre los PAMP y los PRR conduce a la activación de complejas cascadas de eventos moleculares que pueden llevar a la eliminación de los microorganismos, pero también a reacciones inflamatorias con consecuencias inmunopatológicas de gravedad variable (**Takeuchi & Akira, 2009**). Existen PRR solubles como la proteína C reactiva, la lectina de unión a la manosa (MBL), o la fracción C3b del complemento, entre otros; también hay los que se localizan en la membrana celular, como algunos TLR (*toll-like receptors*), ScR (*scavenger receptors*), receptores de tipo lectina y receptores del complemento, en tanto que otros se localizan en el citoplasma donde pueden reconocer ADN o ARN virales, entre ellos se cuentan el TLR3, TLR7, TLR8 y TLR9, los RLH (*retinoic acid inducible gene-1-like receptors*) o RIG-1 (*retinoic acid inducible gene 1*), los NLR (*nucleotide-binding oligomerization domain-like receptors*) y los Aim2 (*interferon-inducible absent in melanoma 2*), y los receptores de tipo NOD (*nucleotide-binding oligomerization domains*) (**Wright, 1999; Wilmanski *et al.*, 2008; Schountz, 2014**).

Se han clonado los genes de los TLR de *P. alecto* (**Cowled *et al.*, 2011**) y *Rousettus leschenaultii* (**Iha *et al.*, 2010**), los cuales se han identificado también en el genoma de *Myotis lucifugus* y en el transcriptoma de *Artibeus jamaicensis* (**Schountz, 2014**). Tres genes RLH, el Ddx58 (RIG-I), el Ifih1 (MDA5), y el Dhx58 de *P. alecto* también se han clonado (**Cowled *et al.*, 2012**); asimismo, tres NLR (Ciita, Nod1, Nod2) se encuentran en las bases de datos genéticos de murciélagos (**Schountz, 2014**).

Tian *et al.* (2023) compararon el genoma de 12 especies de murciélagos, incluyendo seis de la familia Pteroidae, y demostraron que en ellos los genes relacionados con la respuesta inmunitaria tienen una tasa de evolución mayor que en los otros murciélagos. Los Pteroidae compartieron algunos de estos cambios genéticos, incluida la pérdida del *NLRP1*, la duplicación de *PGLYRP1* y *C5AR2* y el reemplazo de aminoácidos en *MyD88*. La introducción de transgenes de *MyD88* que contenían residuos específicos de Pteroidae en líneas celulares humanas y de murciélago, resultó en una disminución de las respuestas inflamatorias.

Interferón

Los interferones (IFN) conforman una familia de citocinas producidas por células del sistema inmunitario y otros tipos celulares con efectos pleiotrópicos en el funcionamiento celular. Los IFN se producen en respuesta a infecciones con diferentes tipos de microorganismos patógenos, especialmente los virus, a tumores y a autoantígenos. Se clasifican en IFN de tipo I (IFN α e IFN β), IFN de tipo II (IFN γ), e IFN de tipo III (IFN λ) y son producidos por células diferentes con efectos variables en las células blanco, pero son similares en cuanto a sus receptores y las vías de señalización que inducen (**Theofilopoulos *et al.*, 2005; Stetson & Medzhitov, 2006**).

Una característica importante del sistema inmunitario de los quirópteros es que los genes de IFN de tipo I están constitutivamente activados, al igual que muchos genes estimulados por IFN (*interferon-stimulated genes*, ISG), lo cual podría interferir con la replicación temprana de los virus. **Zhou *et al.* (2016)** secuenciaron los *loci* del IFN tipo I en *P. alecto* y encontraron que consiste en una familia de diez IFN, incluidos tres *loci* de IFN α , constitutivamente expresados en tejidos y células no estimuladas. Esta expresión no se vio afectada por la infección con los virus Hendra y Palau. La expresión constitutiva de IFN α resultó en la inducción de un subgrupo de ISG, incluidos el IRF7, el Mx1 y el OAS1, asociados con la actividad antiviral y la resistencia al daño del ADN.

Schountz *et al.* (2017) han propuesto que debido a la expresión constitutiva de IFN α y a la actividad persistente de ISG, las células de los murciélagos pueden inhibir la replicación viral en forma más eficiente que otros mamíferos. La evidencia sugiere que IFN I e IFN III inducen la expresión de genes antivirales que no son proinflamatorios, y que los virus de los cuales los murciélagos son reservorios han desarrollado formas de inhibir algunas proteínas de las vías del IFN.

Hiller *et al.* (2023) desarrollaron un método estadístico para ensamblar familias de genes a partir de genomas parciales que validaron infringiendo genes humanos de IFN α . Los investigadores lograron inferir 61 genes de IFN-I y un solo gen de IFN-II en *P. vampyrus* y *M. lucifugus*. Las inferencias se confirmaron por clonación directa, secuenciación y transcripción inducida de IFN α , IFN β , IFN δ e IFN κ en *P. vampyrus* (**Kepler *et al.*, 2010**). Específicamente se detectó que en el ISG15 hay la delección de la cisteína necesaria para la formación de homodímeros en murciélagos rinolofidos e hiposideridos. El ISG15 ha sido involucrado como uno de los genes responsables de la hiperinflamación que ocurre en la COVID-19.

Se conoce que la respuesta de IFN I dependiente de STING (*stimulator of interferon genes*), una proteína adaptadora citoplásmica esencial en **múltiples vías** sensoras de ADN, está disminuida en varias especies de murciélagos debido a una mutación puntual de un residuo de serina (S358) altamente conservado de STING (**Xie *et al.*, 2018**). La reversión de esta mutación restauró funcionalmente el STING, con activación de IFN e inhibición viral. Es muy probable que esta mutación se hubiera seleccionado evolutivamente como una respuesta a la sobreactivación de STING a causa del ADN dañado durante el vuelo.

Banerjee *et al.* (2020) demostraron que un residuo de serina en IRF3 (*interferon-response transcription factor 3*) se ha seleccionado positivamente en múltiples especies de murciélagos. El IRF3 es un regulador central de las respuestas innatas antivirales en mamíferos. El reemplazo del residuo de serina con el residuo humano de leucina en el IRF de murciélagos disminuyó la protección antiviral en células de murciélagos, en tanto que la adición de serina en el IRF3 humano aumentó la protección antiviral de las células.

Boys *et al.* (2020) reportaron que en *P. alecto* la proteína receptora RTP4 es un potente inhibidor del IFN inducible por los flavivirus, que incluyen los virus de Zika, Nilo occidental y hepatitis C. Por vía mecánica, RTP4 se asocia con la replicasa de los flavivirus, se une al ARN viral y suprime la amplificación del genoma. Una aproximación comparativa demostró que la RTP4 sufrió una selección positiva, de tal manera que los flavivirus pueden mutar para escapar a la restricción impuesta por ella y que diferentes ortólogos de RTP4 de mamíferos exhiben patrones específicos contra los flavivirus.

La persistente activación del IFN en las células de los murciélagos permite asumir que los virus que se hospedan en los quirópteros evolucionaron para contrarrestar estas respuestas en los animales reservorios (Randolph & Barreiro, 2018). El STAT1 (*signal transducer and activator of transcription 1*), un componente esencial en la vía de activación de los IFN, es el blanco de las proteínas virales VP24 del Ebola, VP40 del Marburg, V y W del Nipah, y del producto de la ORF6 del SARS-CoV (Christie *et al.*, 2021). El STAT1 está altamente conservado en el *P. alecto* (reservorio del virus Hendra) y en *Rousettus aegyptiacus* (reservorio del virus Marburg), que son 96 y 97 % idénticos, respectivamente, al STAT1 humano. En otros mamíferos los IFN están en un nivel basal de activación, sin embargo, cuando se presenta una infección por un virus asociado a los murciélagos, estas proteínas virales inmunosupresoras (que evolucionaron en los murciélagos) se expresan en abundancia y pueden impedir que se establezca una respuesta efectiva de IFN, permitiendo una replicación y una excreción viral elevadas, que, al diseminarse, pueden causar daño directo a otras células o inducir respuestas inmunopatológicas en las que participan macrófagos, neutrófilos, células NK y linfocitos T CD8 citotóxicos.

Inflamasoma

Los inflamasomas son complejos de proteínas presentes en el citoplasma que se forman por estímulos internos y externos (Lamkanfi & Dixit, 2014; Deets & Vance, 2021); en el caso de los murciélagos y sus virus, estos estímulos, principalmente intracelulares, serían sensados por los PRR presentes en el citoplasma (TLR, NLR y NLRP) (Irving *et al.*, 2021; Christie *et al.*, 2021). Estos complejos pueden activar la proteasa caspasa 1 (CAS-1), la cual produce el clivaje de las citocinas proinflamatorias IL-1 β e IL-18 para lograr su maduración y secreción.

Hay evidencia sólida de que en los murciélagos ocurre la disminución de la actividad del inflamasoma relacionada con la respuesta a las infecciones virales, la cual se debe a cambios en algunas de las principales moléculas que participan en el inflamasoma. El NLRP3 (*NLR family pyrin domain-containing*) sirve como sensor de un amplio número de virus emergentes y ha sido asociado con la inflamación inducida por infecciones virales sin afectar la carga viral, y a la inflamación asociada con la edad. Ahn *et al.* (2019) estudiaron el inflamasoma NLRP3 y demostraron una disminución en su activación, baja inducción del ASC (*apoptosis-associated speck-like protein containing a CARD*) y secreción de IL-1 β en células mononucleares circulantes, monocitos, macrófagos y células dendríticas derivadas de médula ósea de *P. alecto* (suborden Yinpterochiroptera) y *M. davidii* (suborden Yangochiroptera), comparadas con las mismas células de humanos y ratones estimuladas con lipopolisacárido (LPS) \pm ATP/nigeridina o infección con virus de la influenza A (–ssRNA), el virus Melaka (PRV3M, dsRNA) y el MERS-CoV (+ssRNA). Cabe anotar que esta reducción no impactó la carga viral. Además, atribuyeron la reducción en la inflamación a una disminución en la iniciación de la transcripción de NLRP3 debida a una mutación en el exón 7 que produce un dominio alterado de LRR (*leucine-rich repeat*) en NLRP3. El hecho de que esta mutación se encuentre en dos especies de murciélagos de diferentes subórdenes subraya su importancia evolutiva y su efecto en la disminución de la respuesta del inflamasoma NLRP3.

Además del NLRP3, se ha reportado en murciélagos la pérdida completa de la familia de genes PYHIN (*pyrin and HIN domain-containing protein 1*) a nivel genómico (Ahn *et al.*, 2016). La familia PYHIN (también conocida como *AIM2-like receptors*) incluye el AIM2 y el IFI16, los únicos sensores de ADN intracelular que activan el inflamasoma (Schattgen & Fitzgerald, 2011). NLRP3 y AIM2 convergen corriente abajo en Cas-1, responsable del clivaje de las citocinas proinflamatorias IL-1 β e IL-18, desencadenando la piroptosis por medio del gardermin D (GSDMD) (Lamkanfi & Dixit, 2014; Irving *et al.*, 2021).

Goh *et al.* (2020) estudiaron el inflamasoma en *P. alecto* y *M. davidii*, los cuales presentan una pérdida genómica completa del AIM2, cuya restauración en células de murciélago llevó a la formación del ASC completo, pero, extrañamente, resultó en una

pérdida de caspasa-1 y la subsecuente activación de IL-1 β . Los investigadores detectaron dos residuos que han tenido selección positiva en Cas-1 de *P. alecto*, responsables de la pérdida de su función enzimática, y que son cruciales en la activación en humanos.

Irving et al. (2021) han revisado otros mecanismos utilizados por los quirópteros para controlar las infecciones virales. La autofagia, un reconocido mecanismo de regulación de la respuesta inmune (**Kuballa et al.**, 2012), participa en la eliminación de los Lyssavirus de células de murciélago (**Laing et al.**, 2019). Los murciélagos expresan altos niveles de proteínas de choque térmico (HSP) que les permiten a sus células sobrevivir a altas temperaturas y al estrés oxidativo generado durante el vuelo. Como ya se mencionó, los murciélagos producen pocos ROI, pero conservan intacta la actividad de la superóxido dismutasa, que es un potente antioxidante (**Brunet-Rossini**, 2004). Junto con la activación del inflammasoma y el clivaje de IL-1 β , estos hallazgos muestran una respuesta inmunitaria finamente controlada que facilita la tolerancia a las infecciones virales, minimiza la inflamación excesiva, la extenuación inmunitaria y la liberación excesiva de citocinas proinflamatorias que afecta a los pacientes humanos (**Christie et al.**, 2021).

Entre las principales células del sistema inmunitario innato están las células dendríticas (DC) y los macrófagos, fundamentales en la presentación antigénica frente a los linfocitos T y en muchas respuestas de la inmunidad adaptativa. **Zhou et al.** (2016) lograron generar células de ambos linajes a partir de células de médula ósea de *P. alecto*. **Joanna et al.** (2017) estudiaron la respuesta de macrófagos de *Myotis myotis* y de *Mus musculus* (ratón casero) al lipopolisacárido (LPS) y al ácido poliinosínico-poliicitidílico (Poly(I:C)), ambos ligandos de TLR. En las dos especies de murciélagos, los macrófagos respondieron con altos niveles de ARNm de interferón β (IFN- β), factor de necrosis tumoral (TNF) e interleucina-1 β (IL-1 β). Sin embargo, los macrófagos de murciélagos, no así los de ratón, exhibieron niveles altos y sostenidos de IL-10, una citocina antiinflamatoria, con lo que se equilibró la respuesta proinflamatoria de las tres primeras citocinas.

Aunque la mayoría de los genes del sistema inmunitario en los murciélagos son ortólogos conservados como sus correspondientes en humanos, existen diferencias importantes en los genes del receptor de las células NK, que pueden disminuir la cascada inflamatoria inducida por la detección de patógenos (**López-Botet et al.**, 1996; **Leavy**, 2012). **Randolph et al.** (2018) encontraron en el genoma de *R. aegyptiacus* una expansión y diversificación de la familia KLRC/KLRD de receptores de las células NK y de los genes MHC (*major histocompatibility complex*) de clase I.

Inmunidad adaptativa

A diferencia de la respuesta innata, la adaptativa se expresa clonalmente con receptores cuyos genes de la línea germinal han sufrido rearrreglos genéticos, independientemente de la exposición a los antígenos, generando un amplio repertorio de moléculas capaces de el reconocimiento específico de todo el universo antigénico (**Alt et al.**, 1992). Los receptores para el reconocimiento antigénico se expresan en la membrana de los linfocitos T (*T cell receptor*, TCR) y de los linfocitos B (*B cell receptor*, BCR). Los linfocitos B pueden diferenciarse en células plasmáticas productoras de grandes cantidades de inmunoglobulinas (anticuerpos). Durante esta diferenciación ocurren cambios en los isotipos, que pasan de la IgM de la respuesta primaria a la IgG o IgA en las respuestas secundarias, e hipermutaciones somáticas (*somatic hypermutation*, SHM) que llevan a la maduración de la afinidad, dependientes de la ayuda de los linfocitos T CD4+ (**Baumgartner & Malherbe**, 2011).

El reconocimiento de los péptidos antigénicos por parte de las células T requiere su procesamiento y presentación por parte de las células presentadoras de antígeno (APC), siendo las células dendríticas (DC) las principales, en las moléculas del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) (**Rossi & Young**, 2005). La región de los genes MHC, particularmente los MHC-I, así como las moléculas que participan en el procesamiento y presentación de los péptidos antigénicos, están conservados en los murciélagos (**Wynne et al.**, 2016; **Ng et al.**, 2016); pero el MHC-I de *P. alecto* y *P. vampirus* tienen un surco de

unión al péptido más amplio (Qu *et al.*, 2019) que resultaría en un mayor potencial para la presentación antigénica y la expansión del repertorio antigénico, o peptidoma, reconocible por las células T CD8+ (Lu *et al.*, 2019; Christie *et al.*, 2021).

Las células del sistema inmunitario de los murciélagos corresponden a las de otros mamíferos. En *P. alecto*, Martínez Gómez *et al.* (2016) estudiaron fenotípica y funcionalmente las poblaciones de linfocitos T, B y NK circulantes en bazo, nódulos linfáticos y médula ósea. Las células T CD4+ predominaron en sangre, nódulos linfáticos y médula ósea, en tanto que las T CD8+ fueron más frecuentes en el bazo. En la médula ósea se encontró un alto porcentaje de células T, en contraste con los hallazgos en humanos y ratones. Con respecto a las células B, encontraron que el mayor porcentaje expresaba IgG, lo cual sugiere que son células que han estado expuestas a antígenos y han hecho el cambio de isotipo. Otro hallazgo interesante fue la alta frecuencia de células esplénicas expresando ARNm de IL-17, IL-22 y TGF-β, lo que sugiere la activación de respuestas de tipo TH17 o células Treg. La mayor frecuencia de células T en bazo y sangre de *P. alecto* y *Eunictoris spelaea* también fue reportada por Periasamy *et al.* (2019).

En cuanto a los anticuerpos, los isotipos IgG, IgA, e IgM se han purificado a partir del suero de *A. lituratus* (McMurray *et al.*, 1982). Presumiblemente en los murciélagos, como en los demás mamíferos, la generación de títulos altos de IgG requiere el cambio de isotipo y la maduración de la afinidad dependiente de células T foliculares ayudadoras. La detección de anticuerpos IgG contra los virus Hendra, SARS-CoV y Ebola en murciélagos (Baker *et al.*, 2013) indica que ocurren respuestas adaptativas específicas de linfocitos T y B a pesar de la infección viral persistente (Schountz *et al.*, 2017).

Con respecto al repertorio de los genes de las inmunoglobulinas, se ha estimado que *M. lucifugus* tiene 236 segmentos V, 24 de D y, por lo menos, 13 de J, para un potencial de más de 70.000 especificidades en el repertorio de células B vírgenes, mayor que el que existe en los humanos (Tabla 2), y, al parecer, menos dependiente de la maduración de la afinidad, lo que sugiere que el aumento en el repertorio derivado de la diversidad de combinaciones reduce, pero no elimina, la necesidad evolutiva de las hipermutaciones somáticas (SHM), pues inclusive expresan los genes de AID (*activation-induced cytidine deaminase*) (Bratsch, *et al.*, 2011). En esta dirección, Schountz *et al.* (2017) se preguntaron si en los quirópteros ocurrían menos cambios de isotipos, o si sólo se trataba de la reducción de las SHM; si los murciélagos también generaban diversidad por medio de exonucleasas y TdT, y si la reducción en las SHM llevaba a una disminución en las respuestas de memoria de las células B que pudiera asociarse al recrudescimiento de los virus durante los episodios de derrame.

Debido a que los murciélagos tienen un mayor repertorio de especificidades de inmunoglobulinas, que favorece la selección clonal de células B con BCR de mayor afinidad por los antígenos, es posible que en presencia de bajas cargas virales, dada la persistente actividad del IFN, haya una menor presión evolutiva sobre la SHM para controlar las infecciones virales, pues los clones de células B que reconocen los antígenos pueden expandirse clonalmente sin necesidad de que haya maduración de la afinidad para generar altos títulos de anticuerpos (Randolph & Barreiro, 2018).

Tabla 2. Número de genes de inmunoglobulinas en el murciélago pequeño café (*Myotis lucifugus*), en el hombre (*Homo sapiens*) y en el ratón (*Mus musculus*) (modificada de Schountz *et al.*, 2017)

Especie	V _H (F ^a)	D _H	J _H	V _L (F ^a)	J _L	C _L	V _K (F ^a)	J _K	C _K
<i>Myotis lucifugus</i>	>250(5)	24	13	?	?	-	-	-	-
<i>Homo sapiens</i>	87(7)	30	9	70(7)	7	7	66(7)	5	1
<i>Mus musculus</i>	100(14)	11	4	3(3)	4	4	140(4)	4	1

^a: número de familias en las regiones variables (v)

Burke *et al.* (2023) retaron por vía nasal a *A. jamaicensis* con SARS-CoV-2 para determinar su sensibilidad a la infección. La infección se confinó al intestino durante unos pocos días, con una prominente expresión del antígeno N (nucleocápside) en las células epiteliales y las mononucleares de las placas de Peyer, pero sin evidencia de infección en otros tejidos, ni signos clínicos de enfermedad y seroconversión. Puesto que la baja expresión de ACE2 en los pulmones de los murciélagos explicaría la ausencia de infección pulmonar, fueron inoculados vía intranasal con adenovirus defectuoso en su replicación, que codificaba ACE2 humana, y cinco días después fueron retados con SARS-CoV2. El antígeno N fue prominente hasta los 14 días y se presentó pérdida de la celularidad pulmonar, pero los murciélagos no perdieron peso ni tuvieron signos visibles de la enfermedad. Desde el día 7 presentaron títulos bajos o moderados de IgG anti-S. Las células T CD4 ayudadoras se activaron *ex vivo* cuando fueron retadas con una librería de péptidos de la nucleocápside, y exhibieron altos niveles de ARNm de las citocinas reguladoras IL-10 y TGF β , lo que sugiere que la respuesta de células de tipo T reguladoras podría explicar la falta de una inflamación pulmonar importante.

Conclusiones

El riesgo de futuras infecciones zoonóticas con potencial pandémico es alto. Los murciélagos son uno de los principales reservorios de virus potencialmente patógenos para otros hospederos, incluyendo los humanos. Sin embargo, los murciélagos no presentan enfermedad por estos virus debido a un proceso de tolerancia inmunitaria a la infección, en el cual se logra el equilibrio entre la respuesta antiviral, dependiente en gran medida del IFN-I, y la atenuación de la respuesta inflamatoria, la cual debería ocurrir en respuesta a la infección, posiblemente debido a la atenuación de la actividad del inflammasoma (**Figura 3**). Cuando estos reservorios silvestres son sometidos a estrés por alteración de sus hábitats o reducción de sus fuentes de alimentos por actividades antrópicas, y se presentan, además, algunos eventos relacionados con sus ciclos de vida (salir de la hibernación), la tolerancia puede cesar y ocurrir el derrame de virus capaces de infectar otras especies y desencadenar

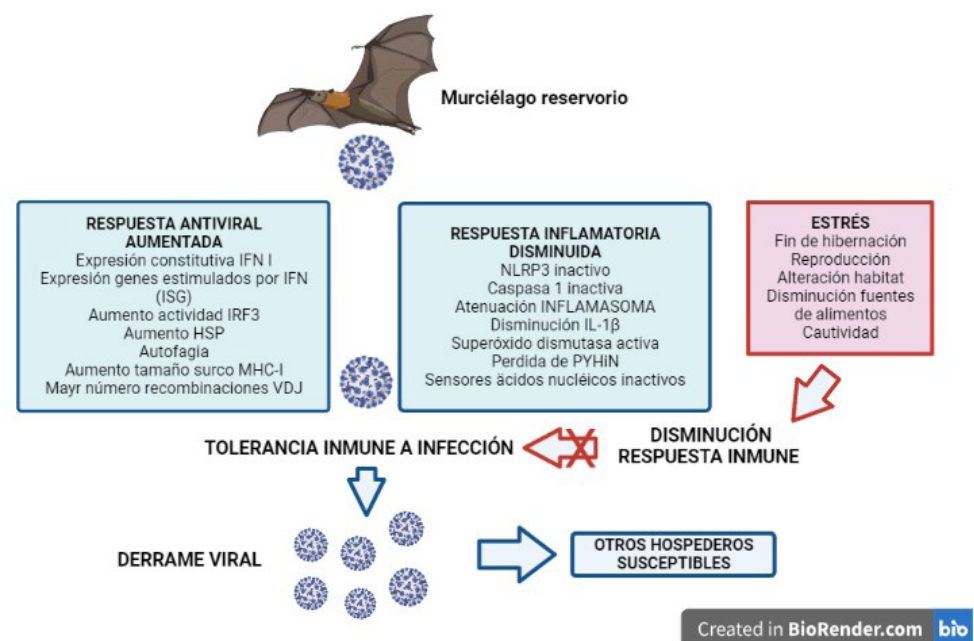


Figura 3. Interrupción de la tolerancia inmune a las infecciones virales por eventos que generan estrés y alteran el balance entre la respuesta inmune antiviral aumentada y la respuesta inflamatoria disminuida. Modificado de (**Subudhi *et al.*, 2019**)

una epizootia. Para enfrentar estos retos es necesario continuar y profundizar la investigación sobre la biología y la relación murciélago-virus, la ecología, la epidemiología y la vigilancia de nuevas situaciones que comprometan otras especies silvestres o domésticas, y al humano. Esta mirada holística, denominada “*One Health*” (Bird & Mazet, 2018; Keusch *et al.*, 2022), implica que la salud ambiental, animal y humana no son problemas aislados, sino que hacen parte de un solo sistema de salud con múltiples interacciones.

Una nota final, Hayman (2016) hace notar en su revisión sobre los murciélagos como reservorios de virus, los pocos estudios en murciélagos de Suramérica (Blackwood *et al.*, 2013; Carrington *et al.*, 2008), a pesar de la gran variedad de especies en condiciones ecológicas muy diferentes. Programas como el Bat1K (Wang *et al.*, 2021) ofrecen una gran oportunidad para estudiar el genoma y la biología de las especies de murciélagos del continente, su asociación con virus potencialmente causantes de epizootias y las relaciones hospedero-patógeno que ocurren como consecuencia de su coevolución en las diferentes condiciones ecológicas del trópico americano.

Agradecimientos

A Mauricio Rojas y Sally Station por su ayuda en la preparación del manuscrito.

Contribución de los autores

LFG propuso el tema y la estructura del manuscrito. Ambos autores contribuyeron a la búsqueda bibliográfica, redacción y revisión del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores no declaramos ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Agnarsson, I., Zambrana-Torrel, C. M., Flores-Saldana, N. P., May-Collado, L. J. (2011). A time-calibrated species-level phylogeny of bats (Chiroptera, Mammalia). *PLoS Curr*, 3, Rrn1212. <https://doi.org/10.1371/currents.RRN1212>
- Ahn, M., Anderson, D. E., Zhang, Q., Tan, C. W., Lim, B. L., Luko, K., Wen, M., Chia, W. N., Mani, S., Wang, L. C., Ng, J. H. J., Sobota, R. M., Dutertre, C.-A., Ginhoux, F., Shi, Z.-L., Irving, A. T., Wang, L.-F. (2019). Dampened NLRP3-mediated inflammation in bats and implications for a special viral reservoir host. *Nature Microbiology*, 4(5), 789-799. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0371-3>
- Ahn, M., Cui, J., Irving, A., Wang, L. (2016). Unique Loss of the PYHIN Gene Family in Bats Amongst Mammals: Implications for Inflammasome Sensing. *Scientific Reports*, 6, 21722. <https://doi.org/10.1038/srep21722>
- Alt, F. W., Oltz, E. M., Young, F., Gorman, J., Taccioli, G., Chen, J. (1992). VDJ recombination. *Immunology Today*, 13(8), 306-314.
- Andersen, K. G., Rambaut, A., Lipkin, W. I., Holmes, E. C., Garry, R. F. (2020). The proximal origin of SARS-CoV-2. *Nature Medicine*, 26(4), 450-452. <https://doi.org/10.1038/s41591-020-0820-9>
- Ayres, J. S., Schneider, D. S. (2012). Tolerance of Infections. *Annual Review of Immunology*, 30 (1), 271-294. <https://doi.org/10.1146/annurev-immunol-020711-075030>
- Baker, M. L., Schountz, T., Wang, L.-F. (2013). Antiviral Immune Responses of Bats: A Review. *Zoonoses and Public Health*, 60(1), 104-116. <https://doi.org/10.1111/j.1863-2378.2012.01528.x>
- Banerjee, A., Baker, M. L., Kulcsar, K., Misra, V., Plowright, R., Mossman, K. (2020). Novel Insights Into Immune Systems of Bats. *Front Immunol*, 11, 26. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2020.00026>
- Banerjee, A., Misra, V., Schountz, T., Baker, M. L. (2018). Tools to study pathogen-host interactions in bats. *Virus Research*, 248, 5-12. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2018.02.013>
- Banerjee, A., Zhang, X., Yip, A., Schulz, K. S., Irving, A. T., Bowdish, D., . . . Mossman, K. (2020). Positive Selection of a Serine Residue in Bat IRF3 Confers Enhanced Antiviral Protection. *iScience*, 23(3), 100958. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.100958>
- Banyard, A. C., Evans, J. S., Luo, T. R., Fooks, A. R. (2014). Lyssaviruses and bats: emergence and zoonotic threat. *Viruses*, 6(8), 2974-2990.

- Baumgartner, C. K., Malherbe, L. P.** (2011). Antigen-driven T-cell repertoire selection during adaptive immune responses. *Immunology & Cell Biology*, 89(1), 54-59. <https://doi.org/10.1038/icb.2010.117>
- Bird, B. H., Mazet, J. A. K.** (2018). Detection of Emerging Zoonotic Pathogens: An Integrated One Health Approach. *Annual Review of Animal Biosciences*, 6(1), 121-139. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-030117-014628>
- Blackwood, J. C., Streicker, D. G., Altizer, S., Rohani, P.** (2013). Resolving the roles of immunity, pathogenesis, and immigration for rabies persistence in vampire bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(51), 20837-20842. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308817110>
- Bouma, H. R., Carey, H. V., Kroese, F. G. M.** (2010). Hibernation: the immune system at rest? *Journal of Leukocyte Biology*, 88(4), 619-624. <https://doi.org/10.1189/jlb.0310174>
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F., Kunz, T. H.** (2011). Economic Importance of Bats in Agriculture. *Science*, 332(6025), 41-42. <https://doi.org/10.1126/science.1201366>
- Boys, I. N., Xu, E., Mar, K. B., De La Cruz-Rivera, P., Eitson, J. L., Moon, B., Schoggins, J. W.** (2020). RTP4 Is a Potent IFN-Inducible Anti-flavivirus Effector Engaged in a Host-Virus Arms Race in Bats and Other Mammals. *Cell Host & Microbe*, 28(5), 712-723. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2020.09.014>
- Bratsch, S., Wertz, N., Chaloner, K., Kunz, T. H., Butler, J. E.** (2011). The little brown bat, *M. lucifugus*, displays a highly diverse VH, DH and JH repertoire but little evidence of somatic hypermutation. *Developmental & Comparative Immunology*, 35(4), 421-430.
- Brook, C. E., Boots, M., Chandran, K., Dobson, A. P., Drosten, C., Graham, A. L., Grenfell B. T., Müller M. A., Ng M., Lin-Fa Wang L.-Fa., van Leeuwen, A.** (2020). Accelerated viral dynamics in bat cell lines, with implications for zoonotic emergence. *eLife*, 9, e48401. <https://doi.org/10.7554/eLife.48401>
- Brook, C. E., Dobson, A. P.** (2015). Bats as 'special' reservoirs for emerging zoonotic pathogens. *Trends in Microbiology*, 23(3), 172-180. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0966842X14002480>
- Brunet-Rossinni, A. K.** (2004). Reduced free-radical production and extreme longevity in the little brown bat (*Myotis lucifugus*) versus two non-flying mammals. *Mechanisms of Ageing and Development*, 125(1), 11-20. <https://doi.org/10.1016/j.mad.2003.09.003>
- Burke, B., Rocha, S. M., Zhan, S., Eckley, M., Reasoner, C., Addetia, A., Lewis, J., Fagre, A., Charley, P., Richt, J. A., Weiss, S. R., Tjalkens, R. B. Veesler, D., Aboullail, T., Schountz, T.** (2023). Regulatory T Cell-like Response to SARS-CoV-2 in Jamaican Fruit Bats (*Artibeus jamaicensis*) Transduced with Human ACE2. *bioRxiv*, 2023.2002.2013.528205. <https://doi.org/10.1101/2023.02.13.528205>
- Caicedo, Y., Paez, A., Kuzmin, I., Niezgodna, M., Orciari, L. A., Yager, P. A., Recuenco, S., Franka, R., Velasco-Villa, A., Willoughby, R. E., Jr.** (2015). Virology, Immunology and Pathology of Human Rabies During Treatment. *The Pediatric Infectious Disease Journal*, 34(5). https://journals.lww.com/pidj/Fulltext/2015/05000/Virology,_Immunology_and_Pathology_of_Human_Rabies.18.aspx
- Calderón, A., Guzmán, C., Mattar, S., Rodríguez, V., Acosta, A., Martínez, C.** (2019). Frugivorous bats in the Colombian Caribbean region are reservoirs of the rabies virus. *Annals of Clinical Microbiology and Antimicrobials*, 18(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s12941-019-0308-y>
- Calisher, C. H., Childs, J. E., Field, H. E., Holmes, K. V., Schountz, T.** (2006). Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses. *Clinical Microbiology Reviews*, 19 (3), 531-545. <https://doi.org/10.1128/CMR.00017-06>
- Cariou, M., Picard, L., Guéguen, L., Jacquet, S., Cimarelli, A., Fregoso, O. I., Molaro, A., Navratil, V., Etienne, L.** (2022). Distinct evolutionary trajectories of SARS-CoV-2-interacting proteins in bats and primates identify important host determinants of COVID-19. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(35), e2206610119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2206610119>
- Carrington, C. V., Foster, J. E., Zhu, H. C., Zhang, J. X., Smith, G. J., Thompson, N., Auguste A. J., Ramkissoon, V., Abiodun A. Adesiyun, A. A., Guan, Y.** (2008). Detection and phylogenetic analysis of group 1 coronaviruses in South American bats. *Emerg Infect Dis*, 14(12), 1890-1893. <https://doi.org/10.3201/eid1412.080642>
- Chen, L., Liu, B., Yang, J., Jin, Q.** (2014). DBatVir: the database of bat-associated viruses. *Database*, 2014, bau021. <https://doi.org/10.1093/database/bau021>

- Chornelia, A., Lu, J., Hughes, A. C.** (2022). How to Accurately Delineate Morphologically Conserved Taxa and Diagnose Their Phenotypic Disparities: Species Delimitation in Cryptic Rhinolophidae (Chiroptera). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.854509>
- Christie, M. J., Irving, A. T., Forster, S. C., Marsland, B. J., Hansbro, P. M., Hertzog, P. J., Nold-Petry, C. A., Nold, M. F.** (2021). Of bats and men: Immunomodulatory treatment options for COVID-19 guided by the immunopathology of SARS-CoV-2 infection. *Science Immunology*, 6(63), eabd0205. <https://doi.org/10.1126/sciimmunol.abd0205>
- Cowled, C., Baker, M., Tachedjian, M., Zhou, P., Bulach, D., Wang, L.-F.** (2011). Molecular characterisation of Toll-like receptors in the black flying fox *Pteropus alecto*. *Developmental & Comparative Immunology*, 35(1), 7-18. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2010.07.006>
- Cowled, C., Baker, M. L., Zhou, P., Tachedjian, M., Wang, L.-F.** (2012). Molecular characterisation of RIG-I-like helicases in the black flying fox, *Pteropus alecto*. *Developmental & Comparative Immunology*, 36(4), 657-664. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2011.11.008>
- Deets, K. A., Vance, R. E.** (2021). Inflammasomes and adaptive immune responses. *Nature Immunology*, 22(4), 412-422.
- Déjosez, M., Marin, A., Hughes, G. M., Morales, A. E., Godoy-Parejo, C., Gray, J. L., Qin, Y., Singh, A. A., Xu, H., Juste, J., Ibáñez, C., White, K. M., Rosales, R., Francoeur, N. J., Sebra, R. P., Alcock, D., Volkert, T. L., Puechmaille, S. J., Pastusiak, A., . . . Zwaka, T. P.** (2023). Bat pluripotent stem cells reveal unusual entanglement between host and viruses. *Cell*, 186(5), 957-974.e928. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2023.01.011>
- Eby, P., Peel, A. J., Hoegh, A., Madden, W., Giles, J. R., Hudson, P. J., Plowright, R. K.** (2023). Pathogen spillover driven by rapid changes in bat ecology. *Nature*, 613(7943), 340-344. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05506-2>
- Geiser, F. & Stawski, C.** (2011). Hibernation and Torpor in Tropical and Subtropical Bats in Relation to Energetics, Extinctions, and the Evolution of Endothermy. *Integrative and Comparative Biology*, 51(3), 337-348. <https://doi.org/10.1093/icb/icr042>
- Goh, G., Ahn, M., Zhu, F., Lee, L. B., Luo, D., Irving, A. T., Wang, L.-F.** (2020). Complementary regulation of caspase-1 and IL-1 β reveals additional mechanisms of dampened inflammation in bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(46), 28939-28949. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003352117>
- Grange, Z. L., Goldstein, T., Johnson, C. K., Anthony, S., Gilardi, K., Daszak, P., Olival, K. J., O'Rourke, T., Murray, S., Olson, S. H., Togami, E., Vidal, G., Mazet, J. A. K.** (2021). Ranking the risk of animal-to-human spillover for newly discovered viruses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(15), e2002324118. <http://www.pnas.org/content/118/15/e2002324118.abstract>
- Hayman, D. T. S.** (2016). Bats as Viral Reservoirs. *Annual Review of Virology*, 3(1), 77-99. <https://doi.org/10.1146/annurev-virology-110615-042203>
- Healy, K., Guillerme, T., Finlay, S., Kane, A., Kelly, S., McClean, D., Kelly, D., Donohue, I., Jackson, A., Cooper, N.** (2014). Ecology and mode-of-life explain lifespan variation in birds and mammals. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 281, 20140298. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0298>
- Hiller, M., Morales, A., Ahmed, A., Hilgers, L., Kirilenko, B., Kontopoulos, D., Dong, Y., Li, X., Irving, A., Brown, T., Pippel, M., Winkler, S., Baid, K., Gonzalez, V., Banerjee, A., Huang, Z., Hughes, G., Teeling, E., Myers, E., . . . Lim, B.** (2023). Reference-quality bat genomes illuminate adaptations to viral tolerance and disease resistance. In: Research Square. Preprint. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2557682/v1>
- Hughes, A. L., Hughes, M. K.** (1995). Small genomes for better flyers. *Nature*, 377(6548), 391-391. <https://doi.org/10.1038/377391a0>
- Iha, K., Omatsu, T., Watanabe, S., Ueda, N., Taniguchi, S., Fujii, H., . . . Yoshikawa, Y.** (2010). Molecular Cloning and Expression Analysis of Bat Toll-Like Receptors 3, 7 and 9. *Journal of Veterinary Medical Science*, 72(2), 217-220. <https://doi.org/10.1292/jvms.09-0050>
- Irving, A. T., Ahn, M., Goh, G., Anderson, D. E., & Wang, L. F.** (2021). Lessons from the host defences of bats, a unique viral reservoir. *Nature*, 589(7842), 363-370. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03128-0>
- Joanna, K., Graham, M. H., Eva, M. P.-M., Susan, R. Q., S+@bastien, J. P., Luke, A. J. O., Emma, C. T.** (2017). A Potent Anti-Inflammatory Response in Bat Macrophages May Be Linked to Extended Longevity and Viral Tolerance. *Acta Chiropterologica*, 19(2), 219-228. Retrieved from <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2017.19.2.001>

- Munshi-South, J., Wilkinson, G. S. (2010). Bats and birds: Exceptional longevity despite high metabolic rates. *Ageing Research Reviews*, 9(1), 12-19. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2009.07.006>
- Ng, J. H. J., Tachedjian, M., Deakin, J., Wynne, J. W., Cui, J., Haring, V., Broz, I., Chen, H., Belov, K., Wang, L.-F., Baker, M. L. (2016). Evolution and comparative analysis of the bat MHC-I region. *Scientific Reports*, 6(1), 21256. <https://doi.org/10.1038/srep21256>
- O'Mara, M. T., Wikelski, M., Voigt, C. C., Ter Maat, A., Pollock, H. S., Burness, G., Desantis, L. M., Dechmann, D. K. N. (2017). Cyclic bouts of extreme bradycardia counteract the high metabolism of frugivorous bats. *eLife*, 6, e26686. <https://doi.org/10.7554/eLife.26686>
- O'Shea, T., Cryan, P., Cunningham, A., Fooks, A., Hayman, D. T. S., Luis, A., Peel, A., Plowright, R., Wood, J. L. N. (2014). Bat Flight and Zoonotic Viruses. *Emerging Infectious Disease Journal*, 20(5), 741. <https://doi.org/10.3201/eid2005.130539>
- Páez, A., Núñez, C., García, C., Boshell, J. (2003). Molecular epidemiology of rabies epizootics in Colombia: evidence for human and dog rabies associated with bats. *Journal of General Virology*, 84(4), 795-802. <https://doi.org/10.1099/vir.0.18899-0>
- Páez, A., Velasco-Villa, A., Rey, G., Rupprecht, C. E. (2007). Molecular epidemiology of rabies in Colombia 1994-2005 based on partial nucleoprotein gene sequences. *Virus Research*, 130(1), 172-181. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2007.06.008>
- Park, M., Thwaites, R. S., Openshaw, P. J. M. (2020). COVID-19: Lessons from SARS and MERS. *Eur.J Immunol*, 50(3), 308-311. PM:32104909
- Pavlovich, S. S., Lovett, S. P., Koroleva, G., Guito, J. C., Arnold, C. E., Nagle, E. R., Kulcsar, K., Lee, A., Thibaud-Nissen, F., Hume, A. J., Mühlberger, E., Uebelhoer, L. S., Towner, J. S., Rabadan, R., Sanchez-Lockhart, M., Kepler, T. B., Palacios, G. (2018). The Egyptian Roussette Genome Reveals Unexpected Features of Bat Antiviral Immunity. *Cell*, 173(5), 1098-1110. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.03.070>
- Peel, A. J., Wells, K., Giles, J., Boyd, V., Burroughs, A., Edson, D., Cramer, G., Baker, M. L., Field, H., Wang, L. F., McCallum, H., Plowright, R. K., Clark, N. (2019). Synchronous shedding of multiple bat paramyxoviruses coincides with peak periods of Hendra virus spillover. *Emerging Microbes & Infections*, 8(1), 1314-1323. <https://doi.org/10.1080/22221751.2019.1661217>
- Periasamy, P., Hutchinson, P. E., Chen, J., Guerin-Bonne, I., Shahul Hameed, S. S., Selvam, P., Hameed, S., Selvam, P., Hey, Y., Fink, K., Irving, A., Dutertre, Ch.-A., Baker, M., Cramer, G., Wang, L.-F., Alonso, S. (2019). Studies on B Cells in the Fruit-Eating Black Flying Fox (*Pteropus alecto*). *Frontiers in Immunology*, 10, 2019. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2019.00489>
- Plowright, R. K., Field, H. E., Smith, C., Divljan, A., Palmer, C., Tabor, G., Daszak, P., Foley, J. E. (2008). Reproduction and nutritional stress are risk factors for Hendra virus infection in little red flying foxes (*Pteropus scapulatus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1636), 861-869. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1260>
- Plowright, R. K., Peel, A. J., Streicker, D. G., Gilbert, A. T., McCallum, H., Wood, J., Baker, M. L., Restif, O. (2016). Transmission or Within-Host Dynamics Driving Pulses of Zoonotic Viruses in Reservoir Host Populations. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 10(8), e0004796. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004796>
- Podlutzky, A. J., Khritankov, A. M., Ovodov, N. D., Austad, S. N. (2005). A new field record for bat longevity. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 60(11), 1366-1368.
- Qu, Z., Li, Z., Ma, L., Wei, X., Zhang, L., Liang, R., Meng, G., Zhang, N., Xia, C. (2019). Structure and Peptidome of the Bat MHC Class I Molecule Reveal a Novel Mechanism Leading to High-Affinity Peptide Binding. *The Journal of Immunology*, 202, j1900001. <https://doi.org/10.4049/jimmunol.1900001>
- Randolph, H. E., Barreiro, L. B. (2018). Holy Immune Tolerance, Batman! *Immunity*, 48(6), 1074-1076. <https://doi.org/10.1016/j.immuni.2018.05.016>
- Raoult, D., Zumla, A., Locatelli, F., Ippolito, G., Kroemer, G. (2020). Coronavirus infections: Epidemiological, clinical and immunological features and hypothesis. *Cell Stress*, 34345. <https://doi.org/10.15698/cst2020.04.216>
- Rossi, M., Young, J. W. (2005). Human Dendritic Cells: Potent Antigen-Presenting Cells at the Crossroads of Innate and Adaptive Immunity. *The Journal of Immunology*, 175(3), 1373-1381.
- Schattgen, S. A., Fitzgerald, K. A. (2011). The PYHIN protein family as mediators of host defenses. *Immunological Reviews*, 243(1), 109-118. <https://doi.org/10.1111/j.1600-065X.2011.01053.x>

- Schountz, T.** (2014). Immunology of Bats and Their Viruses: Challenges and Opportunities. *Viruses*, 6(12), 4880-4901. <https://www.mdpi.com/1999-4915/6/12/4880>
- Schountz, T., Baker, M. L., Butler, J., Munster, V.** (2017). Immunological Control of Viral Infections in Bats and the Emergence of Viruses Highly Pathogenic to Humans. *Frontiers in Immunology*, 8. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.01098>
- Shen, Y.-Y., Liang, L., Zhu, Z.-H., Zhou, W.-P., Irwin, D. M., Zhang, Y.-P.** (2010). Adaptive evolution of energy metabolism genes and the origin of flight in bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19), 8666-8671. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912613107>
- Stetson, D. B., Medzhitov, R.** (2006). Type I Interferons in Host Defense. *Immunity*, 25(3), 373-381.
- Takeuchi, O., Akira, S.** (2009). Innate immunity to virus infection. *Immunol Rev.*, 227(1), 75-86. PM:19120477
- Teeling, E. C., Vernes, S. C., Dávalos, L. M., Ray, D. A., Gilbert, M. T. P., Myers, E., Consortium, B. K.** (2018). Bat Biology, Genomes, and the Bat1K Project: To Generate Chromosome-Level Genomes for All Living Bat Species. *Annual Review of Animal Biosciences*, 6(1), 23-46. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-022516-022811>
- Theofilopoulos, A. N., Baccala, R., Beutler, B., Kono, D. H.** (2005). Type I Interferons (I) In Immunity And Autoimmunity. *Annual Review of Immunology*, 23(1), 307-335.
- Tian, S., Zeng, J., Jiao, H., Zhang, D., Zhang, L., Lei, C.-q., Rossiter, S. J., Zhao, H.** (2023). Comparative analyses of bat genomes identify distinct evolution of immunity in Old World fruit bats. *Science Advances*, 9(18), eadd0141. <https://doi.org/10.1126/sciadv.add0141>
- Wang, J., Pan, Y. F., Yang, L. F., Yang, W. H., Lv, K., Luo, C. M., Wang, J., Kuang, G. P., Wu, W. C., Gou, Q. Y., Xin, G. Y., Li, B., Luo, H. L., Chen, S., Shu, Y. L., Guo, D., Gao, Z. H., Liang, G., Li, J., . . . Shi, M.** (2023). Individual bat virome analysis reveals co-infection and spillover among bats and virus zoonotic potential. *Nat Commun*, 14(1), 4079. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39835-1>
- Wang, L.-F., Walker, P. J., Poon, L. L. M.** (2011). Mass extinctions, biodiversity and mitochondrial function: are bats 'special' as reservoirs for emerging viruses? *Current Opinion in Virology*, 1(6), 649-657. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2011.10.013>
- Wang, L. F., Gamage, A. M., Chan, W. O. Y., Hiller, M., Teeling, E. C.** (2021). Decoding bat immunity: the need for a coordinated research approach. *Nature Reviews Immunology*, 21(5), 269-271. <https://doi.org/10.1038/s41577-021-00523-0>
- Wang, Z., Zhu, T., Xue, H., Fang, N., Zhang, J., Zhang, L., Pang, J., Teeling, E., Zhang, S.** (2017). Prenatal development supports a single origin of laryngeal echolocation in bats. *Nature ecology & evolution*, 1(2), 0021. DOI:10.1038/s41559-016-0021
- Warmuth, V. M., Metzler, D., Zamora-Gutiérrez, V.** (2023). Human disturbance increases coronavirus prevalence in bats. *Science Advances*, 9(13), eadd0688. <https://doi.org/10.1126/sciadv.add0688>
- Wilkinson, G. S., South, J. M.** (2002). Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell*, 1 (2), 124-131. <https://doi.org/10.1046/j.1474-9728.2002.00020.x>
- Wilmanski, J. M., Petnicki-Ocwieja, T., Kobayashi, K. S.** (2008). NLR proteins: integral members of innate immunity and mediators of inflammatory diseases. *Journal of Leukocyte Biology*, 83(1), 13-30.
- Worobey, M., Levy, J. I., Malpica Serrano, L., Crits-Christoph, A., Pekar, J. E., Goldstein, S. A., Rasmussen, A. L., Kraemer, M. U. G., Newman, C., Koopmans, M. P. G., Suchard, M. A., Wertheim, J. O., Lemey, P., Robertson, D. L., Garry, R. F., Holmes, E. C., Rambaut, A., Andersen, K. G.** (2022). The Huanan Seafood Wholesale Market in Wuhan was the early epicenter of the COVID-19 pandemic. *Science*, 377(6609), 951-959. <https://doi.org/10.1126/science.abp8715>
- Wright, S. D.** (1999). Toll, A new piece in the puzzle of innate immunity. *Journal of Experimental Medicine*, 189(4), 605-609.
- Wu, F., Zhao, S., Yu, B., Chen, Y.-M., Wang, W., Song, Z.-G., Hu, Y., Tao, Z.-W., Tian, J.-H., Pei, Y.-Y., Yuan, M.-L., Zhang, Y.-L., Dai, F.-H., Liu, Y., Wang, Q.-M., Zheng, J.-J., Xu, L., Holmes, E. C., Zhang, Y.-Z.** (2020). A new coronavirus associated with human respiratory disease in China. *Nature*, 579(7798), 265-269. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2008-3>
- Wynne, J. W., Woon, A. P., Dudek, N. L., Croft, N. P., Ng, J. H. J., Baker, M. L., Wang, L.-F., Purcell, A. W.** (2016). Characterization of the Antigen Processing Machinery and Endogenous Peptide Presentation of a Bat MHC Class I Molecule. *The Journal of Immunology*, 196(11), 4468-4476. <https://doi.org/10.4049/jimmunol.1502062>

- Xie, J., Li, Y., Shen, X., Goh, G., Zhu, Y., Cui, J., Wang, L. F., Shi, Z. L., Zhou, P. (2018). Dampened STING-Dependent Interferon Activation in Bats. *Cell Host & Microbe*, 23 (3), 297-301. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2018.01.006>
- Yokoyama, W. M., Colonna, M. (2008). Innate immunity to pathogens. *Current Opinion in Immunology*, 20(1), 1-2.
- Yong, K. S. M., Ng, J. H. J., Her, Z., Hey, Y. Y., Tan, S. Y., Tan, W. W. S., Irac, S. E., Liu, M., Chan, X. Y., Gunawan, M., Foo, R. J. H., Low, D. H. W., Mendenhall, I. H., Chionh, Y. T., Dutertre, C.-A., Chen, Q., Wang, L.-F. (2018). Bat-mouse bone marrow chimera: a novel animal model for dissecting the uniqueness of the bat immune system. *Scientific Reports*, 8(1), 4726. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22899-1>
- Zhang, G., Cowled, C., Shi, Z., Huang, Z., Bishop-Lilly, K. A., Fang, X., Wynne, J. W., Xiong, Z., Baker, M. L., Zhao, W., Tachedjian, M., Zhu, Y., Zhou, P., Jiang, X., Ng, J., Yang, L., Wu, L., Xiao, J., Feng, Y., . . . Wang, J. (2013). Comparative Analysis of Bat Genomes Provides Insight into the Evolution of Flight and Immunity. *Science*, 339 (6118), 456. <http://science.sciencemag.org/content/339/6118/456.abstract>
- Zhou, H., Ji, J., Chen, X., Bi, Y., Li, J., Wang, Q., Hu, T., Song, H., Zhao, R., Chen, Y., Cui, M., Zhang, Y., Hughes, A. C., Holmes, E. C., Shi, W. (2021). Identification of novel bat coronaviruses sheds light on the evolutionary origins of SARS-CoV-2 and related viruses. *Cell*, 184(17), 4380-4391. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.06.008>
- Zhou, P., Chionh, Y. T., Irac, S. E., Ahn, M., Jia Ng, J. H., Fossum, E., Bogen, B., Ginhoux, F., Irving, A. T., Dutertre, Ch.-A., Wang, L.-F. (2016). Unlocking bat immunology: Establishment of Pteropus alecto bone marrow-derived dendritic cells and macrophages. *Scientific Reports*, 6, 38597. <https://doi.org/10.1038/srep38597>
- Zhou, P., Tachedjian, M., Wynne, J. W., Boyd, V., Cui, J., Smith, I., Cowled C., J. Ng, J. H., Mok, L., Michalski, W. P., Mendenhall, I. H., Tachedjian, G., Lin-Fa Wang, L.-F., Baker, M. L. (2016). Contraction of the type I IFN locus and unusual constitutive expression of IFN- α in bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(10), 2696-2701. <https://doi.org/10.1073/pnas.1518240113>
- Zhou, P., Yang, X. L., Wang, X. G., Hu, B., Zhang, L., Zhang, W., . . . Shi, Z. L. (2020). A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. *Nature*, 579(7798), 270-273. PM: 32015507

Artículo original

Residuos de construcción y demolición como materia prima de concretos y elementos de construcción obtenidos mediante activación alcalina

Construction and demolition waste as raw material for concrete and construction elements obtained through alkaline activation

● Ruby Mejía-de-Gutiérrez*, ● Rafael Robayo-Salazar, ● William Valencia-Saavedra

Grupo de Investigación en Materiales Compuestos (GMC-CENM), Universidad del Valle, Cali, Colombia

Artículo de posesión de Ruby Mejía como miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Resumen

El cemento Portland (OPC) es el cementante comúnmente utilizado en la producción de concreto. Sin embargo, su uso se ha cuestionado por el excesivo consumo energético y de recursos naturales, y por las elevadas emisiones durante su proceso de producción. Por otra parte, el sector de la construcción también contribuye al impacto ambiental con la generación de residuos de construcción y demolición (RCD) que no están siendo aprovechados. Ello ha motivado el desarrollo de cementantes alternativos de menor huella de carbono y la reutilización de los RCD para dar cumplimiento a los Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS) y a los principios de economía circular. Se demuestra aquí la viabilidad de producir concretos de naturaleza híbrida activados alcalinamente a partir de la mezcla de polvos provenientes de la trituración de los RCD. Se emplearon dos tipos de activadores alcalinos, $\text{NaOH}+\text{Na}_2\text{SiO}_3$, y Na_2SO_4 , con una proporción de OPC de 10 y 30 %, respectivamente. Para el aprovechamiento integral de los RCD, en las mezclas el 100 % de los agregados eran reciclados. Los concretos diseñados cumplieron las resistencias mecánicas requeridas por la norma sismo resistente NSR-10, lo que los clasifica como de tipo estructural. Además, su potencial de calentamiento global (PCG) fue hasta un 68 % inferior al de un concreto de igual especificación basado en OPC. Los concretos obtenidos se utilizaron en la producción de elementos prefabricados, tales como bloques macizos y bloques de perforación vertical y adoquines, que satisfacen las especificaciones requeridas en las normas técnicas colombianas.

Palabras clave: Residuos de construcción y demolición; Activación alcalina; Cementos híbridos; Concretos; Bloques; Adoquines.

Abstract

Portland cement (OPC) has been commonly used in concrete production. However, it has been questioned for its excessive consumption of natural resources and energy, and the high emissions generated in its production process. On the other hand, the construction sector also contributes to the environmental impact by generating construction and demolition waste (CDW) that is not used. This has motivated the development of alternative cements with a lower carbon footprint and the reuse of CDW to comply with the Sustainable Development Goals (SDG) and the principles of Circular Economy. Here we demonstrated the feasibility of producing alkali-activated hybrid concrete using a mixture of powders from CDW grinding. As alkaline activators, we used a solution of sodium hydroxide and silicate ($\text{NaOH}+\text{Na}_2\text{SiO}_3$) and sodium sulfate (Na_2SO_4). The OPC proportion was 10% and 30%, respectively. For an integral CDW use, we used 100% recycled aggregates. The designed concrete had the mechanical strength required by the NSR-10 Seismic Resistant Standard to be classified as structural. Additionally, its global warming potential (GWP) was 68% lower than that of an OPC-based concrete with the same specification. This concrete was used in the production of precast elements such as solid blocks, vertical perforation blocks, and paving stones that met the specifications required by the Colombian technical standards.

Keywords: Construction and demolition waste; Alkaline activation; Hybrid cements; Concrete; Blocks; Pavers.

Citación: Mejía-de-Gutiérrez R, Robayo-Salazar R, Valencia-Saavedra W. Residuos de construcción y demolición como materia prima de concretos y elementos de construcción obtenidos mediante activación alcalina. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)505-519, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.1892>

Editor: Pedro Prieto

***Correspondencia:**

Ruby Mejía de Gutiérrez;
ruby.mejia@correounivalle.edu.co

Recibido: 20 de marzo de 2023

Aceptado: 22 de agosto de 2023

Publicado en línea: 31 de agosto de 2023



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

Introducción

La Agenda 2030 para el Desarrollo Sostenible y sus 17 objetivos (ODS), aprobada en septiembre del 2015 por la Asamblea General de las Naciones Unidas, establece una visión transformadora orientada a la sostenibilidad económica, social y ambiental de los Estados que la suscribieron, entre ellos, Colombia. En los ODS 11, “Ciudades Sostenibles”, y 12, “Producción y Consumo Sostenible”, se propone para el 2030 reducir el impacto ambiental negativo per cápita de las ciudades, con énfasis en la calidad del aire y la gestión de los desechos generados (Naciones Unidas, 2018). Se pretende lograr ciudades sostenibles a través de la innovación tecnológica, ciudades en las que se sustituya la “economía lineal” por una “economía circular” que reincorpore los residuos una y otra vez en los procesos de producción de nuevos productos y materiales con miras al objetivo de “cero residuos”, ciudades que respondan al cambio climático con una economía baja en carbono para alcanzar la sostenibilidad (Coaffee, 2008; Ortiz *et al.*, 2009). El desarrollo sostenible se ha definido, precisamente, como “aquel que satisfaga las necesidades del presente sin poner en peligro la capacidad de las generaciones futuras para atender sus propias necesidades”.

En general, el crecimiento industrial y económico mundial durante las últimas décadas ha traído un incremento en la generación de residuos provenientes de las actividades industriales y agroindustriales, por lo cual su gestión, manejo, reciclado y aprovechamiento son aspectos importantes en el saneamiento ambiental. Los residuos de construcción y demolición (RCD), en particular, representan un problema de contaminación ambiental grave en la mayoría de los países, sobre todo los subdesarrollados, debido a su inadecuada gestión y a los bajos índices de reciclaje o aprovechamiento. En efecto, la generación de RCD a nivel mundial representa aproximadamente 25 a 30 % del total de residuos sólidos generados, superando la cifra de 3 billones de toneladas anuales (Akhtar & Sarmah, 2018; European Comission, 2016).

La puesta en marcha de estrictas políticas de regulación, manejo, gestión y aprovechamiento en diferentes países impulsó el desarrollo de sistemas y tecnologías de reciclaje para este tipo de residuos que hoy se reconocen como modelos eficientes y ejemplares. En Estados Unidos, Dinamarca, Corea del Sur, Singapur y Japón, el aprovechamiento de RCD alcanza entre el 70 y el 95 % (Huang *et al.*, 2018), en tanto que en la Unión Europea el reciclaje de RCD se sitúa entre el 10 y el 90 % (European Comission, 2016). Algunos de los instrumentos económicos implementados son, por ejemplo, el pago de una “tasa por vertimiento” en Holanda (Deloitte, 2015), el cobro de un “impuesto por utilizar material virgen” en la República Checa (Deloitte, 2015), y la denominada “fianza” vinculada al otorgamiento de la licencia municipal de obra al generador de los residuos en España (Gobierno de España, 2008; 2011). Estos instrumentos y la normalización han sido elementos clave para impulsar la reutilización de los RCD pétreos, en particular en la producción de agregados (Ministerio de Transporte, 2016; Deutsches Institut fur Normung E.V., 2017).

En Latinoamérica, el primer país en fomentar estrategias para la adecuada gestión de los RCD fue Brasil, cuyo Consejo Nacional del Medio Ambiente (CONAMA) estableció en el 2002 los criterios y procedimientos para la gestión del RCD (CONAMA, 2002). A Brasil le siguieron otros países como Chile y México, y, recientemente, Colombia.

En Colombia el documento CONPES 3874 (Departamento Nacional de Planeación, 2016) propuso avanzar hacia una economía circular, buscando que los productos y materiales permanezcan durante el mayor tiempo posible en el ciclo productivo. En el 2019 el Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS) publicó el documento “Estrategia Nacional de Economía Circular” (MADS, 2019). Allí se afirma que en Colombia el sector de la construcción consume el 60 % de los recursos naturales no renovables extraídos de la tierra y el 40 % de la energía del país, y que genera el 30% de las emisiones de CO₂ y más del 20 % de los residuos del total de materiales empleados en las obras de infraestructura civil. Se estima que de los 100 millones de toneladas de materiales de construcción consumidos a nivel nacional, un 7 % corresponde a RCD; a lo que se

suma los 22 millones de toneladas de escombros generados por actividades de demolición y restauración de infraestructura ya existente; sin embargo, la tasa de aprovechamiento es apenas del 2 %, y aproximadamente un 30 % es llevado de forma ilegal a botaderos o campos abiertos (**Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, MADS, 2019**).

En la Resolución No. 0472 de 2017 (**MADS, 2017**), el MADS reglamentó la gestión integral de los residuos generados en las actividades de construcción y demolición en Colombia, la cual fue actualizada en el 2021 mediante la Resolución 1257 (**MADS, 2021**), que modificó las metas de aprovechamiento de RCD para el 2030 según la categoría del municipio donde la obra se localice: en municipios pequeños hasta un 40 % y en ciudades grandes hasta un 75 %. En el marco de las Resoluciones 0472 y 1257, los generadores son los responsables de la correcta separación en la fuente y el adecuado almacenamiento de los diferentes tipos de materiales que componen los RCD antes de su recolección, transporte y disposición final. Así mismo, es un compromiso de los grandes generadores de RCD formular, implementar y mantener actualizado el programa de manejo ambiental (PMA) de los RCD y cumplir con las metas de aprovechamiento.

En un reciente estudio del Grupo de Materiales Compuestos de la Universidad del Valle se determinó que en el 2022 la generación de RCD en el departamento del Valle del Cauca fue de aproximadamente 4.287 m³/día, lo que considerando una densidad de 1.648,9 kg/m³ equivale a 7.069 t/día. Cabe resaltar que la capital del Valle del Cauca (Santiago de Cali) y su área urbana (municipios aledaños con un elevado proceso de urbanización) aportan un total de 1.778.742 t/año (equivalente a 1.078.745 m³/año), lo que representa el 83,9 % de lo que se genera a nivel departamental (**CVC-Univalle, 2022**).

Los RCD se pueden dividir en dos categorías: residuos susceptibles de aprovechamiento y lo no aprovechables (**MADS, 2017**). En el grupo de residuos aprovechables se encuentran algunos materiales pétreos como concretos, trozos de ladrillo y bloques, cerámicas, y morteros, entre otros. El aprovechamiento de los RCD se inicia con un proceso de trituración a partir del cual se obtienen tres tamaños de fracciones: fracción gruesa (4,75 – 50 mm), fracción fina (0,075 – 4,75 mm) y polvos. Las fracciones gruesas y finas pueden utilizarse como agregados reciclados, tal como dicta la norma en los países europeos. Recientemente las Normas Técnicas Colombianas (NTC) avalaron la incorporación de agregados reciclados en mezclas de concreto estructural y no estructural mediante las especificaciones establecidas en la NTC 6421 (**ICONTEC, 2021**), aunque se definen algunos porcentajes límites para su uso, en especial en concretos estructurales (20 %). Sin embargo, en algunas regiones la producción de agregados reciclados no compite económicamente con los agregados naturales, por lo que es necesario el desarrollo de nuevos productos con mayor valor comercial que logren aumentar el interés de la industria.

Cabe anotar que en el proceso de trituración de los RCD se genera una cantidad importante (5-25 %) de material particulado de alta finura (inferior a 75 μm). Estos polvillos se consideran un subproducto y, dada su elevada capacidad de absorción de agua, no pueden emplearse como agregados o rellenos, ya que generan incrementos en la demanda de agua de mezclado y afectan la fluidez, resistencia y sorptividad de morteros y concretos (**Caneda-Martínez et al., 2021; Kim & Choi, 2012**). Por ello estos polvos de RCD no se reutilizan y terminan acumulándose al aire libre en las plantas de reciclaje o en los vertederos.

Una de las tecnologías más novedosas que se posiciona como una alternativa sostenible para el aprovechamiento integral de los RCD en materiales de construcción y sus aplicaciones, es la activación alcalina o geopolimerización, que consiste en la síntesis de materiales cementicios a partir de la interacción fisicoquímica de aluminosilicatos (precursores geopoliméricos) y soluciones altamente alcalinas (activadores), a temperaturas relativamente bajas (25-100 °C) (**Provis & van Deventer, 2009**). Al utilizar el polvillo como precursor geopolimérico y los agregados reciclados se logra un aprovechamiento integral de los RCD (**Robayo-Salazar et al., 2020**). Cabe resaltar que al aplicar AA es posible dar utilidad a aquellos residuos pétreos de carácter mixto cuando el proceso de separación en la fuente no ha sido el adecuado. Una ventaja de la AA es su menor impacto

ambiental en comparación con la producción de cemento Portland (OPC), debido a que, además de usar subproductos y residuos industriales en los materiales cementantes, estos pueden obtenerse a temperatura ambiente (Habert *et al.*, 2011; Turner & Collins, 2013; Amran *et al.*, 2020; Komkova & Habert, 2023).

Varios autores han investigado el uso de residuos de concreto, ladrillo y cerámica como precursores en sistemas de activación alcalina y reportan valores de resistencia a la compresión a los 28 días hasta de 80 MPa dependiendo del tipo de precursor y del activador utilizados en la mezcla cementante (Komnitsas *et al.*, 2015; Allahverdi, 2013; Zaharaki *et al.*, 2016; Dadsetan *et al.*, 2019). Sin embargo, los reportes de la utilización de RCD mixtos son escasos y relativamente recientes y, en algunos casos, mencionan el uso del curado térmico (Yildirim *et al.*, 2021; Tan *et al.*, 2022a; Tan *et al.*, 2022b; Ozcelikli *et al.*, 2023).

En estudios recientes se ha demostrado que, dependiendo del tipo de activador, la incorporación de 10 a 30 % de OPC permite producir los cementantes híbridos a temperatura ambiente (Robayo-Salazar *et al.*, 2022; Valencia-Saavedra *et al.*, 2021); otros autores han utilizado adiciones de escoria siderúrgica de alto horno e hidróxido de calcio como reemplazo del OPC (Ozcelikli *et al.*, 2023).

En el presente estudio se presentan las características de concretos y elementos de construcción activados alcalinamente que incorporan, además de un precursor mixto de RCD (mezcla del polvillo de residuo de concreto, cerámica y ladrillo), los agregados reciclados gruesos y finos obtenidos a partir del RCD, en aplicación de los conceptos de la economía circular.

Materiales y métodos experimentales

La muestra de RCD se recolectó en un sitio de disposición ubicado en Cali. Posteriormente la muestra se sometió a un proceso de separación de sus componentes (Figura 1 a, b, c, d). Después de un procesamiento mecánico, se obtuvieron los agregados gruesos



Figura 1. RCD pétreos: a) Sitio de disposición. b) Residuo de mampostería. c) Residuo de concreto. d) Retales de ladrillo

(AGR) a partir de los residuos de concreto, y los finos a partir de los residuos de ladrillo o mampostería y de cerámica (blanca y roja) (AFR); de esos procesos se obtuvo también un polvillo, tal como se aprecia en la **figura 2**.

El tamaño máximo y máximo nominal de AGR fue de ¾" (19 mm), con 2,24 % de humedad, 5,9 % de absorción y 25,5 % de desgaste en la máquina de abrasión de Los Ángeles. Con base en la NTC 6421 (ICONTEC, 2021), los AGR se clasifican en la categoría T1, correspondiente a un "AGR fundamentalmente de concreto". El módulo de finura de AFR fue de 3,17.

El tamaño medio de las partículas de los polvos de concreto (Co), cerámica (Ce), y ladrillo (M), determinado por granulometría laser en un equipo Mastersizer-2000 de Malvern Instruments, fue de 57,3, 40,4 y 75,3 µm, respectivamente (**Figura 3**). Para reducir el tamaño de partícula del polvillo a un valor cercano al del cemento Portland (21,7 µm), se sometió el material a un proceso de molienda secundaria en un molino de bolas. La composición química de los polvos, determinada por fluorescencia de rayos-X (FRX) utilizando un espectrómetro MagiX-Pro PW-2440 Phillips equipado con un tubo de rodio de una potencia máxima de 4 KW, se presenta en la **tabla 1**. Así se confirmó la naturaleza de aluminosilicato ($\text{SiO}_2 + \text{Al}_2\text{O}_3$) de los residuos, lo que permite su utilización como precursor cementante en los concretos activados alcalinamente. El cemento Portland (OPC) utilizado en la producción de las mezclas, se clasifica como de uso general (tipo UG).



Figura 2. Agregados gruesos y finos obtenidos a partir de RCD

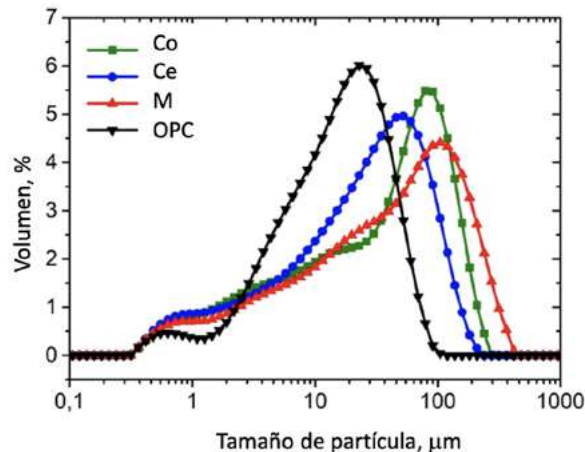


Figura 3. Distribución de tamaño de partícula de los polvos Co, Ce, M

Como precursor de RCD en la producción de los concretos se empleó una mezcla de Co, Ce, y M en proporciones de peso iguales, y como activadores se utilizaron dos tipos, una solución de hidróxido de sodio y silicato de sodio (NaOH/SS), y un activador sólido, el sulfato de sodio (Na_2SO_4). La composición del silicato de sodio empleado fue $\text{SiO}_2 = 32,1 \%$, $\text{Na}_2\text{O} = 11,9 \%$, $\text{H}_2\text{O} = 56,0 \%$. En estudios previos se habían determinado las proporciones del activador y de la adición de OPC (10 a 30 %); este último se utilizó para producir cementantes híbridos que fraguan y adquieren resistencia a temperatura ambiente, con lo que se evitaron los procesos de curado térmico (Robayo-Salazar *et al.*, 2022; Valencia-Saavedra *et al.*, 2021).

Los concretos activados alcalinamente a partir de RCD y agregados 100 % reciclados (AFR y AGR), se diseñaron y produjeron adaptando el método de volumen absoluto propuesto en la norma 211.1 del American Concrete Institute (ACI). En los concretos el contenido del precursor se fijó con respecto al material cementante, así: para los fabricados con cemento de 90 % RCD+10 % OPC-NaOH/SS fue de 550 kg/m^3 y para los fabricados con material cementante de 70 % RCD+30 % OPC- Na_2SO_4 fue de 500 kg/m^3 , lo que dio una resistencia de diseño (28 días de curado a temperatura ambiente de $25 \text{ }^\circ\text{C}$) de 21 MPa y 17,5 MPa, respectivamente. La relación de líquidos y sólidos utilizada en los concretos fue de 0,30 y 0,37, respectivamente. Cabe anotar que con miras a la comparación, se produjo un concreto de referencia basado 100% en el OPC. En la **tabla 2** se presenta la dosificación de los concretos producidos, en la cual se tuvieron en cuenta las proporciones óptimas del activador reportadas en Robayo-Salazar *et al.* (2022) y Valencia-Saavedra *et al.* (2021); así, en el primer sistema se utilizaron relaciones NaOH/SS de 0,25 y (NaOH+SS) / (precursor cementante) de 0,4; en el caso del Na_2SO_4 , la proporción utilizada fue de 4 % del activador con respecto al precursor cementante que incluía la proporción de OPC en la mezcla (RCD+OPC).

Tabla 1. Composición química de residuo de concreto (Co), cerámica (Ce), mampostería (M), residuo mixto (RCD), y cemento (OPC)

Residuo	SiO_2	Fe_2O_3	Al_2O_3	TiO_2	CaO	MgO	Na_2O	K_2O	SO_3	Pérdidas por ignición
Co	36,13	6,78	8,33	0,53	28,66	1,85	0,64	0,63	1,16	15,94
Ce	59,63	5,48	16,10	0,72	9,79	0,77	0,45	1,56	0,35	4,07
M	59,04	7,76	18,42	0,80	5,37	2,39	1,05	1,53	0,21	2,92
RCD	51,60	6,67	14,28	0,68	14,61	1,67	0,71	1,24	0,57	7,64
OPC	19,13	4,32	4,42	-	57,70	1,60	-	-	2,32	9,78

Tabla 2. Dosificación (kg/m^3) de los concretos de referencia (OPC) y los concretos activados alcalinamente basados en RCD, con agregados 100 % reciclados (AFR y AGR)

Material	Tipo de concreto geopolimérico		Concreto de referencia
	90%RCD+10%OPC-NaOH/SS	70%RCD+30%OPC- Na_2SO_4	OPC
RCD	495,0	350,0	-
OPC	55,0	150,0	550,0
AFR	412,5	762,2	412,5
AGR	962,5	767,4	962,5
Agua	102,9	220,8	350,0
SS	176,0	-	-
NaOH	44,0	-	-
Na_2SO_4	-	20,0	-

Los concretos se obtuvieron en una mezcladora horizontal CreteAngle; los basados en OPC se curaron bajo agua, y los geopoliméricos se curaron a temperatura ambiente (≈ 25 °C), garantizando una humedad relativa (HR) superior al 80 % hasta la edad del ensayo. La resistencia a la compresión de los concretos se evaluó conforme a la norma NTC 673 en una prensa ELE International con capacidad de 1.500 KN, a una velocidad de 1 mm/min hasta la rotura y edades de curado de 7, 14 y 28 días; los valores que se reportan corresponden a un valor promedio de tres probetas. Complementariamente se analizó el impacto ambiental de los materiales utilizados en cada diseño, para lo cual se calculó el potencial de calentamiento global (PCG) asociado a las materias primas utilizando la base de datos Ecoinvent v3.6 para el análisis de las emisiones (**Swiss Centre for Life Cycle Inventories**, 2019).

Las aplicaciones constructivas desarrolladas correspondieron a bloques macizos, bloques de perforación vertical y adoquines, fabricados en una máquina vibrocompactadora. Para producir los elementos prefabricados a partir de los concretos geopoliméricos se emplearon las mezclas (90 % RCD+10 % OPC-NaOH/SS y 70 % RCD+30 % OPC- Na_2SO_4). Los elementos producidos se caracterizaron a los 7 y los 28 días de curado según las especificaciones establecidas por la norma NTC 4026 (**ICONTEC**, 1997) para el caso de los bloques y la NTC 2017 (**ICONTEC**, 2018) para el caso de los adoquines. El ensayo de compresión de los bloques se hizo en una prensa hidráulica Controls, modelo CT-1500, de 1.500 KN de capacidad a compresión, y el ensayo de flexotracción de los adoquines en una máquina universal de ensayos Tinius Olsen, modelo H50KS, de 50 KN de capacidad a compresión.

Resultados y discusión

Cementantes híbridos utilizados

Los cementos híbridos se caracterizan por la coexistencia de geles de aluminosilicato sódico hidratado (N-A-S-H) y de silicato cálcico hidratado (C-S-H y C-A-S-H), que al interactuar dan lugar a geles híbridos (C-(N)-A-S-H) (**García-Lodeiro et al.**, 2012; **Shagñay et al.**, 2021). En la **figura 4** se pueden observar las micrografías de los cementos híbridos con composición de 90 % RCD+10 % OPC-NaOH/SS (**Figura 4a**) y 70 % RCD+30 % OPC- Na_2SO_4 (**Figura 4b**). Los resultados de los análisis de microscopía electrónica de barrido y de energía dispersiva de rayos X (EDS) permitieron determinar la composición elemental de los geles, la cual se representa en un diagrama ternario plano, SiO_2 - Al_2O_3 -CaO; en este diagrama se aprecian dos zonas correspondientes a geles del tipo C-S-H y C-A-S-H, de composición media alta en Ca^{2+} (zona inferior izquierda), y geles del tipo (N,C)-A-S-H, de composición baja o intermedia en Ca^{2+} (zona central y superior derecha), lo que concuerda con lo reportado por otros autores para cementos híbridos basados en precursores como cenizas volantes, escorias siderúrgicas de alto horno y puzolanas naturales (**Djubo et al.**, 2016; **García-Lodeiro et al.**, 2013). En sistemas de ceniza volante de 70% CV+30% OPC-NaOH/SS, **García-Lodeiro et al.** (2013) reportaron relaciones de CaO/SiO_2 entre 0 y 0,3, con contenidos de Al_2O_3 de hasta un 30 % para los geles (N,C)-A-S-H. A partir de mezclas de geles sintetizados en laboratorio, para el gel C-A-S-H se han sugerido relaciones de $0,72 < \text{CaO}/\text{SiO}_2 < 1,94$ y de $0 < \text{Al}_2\text{O}_3/\text{SiO}_2 < 0,1$, con un contenido de sodio mínimo; para el gel (N,C)-A-S-H, relaciones de $0 < \text{CaO}/\text{SiO}_2 < 0,3$ y $0,05 < \text{Al}_2\text{O}_3/\text{SiO}_2 < 0,43$, en tanto que el contenido de sodio en esta fase está determinado por la relación $0,00 < \text{Na}_2\text{O}/\text{Al}_2\text{O}_3 < 1,85$ (**García-Lodeiro et al.**, 2011). Para el sistema de composición 90 % RCD+10 % OPC-NaOH/SS (**Figura 4a**), en el presente estudio se obtuvieron geles C-S-H y C-A-S-H con relaciones de $0,66 < \text{CaO}/\text{SiO}_2 < 1,44$ ($1,01 < \text{Ca}/\text{Si} < 2,20$) y contenidos de CaO y Al_2O_3 de hasta 55 % y 12 %, respectivamente, mientras que en los geles de tipo (N,C)-A-S-H las relaciones fueron de $0,03 < \text{CaO}/\text{SiO}_2 < 0,31$ ($0,04 < \text{Ca}/\text{Si} < 0,48$), con porcentajes de CaO inferiores (2-20 %) y un contenido de Al_2O_3 de hasta 30 %, para una relación de $0,06 < \text{Al}_2\text{O}_3/\text{SiO}_2 < 0,56$, es decir, valores cercanos a los sugeridos por **García-Lodeiro et al.** (2011). En **figura 4** los geles con menor proporción de Ca se identifican como (N,C)-A-S-H y aquellos con Ca alto, como (C, N)-A-S-H.

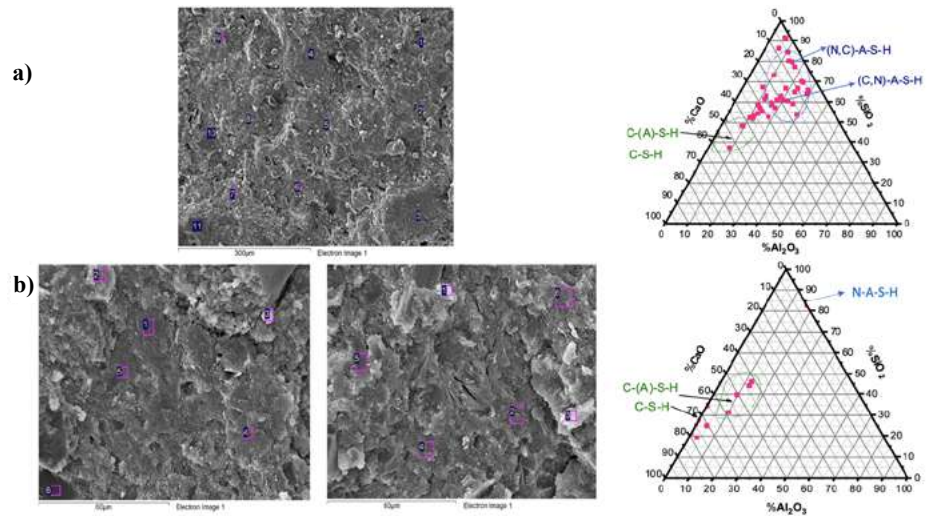


Figura 4. Observación SEM y microanálisis composicional (EDS) de los sistemas híbridos: **a)** 90%RCD+10%OPC-NaOH/SS; **b)** 70%RCD+30%OPC- Na_2SO_4

Debido a la mayor proporción de OPC presente en la mezcla (30 %), en el sistema de 70 % RCD+30 % OPC- Na_2SO_4 se apreciaron composiciones ricas en calcio ubicadas en la zona inferior izquierda (**Figura 4b**), lo cual indica, además de una mayor proporción de geles C-S-H y C-A-S-H, la presencia de otros componentes ricos en calcio, probablemente hidróxido, carbonato o sulfato cálcicos; los porcentajes de CaO en esta zona variaron entre 41 y 78 %, y el Al_2O_3 fue inferior al 12,8 %. En la región superior izquierda (**Figura 4b**) se aprecian puntos muy cercanos a la línea SiO_2 - Al_2O_3 , que confirman la presencia de geles N-A-S-H; por el contrario, no se observaron geles del tipo (N,C)-A-S-H o (C,N)-A-S-H, lo que concuerda con lo expresado por **García-Lodeiro et al.** (2011, 2013) en el sentido de que la estabilidad del gel (N,C)-A-S-H se reduce en presencia de los altos contenidos de calcio en la mezcla y de un $\text{pH} > 12$, favoreciendo la formación de C-A-S-H. En general, se obtuvieron las relaciones $0,00 < \text{Al}_2\text{O}_3/\text{SiO}_2 < 0,33$ y $\text{CaO}/\text{SiO}_2 > 0,90$.

Caracterización de las mezclas de concreto híbrido

La resistencia a la compresión reportada para el concreto activado alcalinamente producido con el cementante de 90 % RCD+10 % OPC-NaOH/SS, 100 % de AFR y 100 % de AGR, fue de 10,9 MPa y 21,1 MPa a los 7 y 28 días, respectivamente. El concreto de 70 % RCD+30 % OPC- Na_2SO_4 reportó una resistencia a la compresión a los 7 días de curado de 10 MPa, exhibiendo un incremento del 73 % a los 28 días (18 MPa), en tanto que a los 90 días alcanzó una resistencia de 24,2 MPa.

La menor resistencia a la compresión de los sistemas activados con Na_2SO_4 en edades cortas, se puede atribuir al menor pH del sulfato (8,0) comparado con el pH de la solución NaOH/SS (pH SS 13,4 y pH NaOH 13,8) (**Rashad et al.**, 2013). Sin embargo, en el proceso de hidratación del OPC se genera hidróxido de calcio o portlandita, que al reaccionar con el sulfato de sodio, produce NaOH incrementando el pH y contribuyendo a la disolución del precursor, a la par que se genera sulfato cálcico hidratado (yeso, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), el cual se transforma posteriormente en ettringita ($3\text{CaO} \cdot \text{Al}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{CaSO}_4 \cdot 32\text{H}_2\text{O}$), lo que densifica la matriz; estos dos factores contribuyen positivamente a la resistencia (**Adesina & Rodrigue Kaze**, 2021), tal como se observó en el presente estudio. Las reacciones propuestas por **García-Lodeiro et al.** (2018) para explicar este comportamiento al utilizar bentonita como precursor y Na_2SO_4 al 5 % son las siguientes:

Según la norma sísmo resistente colombiana (NSR-10) (**MADS**, 2010), equivalente al Reglamento ACI 318 del **American Concrete Institute** (2019), la resistencia a la compresión mínima para clasificar un concreto como estructural debe ser 17,5 MPa. En este

sentido, los concretos evaluados cumplieron con la resistencia mínima para ser catalogados como estructurales a los 28 días de curado. Cabe anotar que la norma técnica colombiana NTC 6421 (ICONTEC, 2021) avala el uso de agregados gruesos reciclados (AGR) en mezclas de concreto; para usos estructurales (máx. 35 MPa) se permite la incorporación de un 20 % de AGR, y para usos no estructurales (máx. 21 MPa), se puede incorporar hasta un 100 % de AGR; sin embargo, la norma no autoriza el uso de AFR. A pesar de estos límites, los resultados obtenidos en este estudio demuestran la posibilidad de lograr resistencias estructurales (>17,5 MPa) no solo con la incorporación de un 100 % de AGR, sino también un 100 % de AFR y un cemento híbrido activado alcalinamente basado en RCD-mixto (90 %), siendo el contenido máximo de OPC del 30 %.

La huella de carbono asociada a los materiales utilizados en los concretos híbridos se presenta en la **tabla 3** y se la compara con su equivalente basado 100 % en OPC. Para el cálculo del potencial de calentamiento global (PCG), la unidad funcional fue de 1 m³ de concreto. Se apreció que el PCG de los concretos activados alcalinamente con NaOH/SS y Na₂SO₄ (261 y 147 kg CO₂ eq/m³, respectivamente) fue notablemente inferior al de los concretos basados en OPC (470 kg CO₂ eq/m³), con una huella de carbono de hasta 68,7 % menor que los concretos de referencia. Esta reducción los cataloga como concretos amigables con el medio ambiente comparados con los concretos convencionales. Algunos autores han reportado en concretos activados alcalinamente basados en GBFS reducciones del PCG de hasta 57 % (Komkova & Habert, 2023).

Entre los factores que influyen en el valor de PCG en un concreto activado alcalinamente y en los elementos diseñados, el tipo de activador tiene un aporte significativo (Turner & Collins, 2013; Ouellet-Plamondon & Habert, 2015; Alsalman *et al.*, 2021), por lo cual el diseño de mezclas con el uso de activadores sólidos alternativos como el sulfato de sodio (Na₂SO₄), que, a diferencia del silicato y del hidróxido de sodio, se puede obtener a partir de salmueras naturales, depósitos de evaporación cristalina o como subproducto de la fabricación de diversos productos, permitiría disminuir aún más la huella de carbono de este tipo de materiales. Esto se corrobora en los resultados presentados en la **tabla 3**, donde el PCG del concreto activado con Na₂SO₄ fue inferior en un 43,7 % al activado con NaOH/SS, y un 68,7 % inferior al concreto de referencia, aun conteniendo una adición del 30 % de OPC. Sin embargo, una limitante de este tipo de concreto podría ser su menor desarrollo resistente. Cabe anotar que el valor utilizado como PCG para el Na₂SO₄ (6,39x10⁻¹ kg CO₂ eq/kg) corresponde a su obtención a partir de anhidrita, pero cuando se obtiene de fuentes naturales este valor se reduce significativamente (1,82x10⁻¹

Tabla 3. Inventario ambiental de los concretos (unidad funcional: 1 m³) (PGC)

Material	PGC (kg CO ₂ eq/kg)	Concreto activado alcalinamente		Concreto de referencia OPC
		90%RCD+10%OPC- NaOH/SS	70%RCD+30%OPC- Na ₂ SO ₄	
RCD	3,80 x10 ⁻³	1,88	1,33	-
OPC	8,45 x10 ⁻¹	46,48	126,75	464,75
Na ₂ SiO ₃	8,12 x10 ⁻¹	142,91	-	-
NaOH	14,6 x10 ⁻¹	64,24	-	-
Na ₂ SO ₄	6,39 x10 ⁻¹	-	12,78	-
Water	5,50 x10 ⁻⁴	0,02	0,12	0,19
AFR	3,98 x10 ⁻³	1,64	3,03	1,64
AGR	3,98 x10 ⁻³	3,83	3,05	3,83
TOTAL PGC (kg CO ₂ eq/m ³)		261,00	147,07	470,42

kg CO₂ eq/kg). **Adesina & Rodrigue Kaze (2021)** mencionan que en comparación con el SS, el aporte a la huella de carbono del sulfato de sodio es inferior en un 63,4 % y tiene un costo más bajo (un 83,2 % menos).

Alsalman et al. (2021) afirman que el PCG de concretos activados alcalinamente de resistencia 40 MPa es un 73 % menor al de concretos equivalentes a base de OPC; cabe anotar que en estos sistemas se utiliza NaOH/SS como activador, al cual le atribuyen un aporte al PCG del 87 %. Según los diseños de mezcla y el PCG de los activadores utilizados, el aporte del activador NaOH/SS al PCG del concreto en el presente estudio fue de 79,4 %, mientras que en el caso del activador Na₂SO₄ fue apenas del 8,7 %, tal como se muestra en la **figura 5**. En este último el mayor aporte al PCG (86,2 %) corresponde al OPC debido a la proporción utilizada en la mezcla de concreto (30 %).

Al relacionar el PCG con la resistencia mecánica del concreto a los 28 días, se obtuvieron valores de 12,4, 8,2 y 27,6 kg·CO₂ eq/MPa para las mezclas de 90% RCD+10 % OPC-NaOH/SS, 70 % RCD+30 % OPC-Na₂SO₄ y OPC, respectivamente. **Ozelicki et al. (2023)** reportan valores en el rango de 8 a 12 kg·CO₂ eq/MPa para morteros activados con NaOH/SS y adicionados con un 20 % de escoria siderúrgica. Este índice de eficiencia indica que, desde el punto de vista ambiental, los dos tipos de concretos activados alcalinamente son competitivos frente al concreto OPC para la manufactura de elementos constructivos tales como bloques o adoquines de tipo estructural.

Diseño, producción y caracterización de elementos prefabricados

La NTC 4026 clasifica los bloques estructurales dependiendo de la resistencia a la compresión en clase alta o baja, además establece tres clases de unidades de mampostería de concreto según su peso: de peso normal (2.000 kg/m³ o más), de peso medio (entre 1.680 kg/m³ y menos de 2.000 kg/m³) y de peso liviano (<1.680 kg/m³). En la **figura 6** se muestran los concretos y elementos prefabricados del tipo de bloques perforados, bloques macizos y adoquines producidos con OPC y con los concretos activados alcalinamente.

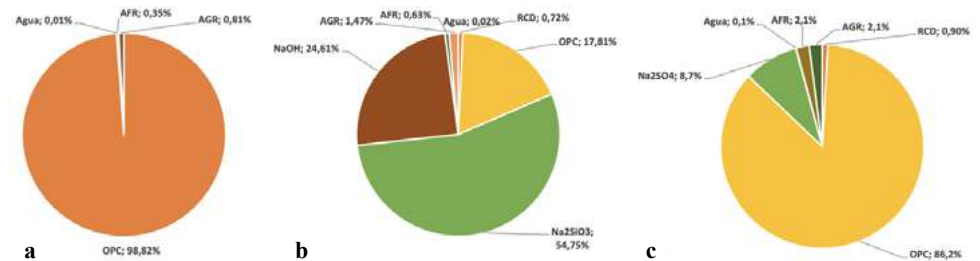


Figura 5. Contribución (%) de las materias primas en la huella de carbono (PCG: kg·CO₂·eq/m³). **a)** Concreto de referencia, 100 % OPC; **b)** 90%RCD+10%OPC-NaOH/SS; **c)** 70%RCD+30%OPC-Na₂SO₄



Figura 6. Concretos y elementos prefabricados. **a)** Elementos a base de OPC; **b)** elementos a base de concretos activados alcalinamente

De acuerdo a los resultados presentados en la **tabla 4**, el bloque perforado de OPC fabricado a partir del aprovechamiento de los RCD como AFR (100 %) y AGR (100 %), puede clasificarse como un bloque estructural de clase baja de peso liviano ($1.671,9 \text{ kg/m}^3$), con un valor de resistencia a la compresión de 23,8 %, superior al mínimo establecido por la NTC 4026 (8 MPa) para esta clasificación. Con respecto al porcentaje de absorción, el bloque perforado reportó un valor de 16,7 %, por debajo del máximo especificado por la norma (18 %). Por su parte, el bloque de OPC macizo se clasificó como un bloque estructural clase alta de peso normal ($2.056,1 \text{ kg/m}^3$), con una resistencia a la compresión a los 28 días de 24,3 MPa y una absorción de 7,28 %. Para este tipo de bloque la norma NTC 4026 especifica un mínimo de resistencia de 13 MPa y máximo un 9 % de absorción.

Según los resultados de resistencia, los bloques activados alcalinamente acorde podrían clasificarse como unidades estructurales de clase alta; sin embargo, la NTC 4026 establece un límite de absorción de agua de máximo 12 % para la clase alta y de 15 % para la clase baja cuando el bloque es de peso mediano. Con base en esto, el bloque perforado activado con Na_2SO_4 (13,6 %) se puede clasificar como bloque estructural de clase baja, y el bloque perforado activado con NaOH/SS clasificaría como bloque estructural de alta resistencia. El bloque macizo activado con NaOH/SS cumplió con todos los requisitos físico-mecánicos especificados en la norma para ser clasificado como bloque estructural de clase alta.

En cuanto a los adoquines de concreto para pavimentos, la norma NTC 2017, los clasifica dependiendo de los requisitos físico-mecánicos en adoquines para tráfico peatonal, tráfico vehicular (incluyendo patios de puertos y terminales de carga, aeropuertos, terminales de transporte, estaciones de servicio, bodegas, etc.), y cargas estáticas distribuidas (de almacenamiento a granel). La norma NTC 2017 considera además la geometría o forma; en este estudio la geometría de los adoquines producidos fue tipo 2, “hueso de perro”, con forma de “I”.

En la **tabla 5** se presentan los resultados de caracterización obtenidos para los adoquines. Se puede apreciar que los adoquines basados en OPC y los RCD activados alcalinamente con NaOH/SS y Na_2SO_4 reportaron un módulo de rotura de 4,25, 4,20 y 4,60 MPa, respectivamente, valores que se encuentran dentro del rango especificado en la norma NTC 2017.

Tabla 4. Resultados y especificaciones técnicas para los bloques estructurales

Tipo de Bloque	Material (Clase)	(Rc 28), evaluada sobre el área neta promedio (Anp) (MPa)		Peso (kg/m^3)	Absorción de agua (%) según el peso	
		NTC 4026 (mínimo)	Resultado experimental		NTC 4026 (máximo)	Resultado experimental
Bloque perforado	OPC - (Clase baja)	8	$9,90 \pm 0,02$	1,671,9	18	16,70
	AA - NaOH+SS (Clase alta)	13	$19,8 \pm 1,5$	1951,2	12	11,3
	AA - Na_2SO_4 (Clase baja)	8	$9,6 \pm 0,6$	1880,0	15	13,6
Bloque macizo	OPC - (Clase alta)	13	$24,29 \pm 0,61$	2056,1	9	7,28
	AA - NaOH+SS (Clase alta)	13	$22,6 \pm 0,7$	1938,7	12	11,6
	AA - Na_2SO_4 (Clase baja)	13	$22,5 \pm 0,8$	1790,0	15	14,1

AA: activado alcalinamente

Tabla 5. Resultados y especificaciones técnicas para los adoquines según la NTC 2017

Tipo de adoquín	Módulo de rotura (Mr) 28 días (MPa)		Absorción de agua (%)	
	NTC 2017 (mínimo)	Resultado experimental	NTC 2017 (máximo)	Resultado experimental
OPC	4,2 – 5,0	4,25 ± 0,05	7	11,17 ± 0,10
AA - NaOH+SS		4,20 ± 0,4		10,10± 0,10
AA - Na ₂ SO ₄		4,60 ± 0,5		10,80± 0,10

No obstante, el porcentaje de absorción de agua fue de 11,17 % (OPC), 10,10 % (NaOH/SS) y 10,80 % (Na₂SO₄), resultados que superan el máximo establecido por la NTC, que se sitúa en un 7 %. Cabe resaltar que el nivel de absorción de agua de las unidades prefabricadas producidas se vio influenciado por el proceso de colocación y compactación que se empleó, que en este caso fue semiautomático. Además, la utilización de agregados reciclados en órdenes del 100 % promueve una mayor absorción de agua; por lo tanto, al reducir el porcentaje de sustitución de los agregados naturales por los reciclados, o al aumentar el nivel de compactación y vibrado durante el proceso de conformación de estos elementos, el porcentaje de absorción de agua puede ajustarse a lo especificado en la norma.

Conclusiones

A partir de la combinación del precursor RCD (polvillo mixto, fracción fina) y una disolución compuesta por el activador alcalino (hidróxido de sodio (NaOH) + silicato de sodio (SS) y sulfato de sodio (Na₂SO₄)) con adición de OPC en pequeñas proporciones (10 - 30 % en peso) y agregados reciclados (100 % AGR y 100 % AFR), fue posible obtener concretos híbridos activados alcalinamente que cumplen con las normas colombianas para ser clasificados como concretos estructurales. Este tipo de concreto permite un aprovechamiento integral de los RCD.

La reutilización de RCD en la producción de elementos de construcción tales como bloques estructurales y no estructurales mediante la tecnología de activación alcalina es una opción para minimizar el impacto ambiental por los elevados volúmenes de RCD generados, y reducir el consumo de recursos naturales, energéticos y la huella de carbono, contribuyendo así a una economía circular del sector de la construcción.

Se recomienda el uso del sulfato de sodio como activador debido a su menor contribución al PCG, así como por las facilidades tecnológicas que brinda tanto en su manejo como en su utilización en la producción de concretos y elementos de construcción.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad del Valle la financiación del estudio.

Contribución de los autores

R.M. de G.: conceptualización, recursos financieros, supervisión del trabajo, análisis y escritura del documento. R.R-S. y W.V-S análisis de laboratorio y redacción del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

Adesina, A. & Rodrigue Kaze, C. (2021). Physico-mechanical and microstructural properties of sodium sulfate activated materials: A review. *Construction and Building Materials*, 295, 123668. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2021.123668>.

- Akhtar, A., Sarmah, A.K.** (2018). Construction and demolition waste generation and properties of recycled aggregate concrete: A global perspective. *Journal Cleaner Production*, 186, 262–281. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2018.03.085>
- Allahverdi, A.** (2013). Use of construction and demolition waste (CDW) for alkali- activated or geopolymer cements. In F. Pacheco Torgal, V. Tam, J.A. Labrincha, Y. Ding y J. de Brito (Eds.), *Handbook of recycled concrete and demolition waste*, Woodhead Publishing Series.
- Alsaman, A., Assi, L.N., Kareem, R.S., Carter, K., Ziehl, P.** (2021). Energy and CO₂ emission assessments of alkali-activated concrete and Ordinary Portland Cement concrete: A comparative analysis of different grades of concrete. *Cleaner Environmental Systems*, 3, 100047. <https://doi.org/10.1016/j.cesys.2021.100047>
- American Concrete Institute.** (2019). ACI 318, Requisitos del código de construcción para concreto estructural. <https://www.concrete.org/publications/internationalconcreteabstractsportal/m/details/id/51687637>
- Amran, Y.H.M., Alyousef, R., Alabduljabbar, H., El-Zeadani, M.** (2020). Clean production and properties of geopolymer concrete; A review. *Journal of Cleaner Production*, 251, 119679. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.119679>.
- Caneda-Martínez, L., Monasterio, M., Moreno-Juez, J., Martínez-Ramírez, S., García, R., Frias, M.** (2021). Behaviour and Properties of Eco-Cement Pastes Elaborated with Recycled Concrete Powder from Construction and Demolition Wastes. *Materials*, 14 (5), 1299 , <https://doi.org/10.3390/ma14051299>
- Coaffee, J.** (2008). Risk, resilience, and environmentally sustainable cities. *Energy Policy*, 36 (12), 4633-4638. <https://doi.org/10.1016/j.enpol.2008.09.048>.
- CONAMA.** (2002). Resolução CONAMA No 307 Estabelece diretrizes, critérios e procedimentos para a gestão dos resíduos da construção civil. https://cetesb.sp.gov.br/licenciamento/documentos/2002_Res_CONAMA_307.pdf
- CVC-Univalle.** (2022). Convenio Interadministrativo 0146-2020, Cali, Colombia.
- Dadsetan, S., Siad, H., Lachemi, M., Sahmaran, M.** (2019). Construction and demolition waste in geopolymer concrete technology: a review. *Magazine of Concrete Research*, 71 (23), 1232-1252. <https://doi.org/10.1680/jmacr.18.00307>.
- Deloitte.** (2015). Construction and Demolition Waste management in the Czech Republic. https://ec.europa.eu/environment/pdf/waste/studies/deliverables/CDW_Czech%20Republic_Factsheet_Final.pdf.
- Deloitte.** (2015). Screening template for Construction and Demolition Waste management in The Netherlands. https://ec.europa.eu/environment/pdf/waste/studies/deliverables/CDW_The%20Netherlands_Factsheet_Final.pdf
- Departamento Nacional de Planeación.** (2016). Documento CONPES 3874, Política nacional para la gestión integral de residuos sólidos. <https://colaboracion.dnp.gov.co/CDT/Conpes/Econ%C3%B3micos/3874.pdf>
- Deutsches Institut für Normung E.V.** (2017). DIN EN 4226-101/102. Recycled Aggregates for concrete in accordance with DIN EN 12620. https://global.ihs.com/doc_detail.cfm?document_name=DIN%204226%2D102&item_s_key=00728457
- Djobo, J.N.Y., Tchakouté, H.K., Ranjbar, N., Elimbi, A., Tchadjié, L.N., Njopwouo, D.** (2016). Gel Composition and Strength Properties of Alkali-Activated Oyster Shell-Volcanic Ash: Effect of Synthesis Conditions. *Journal of American Ceramic Society*, 99, 3159-3166. <https://doi.org/10.1111/jace.14332>
- European Commission.** (2016). Construction and demolition waste (CDW). https://environment.ec.europa.eu/topics/waste-and-recycling/construction-and-demolition-waste_en#overview
- García-Lodeiro, I., Palomo, A., Fernández-Jiménez, A., Macphee, D.E.** (2011). Compatibility studies between N-A-S-H and C-A-S-H gels. Study in the ternary diagram Na₂O–CaO–Al₂O₃–SiO₂–H₂O. *Cement and Concrete Research*, 41, 923–931. <https://doi.org/10.1016/j.cemconres.2011.05.006>
- García-Lodeiro, I., Maltseva, O., Palomo, A., Fernández-Jiménez, A.** (2012). Hybrid alkaline cements. Part I: Fundamentals. *Romanian Journal of Materials*, 42(4), 330-335.
- García-Lodeiro, I., Fernández-Jiménez, A., Palomo, A.** (2013). Variation in hybrid cements over time. Alkaline activation of fly ash-portland cement blends. *Cement and Concrete Research*, 52, 112-122. <https://doi.org/10.1016/j.cemconres.2013.03.022>
- García-Lodeiro, I., Fernández-Jiménez, A., Palomo, A.** (2018). Hybrid alkaline cements: Bentonite-OPC binders. *Minerals*, 8, 137. <https://doi.org/10.3390/min8040137>

- Gobierno de España.** (2008). Real Decreto 105/2008 por el cual se regula la producción y gestión de los residuos de construcción y demolición. <https://www.boe.es/buscar/act.php?id=BOE-A-2008-2486>
- Gobierno de España.** (2011). Ley 22/2011, Residuos y Suelos Contaminados. <https://www.boe.es/buscar/pdf/2011/BOE-A-2011-13046-consolidado.pdf>
- Habert, G., D’Espinose De Lacaillerie, J.B., Roussel, N.** (2011). An environmental evaluation of geopolymer based concrete production: Reviewing current research trends. *Journal of Cleaner Production*, 19 (11) 1229–1238, <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2011.03.012>
- Huang, B., Wang, X., Kua, H., Geng, Y., Bleischwitz, R., Ren, J.** (2018). Construction and demolition waste management in China through the 3R principle. *Resources, Conservation and Recycling*, 129, 36-44. <https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2017.09.029>
- ICONTEC.** (1997). NTC 4026, Unidades (bloques y ladrillos de concreto), para mampostería estructural. <https://tienda.icontec.org/gp-ingenieria-civil-y-arquitectura-unidades-bloques-y-ladrillos-de-concreto-para-mamposteria-estructural-ntc4026-1997.html>
- ICONTEC.** (2018). NTC 2017, Adoquines de concreto para pavimentos. <https://tienda.icontec.org/gp-adoquines-de-concreto-para-pavimentos-ntc2017-2018.html>
- ICONTEC.** (2021). NTC 6421, Agregados gruesos reciclados para uso en el concreto hidráulico. <https://tienda.icontec.org/gp-agregados-gruesos-reciclados-para-uso-en-el-concreto-hidraulico-ntc6421-2021.html>
- Kim Y.J., Choi, Y.W.** (2012). Utilization of waste concrete powder as a substitution material for cement. *Construction and Building Materials*, 30, 500-504. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2011.11.042>
- Komkova, A., Habert, G.** (2023). Environmental impact assessment of alkali-activated materials: Examining impacts of variability in constituent production processes and transportation. *Construction and Building Materials*, 363, 129032. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2022.129032>
- Komnitsas, K., Zaharaki, D., Vlachou, A., Bartzas, G., Galetakis, M.** (2015). Effect of synthesis parameters on the quality of construction and demolition wastes (CDW) geopolymers. *Advanced Powder Technology*, 26(2), 368-376. <https://doi.org/10.1016/j.apt.2014.11.012>
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible - MADS.** (2010). Reglamento Colombiano de Construcción Sismo-Resistente (NSR-10). https://nuevalegislacion.com/files/susc/cdj/conc/nsr_10.pdf
- MADS.** (2017). Resolución No. 0472, Reglamento para la gestión integral de los residuos generados en las actividades de construcción y demolición - RCD. <https://www.minambiente.gov.co/documento-normativa/resolucion-0472-de-2017/>.
- MADS.** (2019). Estrategia Nacional de Economía Circular. <https://economiecircular.minambiente.gov.co/index.php/lineas-de-accion/flujo-materiales-de-construccion/>
- MADS.** (2021). Resolución No. 1257, Por la cual se modifica la Resolución 0472 de 2017 sobre la gestión integral de los residuos de construcción y demolición – RCD y se adoptan otras disposiciones. <https://www.minambiente.gov.co/documento-normativa/resolucion-1257-de-2021/>
- Ministerio de Transporte.** (2016). Code on Structural Concrete EHE-08, España. <http://asidac.es/asidac-en/wp-content/uploads/2016/07/EHE-ENG.pdf>
- Naciones Unidas.** (2018, diciembre). Agenda 2030 y los Objetivos de Desarrollo Sostenible: una oportunidad para América Latina y el Caribe. https://repositorio.cepal.org/bitstream/handle/11362/40155/24/S1801141_es.pdf
- Ortiz, O., Castells, F., Sonnemann, G.** (2009). Sustainability in the construction industry: A review of recent developments based on LCA. *Construction and Building Materials*, 23 (1), 28–39. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2007.11.012>.
- Ouellet-Plamondon, C., Habert, G.** (2015). Life cycle assessment (LCA) of alkali-activated cements and concretes. In F. Pacheco-Torgal, J.A. Labrincha, C. Leonelli, A. Palomo, P. Chindaprasirt (Eds), *Handbook of Alkali-Activated Cements, Mortars and Concretes*, Woodhead Publishing.
- Ozcelikci, E., Kul, A., Gunal, M.F., Ozel, B.F., Yildirim, G., Ashour, A., Sahmaran, M.** (2023). A comprehensive study on the compressive strength, durability-related parameters and microstructure of geopolymer mortars based on mixed construction and demolition waste. *Journal of Cleaner Production*, 396, 136522, <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2023.136522>
- Provis, J., van Deventer, J.S.J.** (2009). *Geopolymers: Structure, processing properties and industrial applications*, Woodhead Publishing Ltda.

- Rashad, A.M., Bai, Y., Basheer, P.A.M., Milestone, N.B., Collier, N.C.** (2013). Hydration and properties of sodium sulfate activated slag. *Cement and Concrete Composites*, 37, 20-29. <https://doi.org/10.1016/j.cemconcomp.2012.12.010>
- Robayo-Salazar, R., Valencia-Saavedra, W., Mejía de Gutiérrez, R.** (2022). Recycling of concrete, ceramic, and masonry waste via alkaline activation: Obtaining and characterization of hybrid cements. *Journal of Building Engineering*, 46, 103698. <https://doi.org/10.1016/j.job.2021.103698>.
- Robayo-Salazar, R.A., Valencia-Saavedra, W. Mejía de Gutiérrez, R.** (2020). Construction and Demolition Waste (CDW) Recycling — As Both Binder and Aggregates — In Alkali-Activated Materials: A Novel Re-Use Concept. *Sustainability*, 12, 5775, <https://doi.org/10.3390/su12145775>
- Shagñay, S., Bautista, A., Velasco, F., Torres-Carrasco, M.** (2021). Hybrid cements: Towards their use as alternative and durable materials against wear. *Construction and Building Materials*, 312, 125397, <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2021.125397>.
- Swiss Centre for Life Cycle Inventories.** (2019). Ecoinvent OpenLCA database version 3.6. <https://www.ecoinvent.org/database.html>
- Tan, J., Cai, J., Li, J.** (2022a). Recycling of unseparated construction and demolition waste (UCDW) through geopolymer technology. *Construction and Building Materials*, 341, 127771. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2022.127771>.
- Tan, J., Cizer, Ö., De Vlieger, J., Dan, H., Li, J.** (2022b). Impacts of milling duration on construction and demolition waste (CDW) based precursor and resulting geopolymer: Reactivity, geopolymerization and sustainability. *Resources, Conservation and Recycling*, 184, 106433, <https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2022.106433>.
- Turner, L.K., Collins, F.G.** (2013). Carbon dioxide equivalent (CO₂-e) emissions: A comparison between geopolymer and OPC cement concrete. *Construction and Building Materials*, 43, 125–130. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2013.01.023>
- Valencia-Saavedra, W., Robayo-Salazar, R.A., Mejía de Gutiérrez, R.** (2021). Alkali-Activated Hybrid Cements Based on Fly Ash and Construction and Demolition Wastes Using Sodium Sulfate and Sodium Carbonate. *Molecules*, 26 (24), 7572. <https://doi.org/10.3390/molecules26247572>
- Yıldırım, G., Kul, A., Özçelikci, E., Sahmaran, M., Aldemir, A., Figueira, D., Ashour, A.** (2021). Development of alkali-activated binders from recycled mixed masonry-originated waste. *Journal of Building Engineering*, 33, 101690. <https://doi.org/10.1016/j.job.2020.101690>
- Zaharaki, D., Galetakis, M., Komnitsas, K.** (2016). Valorization of construction and demolition (C&D) and industrial wastes through alkali activation. *Construction and Building Materials*, 121, 686–693. <https://doi.org/10.1016/j.conbuildmat.2016.06.051>

Artículo original

Los mamíferos del Quindío, Colombia. I. Reseña histórica sobre el desarrollo de la mastozoología

Mammals of the department of Quindío, Colombia. I. Historical review on the development of mammalogy

● Hugo Mantilla-Meluk^{1,*}, ● Sebastián Vásquez-Palacios¹, ● Andrés F. Vargas-Arboleda¹,
● Sebastián O. Montilla^{1,2}, ● Álvaro Botero-Botero², ● Leidy Johanna Sánchez-Alzate¹,
● Javier Muñoz-Garay¹, ● Héctor Ramírez-Chávez³, Aníbal González⁴,
● Federico Mosquera-Guerra^{5,6}, Alejandro Zamora⁷, Felipe Gómez-Montoya¹,
Sebastián Cuadrado-Ríos^{1,8}

¹ Colección de Mamíferos, Centro de Estudios de Alta Montaña, Universidad del Quindío, (CMUQ, CEAM); Grupo CIDERA, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas y Facultad de Ingeniería, Universidad del Quindío, Armenia, Quindío, Colombia

² Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

³ Grupo de Investigaciones en Biodiversidad y Educación Ambiental (BIOEDUQ), Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

⁴ Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Caldas; Centro de Museos, Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

⁵ Grupo de Investigaciones en Ciencias Básicas y Educación, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

⁶ Fundación Omacha, Laboratorio de Ecología Funcional, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

⁷ Grupo GEPAMOL, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

⁸ Grupo de Biodiversidad y Conservación Genética, Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Artículo de posesión como miembro correspondiente doctor Hugo Mantilla-Meluk

Citación: Mantilla-Meluk H, Vásquez-Palacios S, Vargas-Arboleda AF, *et al.* Los mamíferos del Quindío, Colombia I. Reseña histórica sobre el desarrollo de la mastozoología. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)520-540, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1776>

Editor: Martha Patricia Ramírez Pinilla

***Correspondencia:**

Hugo Mantilla-Meluk;
ceam@uniquindio.edu.co

Recibido: 25 de septiembre de 2022

Aceptado: 26 de enero de 2023

Publicado en línea: 29 de agosto de 2023



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

Resumen

Con el 21,54 % de la diversidad colombiana de mamíferos contenida en menos del 1 % del territorio nacional continental, el Quindío es el departamento con la mayor diversidad de mamíferos por unidad de área en el país. El departamento está ubicado estratégicamente en el corazón de los Andes centrales de Colombia, uno de los llamados puntos calientes globales de biodiversidad, y su territorio hace parte del “Paisaje Cultural Cafetero”, reconocido como patrimonio de la humanidad. El Quindío incluye uno de los puntos de interconexión más importantes entre las cuencas de los ríos Cauca y Magdalena, en el famoso “Paso de los Quindos”, lo que lo ha convertido en epicentro de múltiples procesos históricos que han determinado diferentes etapas en la documentación de la biodiversidad andina en Colombia. En este estudio, se hace una compilación histórica de los eventos más relevantes asociados con la documentación de los mamíferos del Quindío, desde el registro paleontológico y su relación con depósitos arqueológicos y su representación en la excelsa orfebrería del arte precolombino Quimbaya, pasando por las crónicas de la ocupación española que contienen las primeras observaciones anecdóticas de mamíferos andinos y sus ambientes. Además, se hace referencia al rol del territorio quindiano como parte de la ruta de exploración científica en el siglo XIX y de las primeras expediciones sistemáticas de recolección museológica a principios del XX, destacándose las realizadas por el American Museum of Natural History (AMNH). Se resaltan también los aportes en la documentación mastozoológica de mamíferos hechos por instituciones nacionales en la segunda mitad del siglo XX y principios del XXI, y se incluyen anotaciones sobre el desarrollo de la mastozoología quindiana en el marco de la creación del Grupo de Estudios de Mamíferos Silvestres de la Universidad del Quindío (GEMS-UQ), y su consolidación y expansión taxonómica y geográfica a nivel departamental con el establecimiento de la Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío (CMUQ).

Palabras clave: Andes, Colombia, diversidad; Eje Cafetero; Investigación, mastofauna.

Abstract

Accumulating 21.54% of the Colombian mammalian diversity in less than 1% of the national continental territory, Quindío is the most diverse Colombian department in terms of mammals per unit of area. Strategically located in the core of the Central Andes of Colombia, it is considered a global hotspot of biodiversity and is also part of the Coffee Cultural Landscape recognized as human heritage. It includes one of the most important points of interconnection between the basins of the Cauca and Magdalena rivers, the historically famous “Paso de los Quindos”. These features have made Quindío the epicenter of the most important historical processes of biodiversity documentation in Colombia. Here we render a historical compilation of the most relevant events associated with the documentation of mammalian diversity in the department, starting with the paleontological records recovered in archeological sites and its representation in the superb gold art of the Pre-Columbian Quimbaya culture. We also added references from the Spanish conquest chronicles of Colombia including the first anecdotal observations of Andean mammals, the establishment of the routes of the XIX Century scientific explorations, and the museological documentation endeavors at the beginning of the XX Century, highlighting the investigations of the American Museum of Natural History (AMNH). We also summarized the contributions of national institutions to the documentation of mammals in the department during the second half of the XX Century and the beginnings of the XXI Century. We describe, as well, the processes associated with the establishment of mammalogy as a field in the department, with the creation of the Grupo de Estudios de Mamíferos Silvestres of the Universidad del Quindío (GEMS-UQ), and, finally, its consolidation and taxonomic and geographic expansion with the establishment of the Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío (CMUQ).

Key words: Andes, Colombia, diversity; Coffee Cultural Landscape; Mastofauna, research.

Introducción

Con el 21,9 % (120 especies) (**Mantilla-Meluk *et al.*, 2023**) de la diversidad de mamíferos del país (543 especies) (**Ramírez-Chaves *et al.*, 2021**) contenida en menos del 1 % del territorio nacional (1.845 km²), el Quindío es el departamento colombiano con la mayor diversidad de mamíferos por unidad de área.

Por su tamaño, el Quindío es, además, la división administrativa de primer orden (departamentos, estados, provincias) con mayor diversidad de mamíferos por unidad de área en Suramérica. Como división política de primer orden, sólo supera en extensión al departamento de Montevideo, Uruguay (200 km², con 94 especies de mamíferos continentales a nivel nacional, Sociedad Zoológica del Uruguay, <https://szu.org.uy/mamiferos2.html>) y al estado de Vargas en Venezuela (1.497 km², con 38 especies a nivel de estado; Ecoregistros <https://www.ecoregistros.or.g/site/provincia.php?id=395>).

El Quindío está ubicado estratégicamente en el corazón de los Andes centrales de Colombia y se le reconoce como punto caliente global de biodiversidad (**Brooks *et al.*, 2002**). El territorio quindiano hace parte del “Paisaje Cultural Cafetero”, designado por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) como patrimonio de la humanidad el 25 de junio de 2011.

Vale destacar que en el Quindío se ubica uno de los puntos de interconexión más importantes entre las cuencas de los ríos Cauca y Magdalena, en el famoso “Paso de los Quindos”, situación que lo convirtió en epicentro de procesos históricos que han determinado diferentes etapas en la documentación de la biodiversidad andina en Colombia (**Bausingault & Roulin, 1849; Allen, 1916; Cieza de León, 2005**).

La recurrencia en el uso del paso de los Quindos como ruta estratégica en la documentación biológica ha hecho del Quindío un observatorio privilegiado de los cambios ocurridos en el paisaje andino a lo largo de la historia colombiana. En este estudio, se hace una evaluación de la evidencia histórica que ha contribuido a nuestro entendimiento de los mamíferos del territorio quindiano, sus procesos y actores principales. Hemos dividido el estudio en cinco etapas de la historia nacional: el periodo prehistórico, el precolombino, la conquista, la colonia y la modernidad; en cada una se describen los

contextos determinantes del desarrollo de la mastozoología quindiana. Las referencias de literatura gris se encuentran en los **anexos I y II** y las asociadas con revisiones taxonómicas en el **anexo III**.

Mamíferos en el contexto prehistórico del Quindío: material paleontológico

Hasta la fecha se han registrado en el Quindío dos especies de la paleomastofauna americana: el caballo gigante *Equus (Amerhippus)* sp. (Perissodactyla: Equidae) y el mastodonte *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea: Gomphotheriidae). Los caballos y mastodontes aparecieron en el actual territorio colombiano como producto del llamado Gran Intercambio Biótico Americano (Laurito & Valerio, 2012).

La presencia de *Equus (Amerhippus)* (Figura 1) está soportada en material recuperado en Puerto Samaria, municipio de Montenegro, el cual fue depositado en el Museo Quimbaya del Banco de la República en Armenia y datado de hace 14.000 años en el Pleistoceno Medio; también se encontraron en el 2003 molares e incisivos sin datación en La Tebaida (L. C. Serna, comunicación personal, 2019). Con el material fósil, recuperado por G. Ardila, G. Politis y L. C. Serna, se encontraron puntas de lanza que sugieren la coexistencia y el uso de esta especie por parte de los primeros pobladores de *Homo sapiens* en la región.

Aunque en la literatura existe controversia sobre la identificación de algunos de los registros paleontológicos, dos especies de équidos han sido documentadas en paleoambientes andinos de Colombia: *Equus (Amerhippus) curvidens* (hoy sinónimo de *Equus (Amerhippus) neogeus*; Lund, 1840), reportada para los departamentos de Nariño



Figura 1. *Equus (Amerhippus)* sp. (superior), reconstrucción de ambiente cuaternario (14000 AC) en el Quindío, y *Cuvieronius hyodon* (inferior), reconstrucción de ambiente terciario del Valle de Maraveles, municipio de La Tebaida, Quindío. Recuadro con molar de *C. hyodon* del Quindío, foto de C. A. Yepes Avivi, ilustraciones de H. Mantilla-Meluk.

y Cundinamarca (**de Porta**, 1960), y *Equus (Amerhippus) andium* (**Wagner-Branco**, 1883), siendo los registros más cercanos al Quindío los correspondientes a Cundinamarca (**Correal & van der Hammen**, 1977).

Por su parte, los gonfotéridos mastodontes están representados en el material fósil de Colombia por los géneros *Stegomastodon* Pohlig, 1912 (con dos especies: *S. waringi* y *S. platensis*) y *Cuvieronius* Osborn, 1923 (**Anexo III**) con una sola especie (*C. hyodon*) (**Prado et al.**, 2001). Aunque **Correal et al.** (2005) (**Anexo III**) señalan que no se ha encontrado hasta el momento material arqueológico asociado con los registros fósiles de gonfotéridos colombianos, ello sí se ha documentado en Norte América, donde la evidencia arqueológica sugiere que la megafauna mamífera instauró fuentes de acceso a alimentos proteicos importantes en la adaptación de los primeros humanos en este hemisferio (**Broughton & Weitzel**, 2018).

Cuvieronius hyodon habitó en el territorio colombiano en el Pleistoceno Superior (**Rodríguez et al.**, 2009; **Anexo III**), siendo los datos de los registros más próximos los correspondientes al Valle del Cauca (**Figura 1b**). Hasta donde hemos podido comprobar, *C. hyodon* es el mamífero de mayor tamaño reportado en el Quindío; pudo llegar a medir entre 2,5 y 3,0 metros de alzada, con un peso de hasta 3,4 toneladas. Una fotografía del molar que soporta la presencia de la especie fue suministrada por C. A. Yepes Avivi (comunicación personal, 2023) (**Figura 1**).

Los primeros registros de *C. hyodon* en el país se atribuyen al barón Alexander von Humboldt a principios del siglo XIX, quien recolectó dientes de mastodontes en el “Campo de los Gigantes” (Sabana de Bogotá), que J. B. Cuvier (1806, 1812, 1821) describió y atribuyó (erróneamente) a su *Mastodonte a dents étroites*. También durante el siglo XIX, **Karsten** (1886) mencionó el hallazgo de “mamíferos antediluvianos” en varios sitios de la Cordillera Oriental, desde Bogotá hasta El Cocuy, y en sus tierras bajas (Cúcuta, El Plato). La especie se ha reportado (**Rodríguez et al.**, 2009; **Anexo III**) en varias localidades andinas del país, con hallazgos de restos de mastodonte en Toro, Valle del Cauca.

Los mamíferos en el contexto prehispánico del Quindío

La llamada Hoya del Quindío fue habitada principalmente por la cultura Quimbaya, de la cual existen registros arqueológicos correspondientes a dos periodos: Quimbaya tardío (600/700-1600 DC) y Quimbaya reciente (500 AC-700 DC). El material arqueológico recuperado contiene representaciones de mamíferos, particularmente en la orfebrería, considerada la más avanzada de Colombia por sus técnicas sofisticadas y gran detalle (**Gault**, 2012), y cuyas piezas han permitido una reconstrucción de la diversidad de mamíferos con los que interactuaban los Quimbaya. Se han documentado venados (*Mazama*), dantas (*Tapirus*), pecaríes (*Dicotyles pecari*), zarigüeyas (Didelphidae), armadillos (*Dasybus*) y conejos (*Sylvilagus*) (**Banco de la República**, 1955; **Legast et al.**, 1993).

Según los análisis de **Gault** (2012) sobre la representación zoomorfa de la orfebrería Quimbaya depositada en el Museo del Oro de Colombia, destacan en número las representaciones de quirópteros en figuras con alas, membranas y hoja nasal (carácter diagnóstico de la familia Phyllostomidae), que puede ser muy corta y bilobulada en algunos casos, y representaría al murciélago vampiro *Desmodus rotundus*. También existen representaciones de murciélagos sin hoja nasal y con un uropatagio extenso característico de la familia Vespertilionidae.

En los registros arqueológicos se han recuperado figuras con colmillos de felinos, similares a los del ocelote *Leopardus pardalis* (**Legast et al.**, 1993), además de primates y marsupiales (**Gault**, 2012). Gómez-Montoya (comunicación personal, 2023) adelantó estudios sobre la naturaleza taxonómica de colmillos de cánidos usados en collares de denominación Quimbaya depositados en la sala de exhibición arqueológica “Los Quindos” de la Universidad del Quindío. Según análisis morfológicos y morfométricos comparativos, los dientes corresponderían al perro doméstico (*Canis familiaris*), siendo la especie silvestre más cercana en morfología *Lycalopex culpaeus*, no registrada hasta la fecha en el Quindío.

También se ha reportado la anatomía de otros carnívoros como el perro de monte (*Potos flavus*) en el arte cerámico Quimbaya, anotándose que la coloración de la arcilla se asemeja a la de la especie. Asimismo, en las piezas de cerámica ceremonial alusivas al jaguar (*Panthera onca*), se aprecian, además de los colmillos, garras y orejas redondeadas, diseños de manchas en rosetas sobre el cuerpo (Gómez-Montoya, 2012a. **Anexo I**).

Muchas de las figuras zoomorfas representan una fusión del humano con otra entidad zoológica en hibridación, que más allá de su carácter figurativo, expresan metáforas visuales asociadas con el rol de estos organismos en la cosmogonía de los primeros habitantes de la región. Para el hombre prehispánico quindiano, la relación hombre-animal es horizontal, dándose una transferencia de atributos físicos o comportamentales, que se expresan como valores representados en figuras antropozoomorfas (Legast et al., 1993) (Figura 2).

Una porción significativa del legado arqueológico del departamento fue saqueada por la gaudería del siglo XIX en la región. La actividad de saqueo fue tan popular que a ella se debe la fundación de los principales centros poblados del Quindío: Salento (fundado en 1886) contaba con 2.000 gauderos; Filandia fue fundado en 1878 por 500 gauderos; Villa Quindío (hoy Montenegro), Calarcá (fundado en 1886) y Nueva Alejandría (hoy Quimbaya), también reconocen como fundadores a gauderos y colonos establecidos en la zona (Ortiz, 1984). La Tebaida (1919) fue fundada por los hermanos Arango Cano, reconocidos gauderos; uno de ellos, Luis Arango Cano, hizo los primeros registros sistemáticos de esta actividad (Arango-Cano, 1941. **Anexo I**). La mayoría de las piezas de oro fue fundida localmente en hornos fabricados por la comunidad de gauderos, por lo que desapareció para siempre el legado cultural (C. A. Yepes Avivi, comunicación personal,



Figura 2. Representaciones zoomorfas y antropozoomorfas en hibridación de la cultura Quimbaya, inspiradas en especies de mamíferos. **a)** Fragmento de ánfora con forma de armadillo (*Dasypus novemcinctus*); **b)** detalle de pieza en cerámica con asa en forma de primate (*Alouatta seniculus*); **c)** estatuilla ritual en forma de jaguar y asas con representación de garras y diseños de rosetas (*Panthera onca*); **d)** ánforas con forma de perrito de monte (*Potos flavus*); **e)** representación de mujer acompañando pieza de orfebrería Quimbaya de un hombre murciélago. Figuras 2 a, b, c, d, tomadas de Gómez Montoya (2012).

Información sobre la Figura 2e disponible en: <https://enciclopedia.banrepcultural.org/index.php/Quimbaya>. Ilustraciones de H. Mantilla-Meluk

2023). Uno de los más grandes hallazgos de la época, el así llamado “tesoro de los Quimbayas”, fue adquirido por la nación y luego dado como presente a la corona española a finales del siglo XIX (Frassani & Morales Cabezas, 2019).

A la luz de la escasa y confusa información documentada hasta el momento, es tarea de las nuevas generaciones de mastozoólogos el perfeccionar la documentación de la diversidad representada en el arte precolombino.

La conquista y las primeras anotaciones sobre mamíferos quindianos

El adelantado Sebastián Moyano y Cabrera (Sebastián de Belalcázar) había dado cuenta de asentamientos aborígenes de la etnia Quimbaya denominados “Quindos”, término que dio nombre al departamento, cuyos pobladores utilizaban una ruta que seguía el nacimiento de los ríos a través de la montaña o del nevado del Quindío para comunicarse con el valle del Magdalena en el flanco opuesto de la cordillera. A fin de tomar control militar de la llamada Provincia Quimbaya, el mariscal Jorge Robledo, al servicio de Belalcázar, fundó en 1540 la población de San Jorge de Cartago, hoy Pereira, que tras el asedio constante de las etnias Pijao y Chocó, fue trasladado a las tierras bajas del río La Vieja, convirtiéndose en punto estratégico comercial y militar. En este contexto, Pedro Cieza de León, quien acompañó la campaña de Robledo al suroccidente del país entre los años de 1536 y 1546, hizo anotaciones de la fauna mamífera de la cuenca del río La Vieja en territorio hoy perteneciente al departamento del Quindío. Cieza de León (2005) describe densas selvas andinas (Quindío) donde eran comunes los leones (inferimos que se refería a *Puma concolor*) y venados (inferimos que se trataba de *Mazama*); hace parte de sus crónicas la descripción de un marsupial visto en un gradual (inferimos que correspondía a *Didelphis*):

*“En ninguna parte de las indias no he visto ni oído donde haya tanta multitud de cañas como ella [Guaduales]; pero quiso Dios nuestro Señor que sobrasen aquí cañas porque los moradores no tuviesen mucho trabajo en hacer sus casas... Como los cañaverales son tan espesos, hay muchas alimañas por entre ellos, y grandes leones [inferimos, *Puma concolor*], y también hay un animal que es como una pequeña raposa, la cola larga y los pies cortos, de color parda, la cabeza tiene como zorra. Ví una vez una de éstas, la cual tenía siete hijos y estaban junto a ella, y como sintió ruido abrió una bolsa que natura le puso en la misma barriga y tomó con gran presteza a los hijos, huyendo con mucha ligereza, de una manera que yo me espanté de su presteza, siendo tan pequeña y correr con tan gran carga, y que anduviese tanto. Llaman a este animal chucha [presumiblemente *Didelphis*]”.*

De esta región, Cieza de León también mencionó la presencia de dantas [inferimos que se trata de *Tapirus pinchaque*] y saínos [presumiblemente *Dicotyles*], “los cuales son cazados por los moradores de estas comarcas”.

La alusión a las selvas densas en el territorio quindiano también se hace en las crónicas de Álvaro Mendoza, encargado por el mariscal Robledo de encontrar el paso a la cuenca del Magdalena; Mendoza fracasó en su misión debido a la “imposibilidad de cabalgar la tupida selva, teniendo que hacer el trayecto a pie, desbrozando la montaña” (Estrada, 1998. Anexo I). La llamada “muralla natural” sería finalmente vencida por Arias Maldonado, soldado al servicio de Belalcázar, creándose así el primer paso español en la Cordillera Central, desde la cuenca del río Cauca a la Villa de San Bonifacio de Ibagué en la cuenca del Magdalena. La ruta dio origen al Camino Real o Camino Nacional, que no solo fue vía de comunicación y comercio obligada para las cargas de oro que salían de las reales minas del Chocó, sino también del comercio colonial ganadero del Valle de Buga y Cartago. La ruta conectaba con Popayán vía Cali, en navegación por el Cauca, o por un camino paralelo al norte hasta el Paso de Gallo, sitio donde se cruzaba el río La Vieja para ir a Cartago bordeando el río Otún hasta El Roble; allí se cruzaba el río Quindío hasta la población de Boquía, ascendiendo hasta el río Toche y después descendiendo hasta Ibagué. Tras el traslado de Boquía para fundar Nueva Salento (posteriormente Salento), la ruta se desvió para cruzar por esta población (Acevedo-Tarazona & Martínez-Botero, 2005) (Tabla 1).

Tabla 1. Centros poblados y puntos geográficos de referencia a lo largo del Paso del Quindío, que pueden encontrarse hoy en la vía desde Cartago, Valle del Cauca, a San Bonifacio de Ibagué, Tolima. Las coordenadas y elevación de los centros poblados corresponden a la ubicación de sus plazas principales.

Ciudad	Latitud	Longitud	Elevación	Distancia
Cartago	4°,44'	74°,54'	917 m s.n.m.	0 Km.
Alcalá	4°,40'	75°,47'	1290 m s.n.m.	18 Km.
Filandia	4°,41'	75°,40'	1923 m s.n.m.	33 Km.
Salento	4°,38'	75°,34'	1895 m. s.n.m	48 km.
Boquerón del Páramo	-	-	3485 m.s.n.m.	50 km
Toche	4°,29'	75°,22'	2623 m s.n.m.	62 km
Volcán Machín	-	-	2750 m s.n.m.	69 km
Ibagué	4°,26'	75°,13'	1248 m s.n.m.	98 Km.

Documentación de mamíferos del Quindío durante la colonia española: la importancia del Camino Nacional como eje de expediciones científicas

Se cuenta con reseñas sobre la geografía del Paso de los Quindos por su carácter de ruta de gran importancia. Su altimetría fue calculada en 3.360 m s.n.m. por el sabio Francisco José de Caldas en el marco de la Expedición Botánica (1790 a 1810). En 1801, el Barón Alexander von Humboldt, en compañía de A. Bompland, atravesaron el paso y recalcularon su elevación en 3.504 m s.n.m. Según el biólogo e historiador **Díaz-Piedrahíta** (2008), la visita de Humboldt al territorio del Quindío fue determinante en la construcción de su hipótesis biogeográfica sobre la zonación altitudinal de la flora andina. Humboldt resalta en sus escritos la impresión que le causaron los guaduales, las palmas de cera y la espesura de los bosques alto-andinos del Quindío.

Para la época de la Independencia (1810 - 1841), el Paso de los Quindos o del Quindío se estableció como Camino Real. Se convirtió entonces en ruta militar y el asentamiento de Boquía (municipio de Salento), en presidio político, para finalmente evolucionar a poblado en 1864. En enero de 1865 se ratificó el nombre de Nueva Salento al pueblo trasladado desde Boquía al sitio denominado Barcinal. Hasta la primera mitad del siglo XX Salento fue la principal población del departamento. Esta ruta militar sería cubierta por naturalistas que en ese momento cumplían funciones militares, como el geógrafo Agustín Codazzi, quien cruzaría por primera vez el Paso del Quindío en 1818, desde el Chocó hasta Santa Fe de Bogotá, haciendo anotaciones sobre la geografía y la naturaleza de los que él llamó “Andes del Quindío” (Codazzi, A., 1973. **Anexo I**). También las crónicas del paso del coronel J. P. Hamilton, en 1824, relatan el avistamiento de simios rojos (*Alouatta seniculus*), tigres gallineros (*Leopardus* spp.), dantas (*T. pinchaque*), jaguares (*Panthera onca*) y tigres (probablemente refiriéndose a jaguares o pumas, *P. concolor*) (**Banco de la República**, 1955).

Para finales del siglo XVIII, el ya reconocido como Camino Real del Quindío era la principal ruta comercial de comunicación cisandina y la “Cordillera del Quindío”, como la refiere el geógrafo alemán C. Faulhaber, fuente de anotaciones del mundo natural, incluidos datos anecdóticos sobre mamíferos. Muchas de estas descripciones fueron hechas por viajeros que cruzaron la cordillera en silletas de guadua a las espaldas de “cargueros”; como lo refiere **Caicedo-Rojas** (1945 “*gracias si no nos muerde una culebra o no nos devora un tigre (Panthera onca); gracias si no nos hace tuertos una rama atravesada, y gracias últimamente si no nos riega por el suelo, como le sucedió al Libertador Simón Bolívar...*”).

El “Camino Real del Quindío” sería posteriormente instaurado como “Camino Nacional” en el gobierno del presidente Pedro Alcántara Herrán Martínez de Zaldúa (1841 – 1845), y tomaría como ruta el curso del valle del río Quindío, hasta Salento y de ahí a la divisoria de aguas y su descenso en la población de Toche, en el Tolima (**Figura 3**).

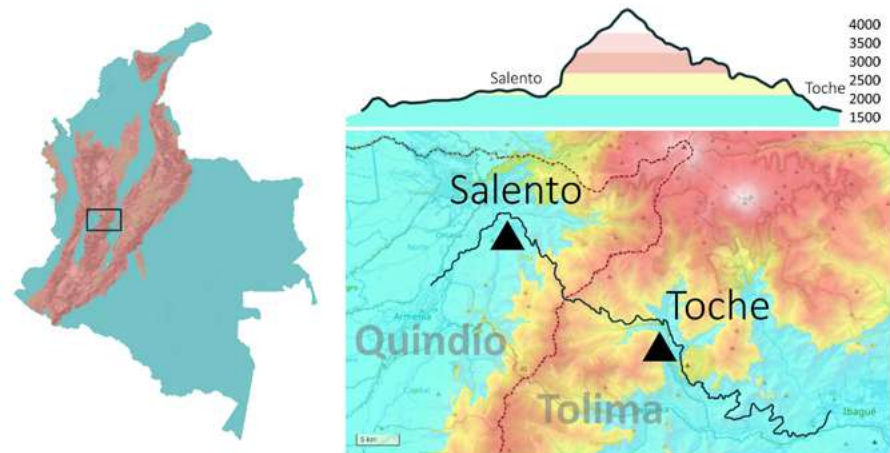


Figura 3. Ubicación del Paso de los Quindos, Paso del Quindío, Camino Real del Quindío o Camino Nacional (recuadro en negro). Formalizado bajo la presidencia de P. Alcántara-Herrán con el trazado de la ruta entre Salento, Quindío y Toche, Tolima. Se presenta la altimetría derivada de un modelo de elevación digital. En verde: tierras bajas por debajo de los 1000 m.s.n.m.; en rojo y colores cálidos: tierras por encima de los 1000 m.s.n.m. Línea punteada en rojo: límite del Quindío.

El Paso del Quindío y los primeros registros científicos de mamíferos en el departamento

Los naturalistas franceses Jean Baptist Boussingault y Justine Goudot, contratados por el primer gobierno independiente de Colombia para evaluar el territorio nacional, atravesaron el Paso del Quindío en sus expediciones (1829). Boussingault lo hizo en tres ocasiones, describió la ruta e hizo anotaciones de la elevación y la temperatura de sitios estratégicos desde Cruzgorda (Filandia) hasta el río Quindío (altitud 1.816 m s.n.m., temperatura 16 °C), en dirección al alto de Lara Ganao (altitud 2.067 m s.n.m.) y El Roble (Salento, altitud 2.114 m s.n.m., temperatura 16 °C) (**Boussingault & Roulin, 1849**).

Del trabajo de documentación adelantado por la también llamada Comisión Baussingault, sobresale el aporte de material museológico recolectado por Justin Goudot, quien trabajó en Colombia como naturalista entre 1822 y 1842 (**Palmer, 1918**).

Goudot es, según nuestra revisión, el primer naturalista que envió material científico sobre mamíferos quindianos para ser depositado en un centro museológico. Según **Hershkovitz (1949)**, ejemplares quindianos del mono nocturno andino *Aotus lemurinus*, enviados al Musée d'Histoire Naturelle de París por Goudot, habrían sido utilizados en la descripción de la especie por Étienne Geoffroy Saint Hilaire, que se basó en múltiples especímenes recolectados en diferentes localidades de los Andes de Colombia, e incluyó tanto hembras como machos en varios estados de desarrollo. El ejemplar seleccionado posteriormente como tipo de *A. lemurinus* correspondió a un individuo montado para exhibición y adquirido comercialmente, en cuya base de soporte se nombra a Fusagasugá, Cundinamarca, como localidad de proveniencia, que se acogió como localidad tipo.

Teniendo en cuenta la incertidumbre sobre la localidad tipo de *A. lemurinus*, **Hershkovitz (1949)** propone que el espécimen listado por Rode como holotipo (1938, identificado como Cat. Type Spec.) debería considerarse como un lectotipo. Resulta interesante anotar que **Hershkovitz (1949)** sugiere la posibilidad de asignar como tipo alguno de los especímenes recolectados por Goudot del Paso del Quindío, considerando que el departamento cuenta con las poblaciones de la especie mejor estudiadas (**Montilla et al., 2018**).

Referencias sobre mamíferos del Paso del Quindío aparecen también en la descripción de la danta de montaña *T. pinchaque*, primer mamífero descrito con localidad tipo en Colombia por el médico y naturalista francés **Roulin (1829)**, quien también hizo parte de la comisión científica de Boussingault y Goudot.

La descripción de la especie se sustenta en dos especímenes del páramo de Sumapaz, en cercanías de Santa Fe de Bogotá, los cuales no pudieron ser recuperados por Roulin, pues no pudo concretarse una transacción con los cazadores. Sin embargo, Roulin pudo hacer dibujos de los cráneos con una cámara lúcida. En su descripción hace referencia a ejemplares de *T. pinchaque* en el territorio del Quindío:

“Me dijeron que en el páramo de Quindío habían matado un tapir, más este solo ejemplo no era suficiente para admitir la existencia del animal en aquellas alturas, porque bien podía suceder que fuera un individuo del pie de la cordillera extraviado o perseguido por los cazadores, más cuando yo mismo atravesé la cordillera de Ibagué á Cartago (Paso del Quindío), vi, de ida y vuelta, mucho rastro de estos animales, y los cargueros me aseguraron que solían verlos siempre en los parajes más elevados.” (Baussingault & Roulin, 1849).

El paso a través de los Andes centrales sería también utilizado por el naturalista francés Edouard André (André, 1869; Chardon, 1947), quien por recomendación de Roulin y Goudot visitó el Quindío en misión de reconocimiento del gobierno francés, registrando, a su paso por la localidad de Las Cruces en cercanías de Salento, las costumbres de cacería de grandes mamíferos de los habitantes de la región. En una finca encontraron: “*Dos pieles de jaguar (Panthera onca) pegadas a la pared, alternando con pieles de osos (Tremarctos ornatus), pumas (Puma concolor) y otras bestias de estos desiertos (páramos) y testimoniando los gustos cinegéticos de Cárdenas (dueño de la finca); nosotros preguntamos (a Cárdenas) si le gustaba cazar jaguares, y él respondió: me acaban de notificar de uno (jaguar) abajo en la quebrada Los Pajaritos*”. Los naturalistas franceses participaron de la cacería del jaguar que quedó registrada en una ilustración de Edouard Riou, quien fuera el ilustrador principal de Jules Gabriel Verne (Figura 4).

Documentación de los mamíferos del Quindío en la primera mitad del Siglo XX

El principal proyecto sistemático de documentación mastozoológica en el Quindío data de 1911; se da en el marco de las expediciones biológicas realizadas a lo largo del territorio colombiano por el AMNH. Estas expediciones utilizaron las principales rutas de comercio establecidas en el país. En la porción occidental de Colombia, cubrieron desde el puerto de Buenaventura, el valle del río Cauca y su afluente el río La Vieja, hasta inmediaciones de los nevados en Salento, Quindío.



Figura 4. En el costado izquierdo, fotografía del que pudo ser el último jaguar (*Panthera onca*) cazado en el territorio del Quindío en la década de 1950. El animal fue capturado en el municipio de Filandia (1.800 m s.n.m). La foto original es en blanco y negro, modificada a color por S. A. Cuadrado Ríos y compartida por A. H. Camargo). En el costado derecho, dibujo del ilustrador Frances Édouard Riou incluido en las crónicas de É. André (Chardon, 1947) en su transcurso por el Paso del Quindío. El dibujo (originalmente en blanco y negro) muestra las pieles de dos tigres cazados por el Sr. Cárdenas en la Hacienda Las Cruces, cercanías de Salento.

La ruta incluyó los puntos estratégicos del Camino Nacional como referencia geográfica, en particular las localidades de El Roble y Salento, principal centro poblado del departamento en ese tiempo, que fue utilizado como base estratégica para la logística de la expedición. Producto de este esfuerzo, se recolectaron más de un centenar de especímenes de mamíferos en varias localidades (Allen, 1916).

Uno de los recolectores destacados de estas primeras expediciones fue Miller (1919), quien a su paso por el Quindío sumó material museológico de especies de marsupiales (*Chironectes minimus*, *Didelphis marsupialis* y *Marmosops impavidus*, endémica de Colombia y hoy reconocida como *M. caucae*), armadillos (*Dasybus novemcinctus*), perezosos (*Choloepus hoffmanni*), murciélagos (*Carollia brevicaudum*), carnívoros (*Nasua nasua* y *Nasuella olivacea*), primates (*A. lemurinus* y *A. seniculus*), y roedores, incluyendo representantes de los géneros *Microrhizomys* y *Handleyomys*, entre otros, que son preservados en instituciones museológicas de los Estados Unidos (AMNH, <https://emu-prod.amnh.org/db/emuwebamnh/Query.php?dept=Mammalogy>).

Varios de estos ejemplares se emplearon para la descripción de taxones (por ejemplo, *Choloepus andinus* J. A. Allen, 1913a y *Guerlinguetus pucheranii salentensis* J. A. Allen 1914a, con localidad tipo en “Salento”; *Guerlinguetus hoffmanni quindianus* J. A. Allen 1914b, con localidad tipo en “Río Frío”; *Rhipidomys quindianus* J. A. Allen 1913a, con localidad tipo en “El Roble”), y *Akodon tolimae* J. A. Allen 1913b, con localidad tipo en “Río Toché, Quindío Andes, Tolima, taxones que actualmente se consideran sinónimos de otras especies (Anexo III).

Posteriormente, algunas de las localidades de recolección mencionadas en el trabajo de Miller fueron visitadas por naturalistas y recolectores que aportaron ejemplares para colecciones nacionales. Es el caso de Kjell von Sneidern, quien recolectó ejemplares de mamíferos (principalmente ardillas) en 1942 en Salento y Laguneta que fueron depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (Rivas-Pava *et al.*, 2007). Asimismo, el Padre Nicéforo María, del Museo de La Salle, envió material quindiano a colecciones fuera del país (*Marmosa alstoni*, al AMNH, y *A. lemurinus*, al National Museum of Natural History del Smithsonian Institution, USNM). El material de *M. alstoni* amerita revisión taxonómica, pues este taxón aún no ha sido verificado para el rango occidental de Colombia.

Armenia, hoy capital departamental, fundada el 14 de octubre de 1889 por Jesús María Ocampo, emergió como un pequeño caserío de colonos antioqueños; se le conoció también como “Tigreros” y tuvo fama por la caza de jaguares (*Panthera onca*), abundantes en las selvas andinas de la región, de lo cual existe registro fotográfico y crónicas producidas durante las décadas de 1940 y 1950 (Corporación Autónoma Regional del Quindío- CRQ, 2001. Anexo I). Debido a la cacería comercial con trampas y cebo, tristemente, la especie se extinguió en el departamento del Quindío desde la segunda mitad del siglo XX. Álvaro H. Camargo Bonilla, docente y Miembro de la Academia de Historia del Quindío, compartió la foto de uno de los últimos tigres de la región (Figura 4). Está documentada la captura y la muerte del último tigre que fue cazado en el Quindío con una de las dos trampas utilizadas para este fin entre las veredas de Fachadas y La Cauchera, en el municipio de Filandia, a 1.800 m s.n.m., en el lugar hoy conocido como “La Trampa del Tigre”. La trampa consistía en una excavación de 3 x 3 x 3 m donde se ubicaba un cerdo vivo como cebo. Registros recientes de una huella proveniente del río La Miel, departamento de Caldas (5.714°N, -74.680°W, 167 m s.n.m.), aportados por Mendieta-Giraldo *et al.* (2021), serían indicativos de relictos de poblaciones de jaguar en la vertiente oriental de los Andes centrales de Colombia.

Mamíferos del Quindío en la segunda mitad del siglo XX

El trabajo de documentación mastozoológica en la segunda mitad del siglo XX se caracterizó por la participación de investigadores de instituciones nacionales establecidas fuera del Quindío. Entre 1965 y 1966, L. E. López recolectó ejemplares de mamíferos en varias localidades de Calarcá y Pijao. En 1968, Cornelius Marinkelle recolectó murciélagos en

los municipios de Armenia, Circasia y Filandia (**Marinkelle & Cadena, 1972**). Además de nutrir la colección de la Universidad de los Andes en Bogotá, una porción de los ejemplares fue depositada en las colecciones del American Museum of Natural History (AMNH), el Field Museum of Natural History (FMNH), el Royal Ontario Museum (ROM), la Texas Tech University (TTU) y el National Museum of Natural History de la Smithsonian Institution (USNM).

A finales del siglo XX se hicieron varias expediciones conducidas por investigadores del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia en el municipio de Pijao, con el fin principal de recolectar roedores (Pedro Sánchez-Palomino y Herly Zúñiga E., en 1991, y Robert P. Anderson en 1995). El trabajo de Sánchez-Palomino se extendió y cubrió, entre otras, las localidades boscosas del transecto La Línea – Algeciras, la Estación La Montaña y la Estación Guayaquil, según quedó consignado en los informes para la CRQ. También de la Universidad Nacional, se destaca el trabajo de grado de Morales (1993. **Anexo I**) dirigido por Alberto Cadena sobre los quirópteros del Cañón del río Quindío, el cual registró 166 ejemplares de seis especies en las familias Phyllostomidae y Vespertilionidae.

La documentación de mamíferos en el siglo XXI

Se inicia la década del 2000 con el trabajo investigativo de doctorado de Numa Valdéz, quien, como investigadora del Instituto Alexander von Humboldt (**Numa-Valdez, 2000; Numa-Valdez et al., 2000. Anexo I**), evaluó los murciélagos del departamento asociados a cafetales bajo dos modos de producción (sombrio y sol). El citado estudio constituye uno de los mayores esfuerzos de muestreo de mamíferos en el Quindío, puesto que sumó datos de 1.061 individuos de 21 especies. De este trabajo se derivaron varias publicaciones (**Numa et al., 2005**), así como una tesis de pregrado en la Universidad del Quindío (**Moná & Sanabria, 2001. Anexo I**).

En un contexto análogo, Gómez-Posada desarrolló estudios sobre poblaciones de mono aullador (*A. seniculus*) en los bosques del Quindío, como parte del trabajo de conservación de la Fundación Eco-Andina en asocio con la Wildlife Conservation Society (WCS) (**Gómez-Posada et al., 2006; Gómez-Posada y Londoño, 2007. Anexo I**) (**Gómez-Posada et al., 2009**). Estas investigaciones concluirían en el desarrollo de su tesis doctoral sobre la importancia de los guaduales en la ecología de estos primates (**Gómez-Posada, 2014. Anexo I**).

Asimismo, Saavedra incluyó en sus estudios sobre la guagua loba (*Dinomys branickii*), localidades del Quindío (**Saavedra-Rodríguez et al., 2014, 2015**). Esta información nutrió también el trabajo de **Parra et al.** (2014), considerado como el primer esfuerzo de etnozooloía a nivel departamental.

Al final de la década del 2010 se hizo uno de los primeros estudios sobre la fauna mamífera urbana en la ciudad de Armenia (**Serna & Arboleda, 2008**). Por otra parte, el profesor Pérez-Torres de la Pontificia Universidad Javeriana condujo varias expediciones biológicas y dirigió tesis orientadas a la evaluación de la diversidad de mamíferos en ambientes intervenidos con actividades productivas (**Pérez-Torres & Cortés-Delgado, 2009; Aguilar-Garavito et al., 2014**). Se destaca la investigación sobre la distribución de murciélagos en un bosque estratificado de la Reserva Natural “La Montaña del Ocaso”, en el municipio de Quimbaya, recogida en el trabajo de grado de Granobles y Pérez-Torres (2013. **Anexo I**), en el cual se documentaron 140 individuos de 15 especies.

De acuerdo con la revisión de ejemplares en repositorios museológicos, otras instituciones que han aportado a la documentación de mamíferos del Quindío en este periodo son la Universidad de Caldas, la Universidad del Valle y la Universidad de los Andes.

Gómez-Hoyos et al. (2014), con base en literatura gris e informes de consultoría, analizaron la representatividad de mamíferos amenazados en el Sistema Departamental de Áreas Protegidas (SIDAP) del Quindío e incluyeron modelos de distribución para *A. lemurinus*, *D. branickii*, *Leopardus tigrinus*, *Lontra longicaudis*, *Pudu mephistophiles*, *T. pinchaque* y *Tremarctos ornatus*. Por su parte, **Martínez-Vergara et al.** (2014) analizaron las poblaciones urbanas de *D. punctata* en la ciudad de Armenia.

La Universidad del Quindío y la documentación de los mamíferos del departamento

En Colombia la documentación mastozoológica se ha asociado principalmente a la presencia de centros universitarios con capacidad de generar y mantener colecciones científicas (Mantilla-Meluk *et al.*, 2014). La Universidad del Quindío, principal centro universitario del departamento, aprobó la creación de la sección de Biología y Química, adscrita a la Facultad de Educación, en 1964. Posteriormente, en 1968, se creó el departamento de Biología como sección académica de la Licenciatura en Biología y Educación Ambiental. En 1988 se fortaleció el núcleo de investigación incorporando el desarrollo de tesis como requisito para la graduación, contexto en el que se produjeron los primeros trabajos de grado sobre mamíferos dirigidos por docentes de la Universidad del Quindío.

En el 2003 se escindió el programa de Biología manteniendo un marcado énfasis en botánica, por lo que en este periodo el trabajo mastozoológico estuvo concentrado en el programa de Licenciatura, principalmente apoyado por el interés de los estudiantes. La **figura 5** presenta la línea de tiempo de la producción de trabajos de grado sobre mamíferos en la Universidad del Quindío desde 1990 hasta el presente. La información de los trabajos de grado se detalla en el **anexo II**.

Con el compromiso de los estudiantes también emergió el Grupo de Estudios de Mamíferos Silvestres de la Universidad del Quindío (GEMS-UQ), uno de los primeros grupos regionales de estudiantes interesados en la mastozoología en el país, el cual es dirigido por Botero-Botero y Sánchez Pachón, bajo la orientación de ser un centro coordinado por estudiantes para estudiantes.

Como profesor del actual programa de Licenciatura en Ciencias Naturales y Educación Ambiental de la Universidad del Quindío, Botero-Botero ha dirigido la investigación mastozoológica local, incluyendo los primeros estudios sistemáticos a largo plazo sobre la ecología de las poblaciones andinas de la nutria *L. longicaudis* en Colombia, adelantados durante casi una década en la cuenca alta del río Cauca y en los ríos Roble, La Vieja y Espejo (Botero *et al.*, 2010; Mayor-Victoria & Botero-Botero, 2010; Restrepo & Botero-Botero, 2012; Botero-Botero *et al.*, 2016; Pinillos *et al.*, 2018). (Botero-Botero y Torres Mejía, 2007; Arcila *et al.*, 2013)

En su trabajo, Botero-Botero también evaluó el origen y aspectos poblacionales de la especie introducida *Hydrochoerus hydrochaeris* a lo largo del río La Vieja y estudió los mamíferos acuáticos y la fauna ictiológica asociada (Botero-Botero *et al.*, 2010). En este sentido, documentó el primer caso de depredación del murciélago pescador *Noctilio*

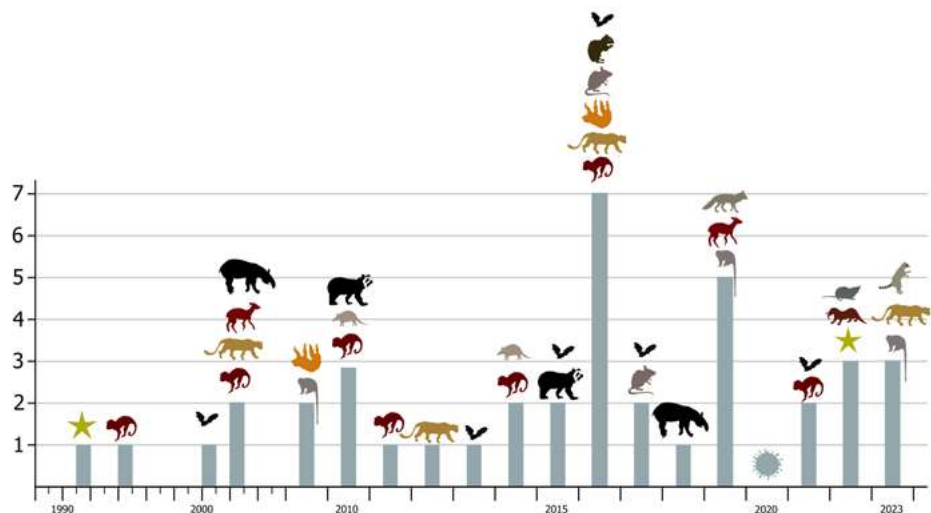


Figura 5. Línea de tiempo (1990-2021) de la producción académica de trabajos de grado sobre mamíferos del Quindío. La estrella verde representa trabajos de inventario general en mamíferos y el símbolo de virus, el cese de actividades debido a la pandemia de COVID 19.

albiventris por un bagre (*Pseudopimelodus schultzi*) en el río La Vieja (Botero-Botero *et al.*, 2015). Bajo su dirección se desarrollaron también una serie de trabajos de grado sobre ecología de primates (Clavijo-Arciniégas *et al.*, 2015) (Cárdenas *et al.*, 2009; Mejía, Álvarez, 2001; Restrepo Serna *et al.*, 2014 a,b; Quintero, 2014; Martínez-Vergara *et al.*, 2014; Clavijo, 2015. Anexos I y II), así como las primeras estrategias de conservación y apropiación social de conocimiento sobre los mamíferos del Quindío, destacándose el trabajo de Parra *et al.* (2014), en el que se documentan 27 especies de mamíferos reportadas por las comunidades locales del municipio de Génova en la porción sur del Quindío.

Al comienzo de la década del 2010, antes de su vinculación a la Universidad del Quindío como docente, A. González Naranjo publicó un libro sobre las especies focales de grandes mamíferos del departamento en asocio con la CRQ (González Naranjo, 2006. Anexo I) y después dirigió trabajos de grado desarrollados en el Quindío sobre la ecología del oso de anteojos (*T. ornatus*) (Largo Cruz, 2009; Tangarife, 2015. Anexos I y II) y la dieta del puma (*P. concolor*) (Tabares, 2016. Anexos I y II). Recientemente el investigador ha hecho estudios sobre la presencia de *T. pinchaque* en la alta montaña quindiana (González Naranjo, 2018).

Se destacan para la primera mitad de la década del 2010, las contribuciones académicas de F. Gómez Montoya, quien desarrolló los primeros trabajos ‘transdisciplinarios’ de la mastozoología quindiana. En su labor, Gómez Montoya integró las capacidades del Instituto Interdisciplinario de Ciencias y los programas de Licenciatura y Biología de la Universidad del Quindío en el estudio de la biomecánica del estrés mandibular en osos de anteojos (*T. ornatus*) (Del Moral *et al.*, 2007; Gómez-Montoya, 2012 b. Anexo I) y la conductividad térmica de refugios de armadillos (Gómez-Montoya, 2014. Anexos I y II). Además, unió las disciplinas de la antropología forense y la biología en la determinación de especies de cánidos representadas en collares precolombinos de la cultura Quimbaya, y analizó la taxonomía de mamíferos en piezas cerámicas depositadas en la Sala de Exhibición Los Quindos de la Universidad del Quindío (Gómez-Montoya, 2012a. Anexo I);

Formalización de la mastozoología en la Universidad del Quindío

En el 2013, el programa de Biología de la Universidad del Quindío abrió una convocatoria de concurso profesoral para dos plazas en el área de Zoología en respuesta al énfasis exagerado en el área de Botánica detectado por los estudiantes. En este proceso la Universidad del Quindío vinculó al profesional Hugo Mantilla-Meluk, quien en ese momento fungía como presidente de la Sociedad Colombiana de Mastozoología (SCMas), de la cual fue fundador.

Con la llegada de Mantilla-Meluk a la Universidad, se institucionalizó la impartición continuada de cursos en mastozoología y se estableció la meta de crear la Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío (CMUQ), proceso que se formalizó con la radicación ante la Vicerrectoría de Investigaciones del proyecto “Documentación de los Mamíferos del Quindío y sus ambientes” en el 2015. En el 2016 el Registro Nacional de Colecciones (RNC) del Instituto Alexander von Humboldt reconoció la Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío bajo el acrónimo CMUQ, número 234, cuyo titular es la Universidad del Quindío, NIT/CC 890000432-8, actuando como representante legal el rector Echeverry Murillo y como curador, Mantilla-Meluk.

En el 2017, M. M. González, Vicerrectora de Investigaciones de la Universidad, y Mantilla-Meluk implementaron un programa de apoyo a colecciones científicas que incluyó la contratación de un profesional de gestión de colecciones científicas, y gestionaron los recursos para el mejoramiento de la infraestructura física, incluida la instalación de compactadores, congeladores y ultracongeladores, así como la disposición de un dermestario, un área de preparación y un horno de secado. La Universidad también asignó los recursos para la contratación de un manejador(a) de la Colección que, junto al curador, tienen a cargo el desarrollo de las actividades curatoriales e investigativas. Además, como parte de la gestión administrativa se ha logrado que el programa de Biología aporte

regularmente recursos para la contratación de un auxiliar estudiantil de colecciones, encargado del mantenimiento físico de los especímenes, el cuidado de los derméstidos y la logística de las expediciones de campo.

Por último, la Universidad reconoció la CMUQ como espacio para el desarrollo de pasantías científicas de estudiantes nacionales e internacionales. Recientemente, bajo un convenio interinstitucional, se abrió la posibilidad de pasantías investigativas para estudiantes de la CMUQ en la Colección de Mamíferos del IAvH bajo la dirección del curador de esta institución Nicolás Reyes.

A la fecha, la CMUQ resguarda 1.452 especímenes, una colección de imágenes y registros de audio de especies de mamíferos. De la CMUQ se han derivado las principales dinámicas académicas, científicas y museológicas relacionadas con la documentación de las especies de mamíferos quindianos y sus ambientes. En su seno se han desarrollado 35 trabajos de grado, dos de maestría, y dos de doctorado. Los trabajos de grado han cubierto diversos aspectos de, por lo menos, seis órdenes de mamíferos: Chiroptera (12); Primates (10); Rodentia (4); Xenarthra (2); Cetacea (1); Carnivora (1), y se han adelantado acciones de conservación de representantes de los órdenes Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Primates, Marsupialia, Perissodactyla y Rodentia. Desde el 2016, como producto del trabajo de los investigadores de la CMUQ, se han publicado 45 artículos científicos en revistas indexadas. Entre el 2019 y el 2021, la CMUQ recibió 510 visitantes (Vicerrectoría de Investigación, Universidad del Quindío, 2022. **Anexo I**) y ha sido objeto de una auditoría interna para mejorar los procedimientos asociados con la disposición de material de riesgo biológico mediante medidas consignadas en un plan de mejora (2023 – I).

Más recientemente, en el 2021, se creó el Grupo de Estudio y Conservación de Carnívoros de la Universidad del Quindío (GECCUQ), bajo la coordinación del estudiante Esteban Grajales-Suaza, grupo en el que participa el director del Centro de Biodiversidad de la Universidad Pablo Andrés Sanabria, responsable de la actualización del plan de manejo de *P. concolor* en el departamento, destacándose su labor en la dirección de trabajos de grado sobre varias especies de mamíferos, entre ellas *Cerdocyon thous*, y la revisión de material quindiano del género *Cryptotis*. Por otra parte, el 28 de marzo del 2022, se creó a petición de los estudiantes el Grupo de Investigación de la Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío (GICMUQ), dirigido por el profesor Mantilla-Meluk. A manera de resumen se presenta en la **figura 6**, la cronología de hitos y actores asociados al desarrollo de la mastozoología en el departamento del Quindío.

La institucionalidad ambiental del Quindío y la conservación de los mamíferos

En su función como ente de vigilancia y control ambiental a nivel departamental, la Corporación Autónoma Regional del Quindío (CRQ) ha tenido una participación activa en la generación y puesta en marcha de estrategias de conservación de los mamíferos del departamento. Diego Duque Montoya, funcionario de la CRQ, generó la primera lista de mamíferos del Quindío con base en los compendios producidos a nivel nacional, la cual incluyó 81 especies e hizo parte de la obra de González Naranjo (2006. **Anexo I**). En el 2003 el Sistema Regional de Áreas Protegidas del Eje Cafetero (SIRAP-EC) organizó un primer taller de priorización de especies de mamíferos en cuyo marco se determinaron las cinco especies prioritarias para conservación: el mono aullador (*A. seniculus*), la danta de montaña (*T. pinchaque*), el puma (*P. concolor*), la nutria (*L. longicaudis*), y el oso de anteojos (*T. ornatus*). Este esfuerzo resultó en la formulación del primer plan de manejo, con líneas de acción para la conservación de la danta, el oso de anteojos y el puma. En el 2010, el SIRAP-EC recopiló listados de fauna (2003, 2004 y 2009) (CRQ, 2006. **Anexo I**), registros del repositorio del SIB Colombia (IAvH), y datos obtenidos por la Fundación Las Mellizas (2005); realizó, además, una segunda evaluación y propuso diez especies prioritarias para conservación: *A. lemurinus*, *Caenolestes fuliginosus*, *C. thous*, *C. minimus*, *C. hoffmanni*, *D. branickii*, *Herpailurus yagouaroundi*, *Mazama rufina*, *P. mephistophiles* y *Tamandua mexicana*. Como producto de este análisis, se desarrollan planes de manejo del mono aullador (*A. seniculus*) a nivel de la región Eje Cafetero (Valderrama y Kattan, 2006. **Anexo I**) y la guagua loba (*D. branickii*) (SIRAP-EC, 2012. **Anexo I**).

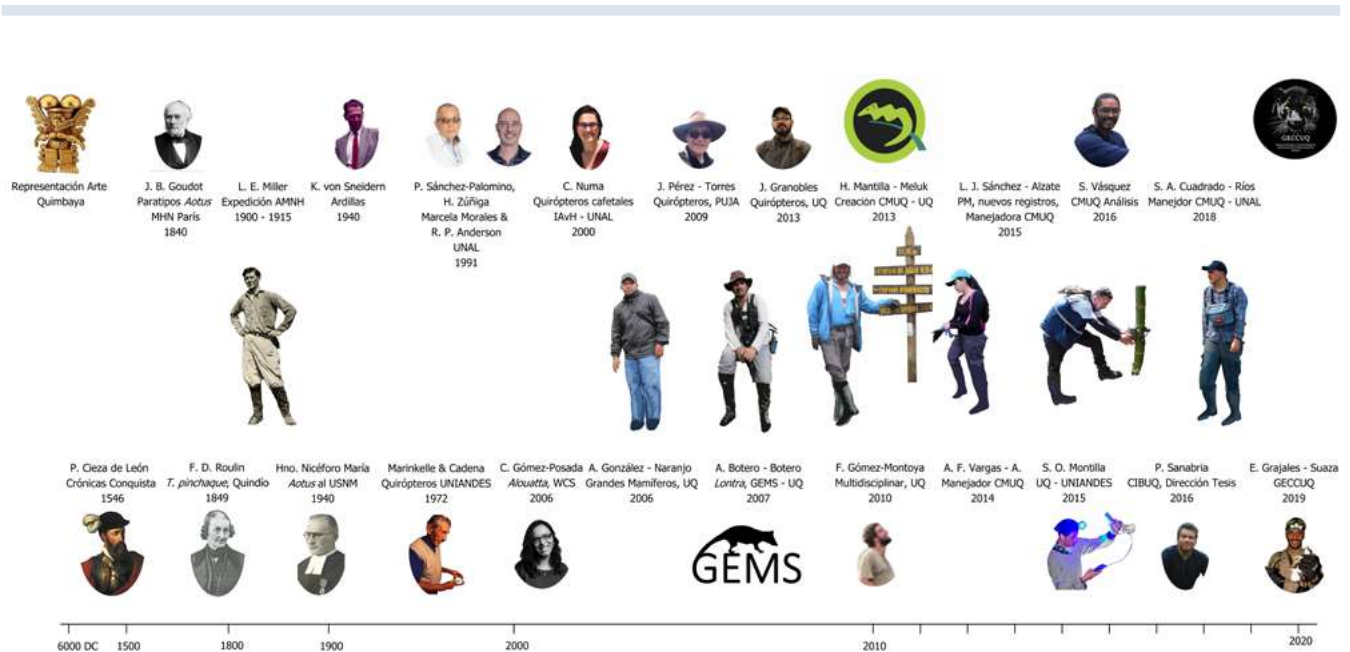


Figura 6. Cronología de actores e hitos relacionados con el desarrollo de la mastozoología en el departamento del Quindío. GEMS: Grupo de Estudio de Mamíferos Silvestres del Quindío; CMUQ: Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío; GECCUQ: Grupo de Estudio y Conservación de Carnívoros de la Universidad del Quindío

En el 2016, la CRQ destinó recursos para evaluación de la presencia y estado de conservación de especies focales de mamíferos en sus trece reservas, trabajo desarrollado por la Fundación Tibouchina bajo la supervisión científica de Mantilla-Meluk; este ha sido el proyecto más ambicioso de seguimiento de las especies de mamíferos en el departamento y resultó en la producción del libro *Tesoros Naturales Protegidos del Quindío* (Mantilla-Meluk *et al.*, 2018. **Anexo I**) y un artículo científico (Vásquez-Palacios *et al.*, 2019). La evaluación recopiló datos de la zarigüeya (*D. marsupialis*), el armadillo (*D. novemcinctus*), el oso hormiguero (*T. mexicana*), el yagouarundi (*H. yagouarundi*), el león de montaña (*P. concolor*), el ocelote (*L. pardalis*), la oncilla (*L. tigrinus*), el zorro perruno (*C. thous*), la comadreja andina (*Neogale frenata*), la tayra (*Eira barbara*), el coatí (*N. olivacea*), el cusumbo (*N. nasua*), la danta de páramo (*T. pinchaque*), el venado soche (*M. rufina*), el mono nocturno andino (*A. lemurinus*), la paca de montaña (*Cuniculus taczanowskii*), el guatín, (*Dasyprocta punctata*), la guagua loba (*D. branickii*), la ardilla roja (*Syntheosciurus granatensis*) y el conejo (*Sylvilagus salentus*).

Con los insumos de esta investigación se planteó una nueva evaluación tendiente a la priorización de especies, la revisión de los planes de manejo ya formulados y la formulación de planes para grupos no cubiertos aún, la cual se dio en el marco del “Taller Planes de Manejo y Definición de Especies Focales del Quindío” desarrollado por la Fundación Frailejones y coordinado científicamente por Mantilla-Meluk. Este taller marcó un hito en la modernización de la gestión ambiental para la conservación de mamíferos en el departamento y de él se derivaron los procesos de reevaluación y reformulación de los planes de manejo para *T. pinchaque* y *M. rufina* (Mantilla-Meluk *et al.*, 2017 a, b. **Anexo I**).

La CRQ también ha desempeñado un rol fundamental en la rehabilitación y reintroducción de mamíferos a través de los Centros de Atención y Valoración de Fauna Silvestre (CAV). Para el 2020 se habían recibido 545 individuos de fauna silvestre en esta dependencia. La información contenida en los CAV es de vital importancia porque permite un monitoreo del estado de las poblaciones y el establecimiento de alertas tempranas sobre afectaciones como pesticidas y enfermedades emergentes.

La subdirección de gestión ambiental de la CRQ ha liderado la etapa más productiva en la generación de herramientas para el monitoreo y la conservación de las especies de mamíferos en el departamento. En el 2017 se estableció la Mesa Interinstitucional de Biodiversidad en el departamento, gestada por D. C. Valencia y M. Jaramillo (CRQ) y J. E. Gómez Marín y H. Mantilla-Meluk (Universidad del Quindío, UQ), iniciativa que dio curso a la reestructuración de planes y estrategias de conservación de mamíferos en el departamento y que contó también con la experiencia de A. Botero-Botero y P. A. Sanabria (UQ). En este marco se desarrollaron el Plan de manejo de *A. lemurinus* (Sánchez-Alzate *et al.*, 2022. **Anexo I**) y la Estrategia de conservación de los marsupiales del Quindío (Mantilla-Meluk *et al.*, 2022. **Anexo I**). También se concretó el Plan de manejo de pequeños felinos del Quindío (Mantilla-Meluk *et al.*, 2023. **Anexo I**). Además, se trabaja en la reformulación del plan para *P. concolor* y *T. ornatus* mientras se adelanta el proceso de formulación de los planes para *L. longicaudis* y *D. punctata* en el área urbana de Armenia, así como el plan de manejo de especies polinizadoras de mamíferos en zonas estratégicas de conservación del departamento (Sánchez-Alzate y Mantilla-Meluk, 2023. **Anexo I**).

Es importante anotar que el crecimiento de la mastozoología en el departamento ha sido posible gracias al trabajo investigativo de un número creciente de mujeres científicas y que es política de la Colección la equidad en el proceso de conocimiento. En este sentido, se destaca el trabajo de la bióloga Sánchez-Alzate, que ha aportado al crecimiento de la Colección desde su fundación (2016).

Perspectivas de la investigación mastozoológica en el Quindío

Consideramos que el campo de la mastozoología en el departamento del Quindío ha logrado consolidarse a nivel local con proyección nacional a través de procesos investigativos y de conservación de los mamíferos que son referente para otros departamentos. En el futuro se espera continuar el trabajo en las siguientes líneas investigativas.

Ampliación de la cobertura de muestreos de mamíferos en el centro y sur del departamento. El equipo de la CMUQ trabaja en la documentación museológica de la porción sur del departamento, hasta ahora poco estudiada. Como en otros departamentos del país, el conflicto armado limitó el desarrollo de actividades investigativas en campo en los municipios cordilleranos de Génova, Pijao, Buenavista, Córdoba, Calarcá y Salento, adyacentes a los departamentos del Tolima y Valle del Cauca, pues dificultaba el acceso a esta porción del territorio con fines científicos. Nuestro estudio evidencia la necesidad de incrementar el esfuerzo de documentación en estas zonas del Quindío.

Estudio de localidades de referencia tipológica. Debido a su importancia histórica, es objetivo prioritario la documentación de la mastozoofauna asociada a las rutas de exploración naturalista en el territorio del Quindío (Siglo XIX y principios del XX). En particular, se deben visitar las localidades que fueron objeto de las expediciones del American Museum of Natural History, de las que se derivó material tipo (nombres ahora sinonimizados), que debe ser reevaluado a la luz de los nuevos métodos de documentación (museogenómica).

En este sentido, es de capital importancia la asociación que la CMUQ ha establecido con la Alcaldía de Armenia en pro de la formulación de planes de manejo para ocho áreas (N=8, La Cabaña I y II, La Estrella II y II, Morro Azul, La Zulia, Pampas I y II) (Mantilla-Meluk *et al.*, 2023a-h. **Anexo I**) ubicadas en el municipio de Salento, vereda Camino Nacional, que contienen remanentes aún conservados de los ambientes cubiertos en las expediciones del AMNH a principios del Siglo XX.

Las evaluaciones adelantadas por la CMUQ incluyeron no solo censos faunísticos de mamíferos, aves, herpetos, y del componente hidrobiológico, sino una caracterización paisajística de la cobertura vegetal con métodos remotos (fotos aéreas e imágenes satelitales) y muestreos de validación *in situ* para generar insumos con el fin de establecer un monitoreo a largo plazo. A estos esfuerzos se suman los monitoreos iniciados en las áreas de conservación La Reina I y II, también ubicadas en la vereda Camino Nacional, pero administradas por la Alcaldía de La Tebaida.

Se han priorizado en la investigación aquellas especies en cuya descripción hay referencia al Paso del Quindío. En este sentido, también cobran importancia *A. lemurinus* y *T. pinchaque*. Hoy el departamento alberga tanto las poblaciones mejor estudiadas de *A. lemurinus*, como poblaciones saludables de *T. pinchaque*, que no ha vuelto a ser registrada en su localidad tipo en la Cordillera Oriental.

De la investigación realizada sobre monos nocturnos andinos (*A. lemurinus*), el Quindío acumula el 46 % de la producción científica, seguido por los departamentos de Cundinamarca (16 %), Caldas (12 %) y Risaralda (10 %). Asimismo, la especie está priorizada como objeto de conservación, siendo el Quindío el único departamento de Colombia que cuenta con un plan de manejo para este primate (Sánchez-Alzate *et al.*, 2022. **Anexo I**). Por otra parte, *T. pinchaque* también ha sido priorizada como especie focal en el Quindío, donde cuenta con un plan de manejo (Mantilla-Meluk *et al.*, 2017. **Anexo I**). Con estos insumos es prioritario dar curso al desarrollo de las líneas de acción para estos dos taxones.

Aumento de las herramientas de conservación. Se trabaja en la ampliación de la cobertura taxonómica en la formulación de planes de manejo de especies de mamíferos. Paralelamente, se adelantan esfuerzos en la implementación de las líneas de acción propuestas en los planes ya formulados. Se destaca en este campo el monitoreo de zonas de vida adelantado por la CRQ en asocio con la Universidad del Quindío.

Vigilancia ambiental y de los mamíferos en la era de “Una Salud, Un Planeta, Una Conservación”. La vigilancia ambiental de los mamíferos prioriza las zoonosis y las enfermedades emergentes, la respuesta poblacional a los agroquímicos y contaminantes y los cambios en los patrones naturales de los mamíferos asociados con el cambio climático. En la actualidad se adelanta el monitoreo del efecto del cambio climático en la incidencia de virus en poblaciones de murciélagos a lo largo del gradiente de elevación de los Andes quindianos, como parte de la investigación doctoral de Astorquiza Onofre, cofinanciada con recursos de Minciencias en su programa de becas doctorales del Bicentenario. Este proyecto fue formulado en el 2018, antes de la pandemia de COVID 19, y está dirigido por los docentes L. Padilla y H. Mantilla-Meluk. Asimismo, desde la CMUQ se lidera la Mesa de Trabajo en Zoonosis y Cambio Climático establecida en el Congreso Colombiano de Zoología en el 2023, cuyo coordinador es Mantilla-Meluk.

La Universidad del Quindío, especialmente los programas de Biología, Licenciatura en Ciencias Naturales y Educación Ambiental, Biología y Ciencias Biomédicas, así como la CMUQ, han adelantado evaluaciones de escenarios zoonóticos para primates (parásitos intestinales) (Cárdenas *et al.*, 2009. **Anexo I**) y felinos (parásitos intestinales, Mafla, 2012. **Anexo I**; toxoplasmosis, Tabares, 2016; quirópteros, toxoplasmosis, Zamora-Vélez *et al.*, 2020; helmintos, Rodríguez Vanegas y Ocampo Gallego, 2022. **Anexo I**). En el 2006 se evaluó la carga parasitaria de 41 individuos de diez especies de mamíferos silvestres recibidos en el Centro de Atención y Valoración (CAV) de la CRQ: *D. marsupialis*, *D. novemcinctus*, *Choloepus didactylus*, *C. hoffmanni*, *Tamandua tetradactyla*, *C. thous*, *N. nasua*, *M. rufina*, *Odocoileus virginianus* y *D. branickii* (Torres-Mejía & de la Fuente, 2006). En el 2019 se estableció en el Quindío la Plataforma Informática de Servicios Climáticos Implementados en Salud, que monitorea el rol de los mamíferos como reservorios y vectores de zoonosis, herramienta que se espera seguir perfeccionando.

Se proyecta monitorear el efecto de los agroquímicos en las poblaciones de mamíferos, así como de la bioacumulación de mercurio y microplásticos, particularmente en especies acuáticas. En este sentido es importante continuar con el Programa de Conservación de la Nutria Neotropical en la cuenca del río La Vieja, en el cual se integran aspectos de la biología de la especie con procesos de apropiación de conocimiento a partir de la iniciativa “Lontrina longicaudis va a la escuela”.

Como parte del Plan Integral de Gestión de Cambio Climático para el departamento del Quindío (PIGCC), la CMUQ adelanta el monitoreo de los efectos del cambio climático sobre los patrones de distribución de mamíferos a lo largo del gradiente de elevación

y evalúa escenarios predictivos de migración altitudinal de los cinturones térmicos. Este proceso cuenta ya con infraestructura instalada de monitoreos pasivos con grabadoras de sonido y ultrasonido a lo largo de cinco transectos en el gradiente de elevación del departamento.

Incrementar los procesos de apropiación de conocimiento. La meta es continuar con el fortalecimiento de los procesos de apropiación de conocimiento sobre los mamíferos en las zonas urbanas y periurbanas del departamento a través del programa Biodiversidades de la CRQ, evaluando el efecto del crecimiento de los centros poblados, la construcción y desarrollo de infraestructura eléctrica y vial sobre las poblaciones de mamíferos, y continuar con la evaluación del efecto del avance de la frontera agropecuaria extensiva y el creciente turismo de naturaleza en la región en la diversidad y la biología de los mamíferos. Este proyecto, además, contempla las acciones adelantadas por el proyecto Ecociudad del Centro de Investigación en Biodiversidad de la Universidad del Quindío (CIBUQ) de evaluaciones rápidas de los mamíferos de Armenia.

Gestión de la conservación de mamíferos. Con el desarrollo de la Mesa Inter-institucional de Biodiversidad se ha perfeccionado un escenario natural para la gestión en conservación y un espacio de pedagogías cruzadas entre instituciones tomadoras de decisiones ambientales en el Quindío. Se trabaja en el establecimiento de un sistema integrado de gestión de la diversidad a nivel departamental, en el cual aparecen como actores claves la CMUQ, los grupos de investigación de la Universidad del Quindío, la Subdirección de Gestión Ambiental de la CRQ y el Sistema Departamental de Áreas Protegidas (SIDAP).

Información suplementaria

Ver información suplementaria en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1776/3394>

Contribución de los autores

HMM: Concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura, SVP: Concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura; AFVA: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura; JSOM: documentación, análisis y escritura; ABB: documentación, análisis y escritura; LJSa: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura; JMG: documentación, análisis y escritura; HERCh: documentación, análisis y escritura; AG: documentación, análisis y escritura; FMG: documentación, análisis y escritura; AZ: documentación; FGM: documentación, análisis y escritura; SAC: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura.

Conflicto de intereses

Los autores expresamos que no tenemos conflicto de intereses.

Referencias

- Acevedo-Tarazona, A. & Martínez-Botero S.** (2005). *El camino del Quindío en el centro-occidente de Colombia. La ruta, la retórica del paisaje y los proyectos de poblamiento*. Estudios Humanísticos, Historia, Universidad Tecnológica de Pereira.
- Aguilar-Garavito, M., Rengifo, L. M., Pérez-Torres J.** (2014). Seed dispersal by bats across four successional stages of a Subandean landscape. *Biota Colombiana*, 15, 87-101.
- Allen, J.A.** (1916). List of mammals collected in Colombia by the American Museum of Natural History expeditions, 1910-1915. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 35, 191-238.
- André, É.** (1869). *L'Amérique Équinoxiale (Colombie-Equateur-Perou)*. Paris, Librairie Hachette.
- Banco de la República.** (1955). *Viajes por el interior de las provincias de Colombia por el coronel J.P. Hamilton, reciente jefe comisario de su majestad británica ante la República de Colombia en dos tomos*. Tomo 1. Londres, Reino Unido: Banco de la República.

- Bausingault, J., Roulin, F.D.** (1849). *Viajes científicos a los Andes ecuatoriales o colección de memorias sobre Física, Química e Historia Natural de la Nueva Granada, Ecuador y Venezuela*. Acosta, J. (Trad.) y precedidas de algunas nociones de Geología por el mismo. Librería Castellana Lesserre.
- Botero-Botero, A., Sánchez-Pachón, J.A., Cárdenas-Saldarriaga, G.A., Cardona-Claros, C.N.** (2010). Registro y distribución de una población introducida de chigüiros *Hydrochoerus hydrochaeris* en el departamento del Quindío. *Revista de Investigaciones Universidad del Quindío*, 21, 29- 35.
- Botero-Botero, A., Pérez-Torres, J., Arcila-Marulanda, J. A., Sánchez-Pachón, J. A.** (2015). Depredación de *Noctilio albiventris* (Chiroptera: Noctilionidae) por *Pseudopimelodus schultzi* (Siluriformes: Pseudopimelodidae) en la cuenca del río La Vieja, Colombia. *Therya*, 6(3), 643-646.
- Botero-Botero, Á. Viana, B., Mejía, M.C., Utrera, A.M.T., Kattan, G.** (2016). Extensión de presencia y área de ocupación de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) en la cuenca del río La Vieja, Alto Cauca, Colombia. *Boletín Científico, Centro de Museos*, 20(1),101-115.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Hilton-Taylor C.** (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16(4), 909-923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Broughton, J. M., Weitzel, E. M.** (2018). Population reconstructions for humans and megafauna suggest mixed causes for North American Pleistocene extinctions. *Nature Communications*, 9, 5441. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07897-1>
- Caicedo-Rojas, J.** (1945). *Apuntes de Ranchería y otros escritos escogidos*, Editorial Bedout.
- Chardon, C.E.** (1947). Édouard André (1840-1911), Jardinero-Naturalista y sus viajes por Colombia Y El Ecuador. *Caldasia*, 4(19), 283-292. <http://www.jstor.org/stable/23640954>
- Cieza de León, P.** (2005). *Crónica del Perú* (1553 primera edición). El señorío de los Incas. Biblioteca Ayacucho, n° 226.
- Clavijo Arciniegas, P. A., Botero-Botero A., Mantilla-Meluk, H.** (2015). Relación hombre-murciélago en el norte de la ciudad de Armenia, Quindío, Colombia. En: R. Monroy, A. García-Flores, J. M. Pino Moreno, E. Costa Neto. *Saberes etnozoológicos latinoamericanos* (pp. 93-110). Feira de Santana, Brasil: UEFS Editora. ISBN: 978-85-7395-258-2.
- Correal, G., Van der Hammen, T.** (1977). *Investigaciones arqueológicas en los abrigos rocosos del Tequendama: Premios de Arqueología*. Vol. I. Biblioteca Banco Popular.
- de Porta, J.** (1960). Los équidos fósiles de la Sabana de Bogotá. *Boletín de Geología Universidad Industrial de Santander*, 4, 51-78.
- Díaz-Piedrahíta, S.** (2008). *La visita de Humboldt a Colombia y su paso por los Andes del Quindío. Grandes temas de nuestro tiempo*. Universidad de Caldas.
- Frassani, A., Morales-Cabezas, I.** (2019). Hacia una historia del arte prehispánico de Colombia: una aproximación bibliográfica. *Revista de historia, teoría y crítica de arte*, 5(2019), 213-240. <https://doi.org/10.25025/hart05.2019.11>
- Gault, E.** (2012). El hombre y el animal en la Colombia prehispánica. Estudio de una relación en la orfebrería. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino*, 17, 11-30. <https://scielo.conicyt.cl/pdf/bmchap/v17n1/art02.pdf>
- Gómez-Hoyos, D.A, Ríos-Franco, C.A., Marín-Gómez, O.H., Gonzáles-Maya, J.F.** (2014). Representatividad de mamíferos amenazados en el sistema departamental de áreas protegidas (SIDAP) del Quindío, Colombia. *Mammalogy Notes*, 1, 35-41.
- Gómez-Posada, C., Álvarez, Z., Chavarriaga-Giraldo, P.** (2009). Densidad y estatus poblacional de monos aulladores rojos en un guadual, fragmento aislado, La Tebaida, Quindío, Colombia. *Universitas Scientiarum*, 14(1), 815.
- González-Naranjo, J.A.** (2018). Registro de tapir de montaña *Tapirus pinchaque* (Mammalia: Perissodactyla) en la Reserva Natural Estrella de Agua, sector nororiental del departamento del Quindío, Colombia. *Mammalogy notes*, 5(1), 9-11.
- Hershkovitz, P.** (1949). Mammals of northern Colombia: Preliminary report No. 4: Monkeys (Primates), with taxonomic revisions of some forms. *Proceedings of the United States National Museum*, 98(3232), 323-427.
- Karsten, H.** (1886). “Géoloige del’ ancienne Colombie Bolivarienne, Vénézuéla, Nouvelle-Grenade et Ecuador”. Friedlander et Sohn, Berlín.
- Laurito, C. A., Valerio, A. L.** (2012). Paleobiogeografía del arribo de mamíferos suramericanos al sur de América Central previo al Gran Intercambio Biótico Americano: un vistazo al GABI en América Central. *Revista Geológica de América Central*, 46, 123-144.

- Legast, A.** (1993). *La fauna en el material precolombino Calima. Bogotá, Colombia*. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales, Banco de la República.
- Mantilla-Meluk, H., A., Cadena-García, A. M., Jiménez-Ortega.** (2014). Historia de la Mastozoología en Colombia: Pasado, presente y perspectivas. En J. Ortega, J. L. Martínez y D. G. Tirira (Eds.), *Historia de la mastozoología en Latinoamérica, las Guayanas y el Caribe*. Editorial Murciélago Blanco y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología.
- Mantilla-Meluk, H., Vásquez-Palacios, S., Vargas-Arboleda, A. F., Sánchez Alzate, L. J., Montilla, S. O., Botero-Botero, A. Ramírez-Chaves, H. E., Muñoz-Garay, J., González-Naranjo, A., Mosquera-Guerra, F., Zamora-Vélez, A., Gómez-Montoya, F., Cuadrado-Ríos, S.** (2023). Los mamíferos del Quindío, Colombia. II. Patrones de diversidad y lista anotada de especies. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 47 (184), 541-555. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.1777>
- Marinkelle, C. J., Cadena, A.** (1972). Notes on bats new to the fauna of Colombia. *Mammalia*, 36, 49-58.
- Martínez-Vergara, J., Montilla, S. O., Clavijo-Arciniegas, P. A., Chica, C. A., Botero-Zuluaga, M., Botero-Botero, Á.** (2014). *Dasyprocta punctata* como especie emblemática de las zonas urbanas de Armenia, Quindío: Un caso de suplementación alimenticia. *Mammalogy Notes*, 4 (1):22-24. <https://doi.org/10.47603/manovol4n1.22-24>
- Mayor-Victoria, R., Botero-Botero, A.** (2010). Dieta de la nutria neotropical *Lontra longicaudis* (Carnívora, Mustelidae) en el río Roble, Alto Cauca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 15, 237-244.
- Mendieta-Giraldo, L., S. Escobar-Lasso, E. Grajales-Suaza, J. F. González-Maya.** (2021). Not all gone: the rediscovery of Jaguar (Carnívora: Felidae: *Panthera onca*) and records of threatened monkeys (Primates: Mammalia) in the Magdalena River Valley of Caldas Department in Colombia, a call for their conservation. *Journal of Threatened Taxa*, 13(3), 17865-17874.
- Miller, L.E.** (1919). *In the wilds of South America: six years of exploration in Colombia, Venezuela, British Guiana, Peru, Bolivia, Argentina, Paraguay, and Brazil*. American Museum of Natural History. Charles Scribner's Sons.
- Montilla, S. O., Cepeda-Duque, J.C., Bustamante-Manrique, S.** (2018). Distribución del mono nocturno andino *Aotus lemurinus* en el departamento del Quindío, Colombia. *Mammalogy Notes*, 4(2), 6-10.
- Numa, C., Verdú, J.R., Sánchez-Palomino, P.** (2005). Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation*, 122, 151-158.
- Ortiz, C.** (1984). Fundadores y negociantes en la colonización del Quindío. *Revista Lecturas de Economía*, 1,106-137.
- Palmer, T.S.** (1918). Goudot's Explorations in Colombia, *The Auk*, 35(2), 240-241. <https://doi.org/10.2307/4072880>
- Parra, C.J.W., Botero-Botero A., Saavedra, C.A.** (2014). Percepción y uso de mamíferos silvestres por comunidades campesinas andinas de Génova, Quindío, Colombia. *Boletín Científico Museo Historia Natural Universidad de Caldas*, 18, 78-93.
- Pérez-Torres, J., Cortés-Delgado, N.** (2009). Murciélagos de la Reserva Natural La Montaña del Ocaso (Quindío, Colombia). *Chiroptera Neotropical*, 15, 67-74.
- Pinillos, L., Pérez-Torres, J., Botero-Botero, A.** (2018). Diet of *Lontra longicaudis* in Espejo River, Quindío, Colombia. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, 35(4), 222-229.
- Prado, M.T., Alberdi, B., Azanza, B., Sánchez, B., Frassinetti, D.** (2001). The Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from South America: diversity, habitats and feeding ecology. *The World of Elephants - International Congress, Rome 2001*, 337-340.
- Ramírez-Chaves, H. E., Suárez-Castro, A. F., Morales-Martínez, D. M., Rodríguez-Posada, M. E., Zurc, D., Concha-Osbahr, D. C., Trujillo, A., Noguera-Urbano, E. A., Pantoja-Peña, G. E., González-Maya, J. F., Pérez-Torres, J., Mantilla-Meluk, H., López-Castañeda, C., Velásquez-Valencia, A., Zárrate-Charry, D.** (2021). Mamíferos de Colombia. Version 1.12. *Sociedad Colombiana de Mastozoología*. <https://doi.org/10.15472/k11whs>
- Restrepo C. A., Botero-Botero, Á.** (2012). Ecología trófica de la nutria neotropical *Lontra longicaudis* (Carnívora, Mustelidae) en el río La Vieja, Alto Cauca, Colombia. *Boletín Científico Centro De Museos Museo De Historia Natural*, 16(1), 207-214.
- Rivas-Pava, P., Ramírez-Chaves, H.E., Álvarez, Z., Niño-Valencia, B.L.** (2007). *Catálogo de los mamíferos presentes en las colecciones de referencia y exhibición del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca*. Taller Editorial Universidad del Cauca.

- Roulin, F.D.** (1829). Mémoire pour servir à l'histoire du tapir; et description d'une espèce nouvelle appartenant aux hautes régions de la Cordillère des Andes. Extrait des *Mémoires des Savans étrangers*. Tome 6. Imprimerie de Bachelier.
- Saavedra-Rodríguez, C.A., Corrales-Escobar, J. D., Giraldo-López, A.** (2014). Confirmación de la presencia y nuevos registros del pacarana (Rodentia: Dinomyidae: *Dinomys branickii*) en Colombia. *Mastozoología neotropical*, 21, 151-156.
- Saavedra-Rodríguez, C. A., Corrales-Escobar, J. D., Giraldo-López, A.** (2015). Confirmación de la presencia y nuevos registros de la pacarana (Rodentia: Dinomyidae: *Dinomys branickii*) en Colombia. *Mastozoología Neotropical* 21 (1), 151-156.
- Serna, L.C., Arboleda, A.A.** (2008). Complejidad estructural del hábitat con relación a la diversidad y abundancia de mamíferos silvestres en los corredores biológicos del área urbana de Armenia Quindío, Colombia. *Revista de Investigaciones, Universidad La Gran Colombia*, 10, 1-10.
- Torres-Mejía, A. M., de la Fuente, J.** (2006). Risks associated with ectoparasites of wild mammals in the department of Quindío, Colombia. *The International Journal of Applied Research in Veterinary Medicine*, 4(3), 187-192.
- Vásquez-Palacios, S., Chica-Galvis, C. A., Mantilla-Meluk, H., Díaz-Giraldo, V., Botero-Zuluaga, M., Montilla, S.** (2019). Mammals in conservation areas of the Corporación Autónoma Regional del Quindío, Colombia. *Biota colombiana*, 20(2), 93-104.

Artículo original

Los mamíferos del Quindío, Colombia. II. Patrones de diversidad y lista anotada de especies

Mammals of the Department of Quindío, Colombia. II. Diversity patterns and annotated checklist

● Hugo Mantilla-Meluk¹, ● Sebastián Vásquez-Palacios¹, ● Andrés F. Vargas-Arboleda¹,
● Leidy Johanna Sánchez-Alzate¹, ● Sebastián O. Montilla^{1,2}, ● Álvaro Botero-Botero³,
● Héctor Ramírez-Chaves⁴, ● Javier Muñoz-Garay¹, Aníbal González-Naranjo¹,
● Federico Mosquera-Guerra^{5,6}, Alejandro Zamora-Vélez^{1,7}, Sebastián Cuadrado-Ríos^{1,8}

¹ Colección de Mamíferos, Centro de Estudios de Alta Montaña, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

² Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

³ Grupo de Investigaciones Biodiversidad y Educación Ambiental (BIOEDUQ), Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

⁴ Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Caldas; Centro de Museos, Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

⁵ Laboratorio de Ecología Funcional, Pontificia Universidad Javeriana, Sede Bogotá, Colombia

⁶ Fundación Omacha, Bogotá, Colombia

⁷ Grupo GEPAMOL, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

⁸ Grupo de Biodiversidad y Conservación Genética, Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Citación: Mantilla-Meluk H, Vásquez-Palacios S, Vargas-Arboleda AF, *et al.* Los mamíferos del Quindío (Colombia) II. Patrones de diversidad y lista anotada de especies. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)541-555, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.1777>

Editor: Martha Patricia Ramírez Pinilla

***Correspondencia:**

Hugo Mantilla-Meluk;
ceam@uniquindio.edu.co

Recibido: 25 de septiembre de 2022

Aceptado: 20 de abril de 2023

Publicado en línea: 29 de agosto de 2023

Resumen

El departamento del Quindío ocupa menos del 1 % del territorio continental de Colombia. Está ubicado en el corazón de los Andes centrales, uno de los puntos calientes de biodiversidad del planeta, y su territorio hace parte, además, del “Paisaje Cultural Cafetero”, declarado como patrimonio de la humanidad por la UNESCO. A pesar de ser considerado un departamento con gran diversidad de mamíferos, son pocos los esfuerzos compilatorios de la información sobre la mastofauna del Quindío. En este trabajo se analizan, i) la cobertura geográfica del muestreo de mamíferos en el territorio quindiano; ii) los patrones espaciales de diversidad alfa, beta y filogenética de este grupo, y iii) el estatus de conservación de las especies de mamíferos del departamento. Producto de nuestra revisión se presenta una lista de 120 especies de mamíferos distribuidos en 12 órdenes, 30 familias y 75 géneros, todas respaldadas por evidencia museológica. Estas cifras ubican al Quindío como el departamento con la mayor diversidad de mamíferos por unidad de área en Colombia, y una de las divisiones administrativas de primer orden (estados, departamentos, provincias) con mayor diversidad en este grupo taxonómico a nivel global.

Palabras clave: Andes, Distribución; Diversidad; Eje Cafetero; Mastofauna; Riqueza.

Abstract

The department of Quindío accounts for less than 1% of the continental Colombian territory. It is located in the core of the Central Andes, identified as a global hot spot of biodiversity, and it is part of the Coffee Cultural Landscape declared as a human heritage by UNESCO. Despite this high diversity, the efforts to compile information on mammalian diversity in the department are still limited. Here we present the first analyses on i) the mammalian sampling effort in Quindío; ii) the alpha, beta, and phylogenetic diversity for this group of vertebrates, and iii) a revision of the conservation status of the mammal species in the Department. We include a list of 120 mammalian species distributed in 12 orders, 30 families, and 75 genera, all supported by museological scientific



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

evidence, which makes Quindío the department with the highest mammalian diversity per unit of area in Colombia and one of the most diverse first-order administrative units (states, departments, provinces) in terms of mammals at the global level.

Key words: Andes, Coffee Region; Distribution; Diversity; Mastofauna; Richness.

Introducción

Los Andes del norte en Colombia han sido reconocidos como un punto caliente (*hot-spot*) de biodiversidad y endemismo (Brooks *et al.*, 2002); también albergan al 70 % de la población colombiana, lo que ha resultado en la degradación y la pérdida de ambientes naturales en más del 60 % de su extensión (Armenteras *et al.*, 2003, 2011). Esta situación exige la generación de información verificable que oriente la planificación, el diseño y la implementación asertiva de acciones para la conservación de la mastofauna y sus hábitats.

Las listas de especies con información a nivel departamental son herramientas fundamentales para la conservación (Solari *et al.*, 2013), ya que en Colombia un volumen significativo de las decisiones ambientales se concentra en los departamentos y municipios, incluida la formulación de planes de ordenamiento territorial (Ley Orgánica de Ordenamiento, 2011, <https://pruebaw.mininterior.gov.co/>). La elaboración de listas de especies brinda también una oportunidad única para detectar vacíos de información, patrones de variación biológica y amenazas a la biodiversidad, lo que permite definir prioridades de investigación y conservación.

En el Quindío, los esfuerzos de documentación de la fauna de mamíferos aún son limitados, aunque se cuenta con compendios y registros en algunas zonas del departamento (Allen 1916; Aguilar-Garavito *et al.*, 2014; Arias-Alzate *et al.*, 2014; Gómez-Hoyos *et al.*, 2014; Palacio *et al.*, 2014; Saavedra-Rodríguez *et al.*, 2014; Botero-Botero *et al.*, 2016; Torres Trujillo & Mantilla-Meluk, 2017; Mantilla-Meluk *et al.*, 2018; Montilla *et al.*, 2018; Vásquez-Palacios *et al.*, 2019).

La primera lista de la diversidad de mamíferos en el Quindío se consolidó en el 2005 y estuvo a cargo de Diego Duque Montoya (Subdirección de Políticas Ambientales de la Corporación Autónoma Regional del Quindío). Este compendio sumó 97 especies de mamíferos, información derivada de tres estudios en los que se realizaron capturas de individuos, y cuatro estudios que referencian la presencia de mamíferos en el departamento a partir de comentarios personales, avistamientos, huellas y rastros en informes técnicos citados por González-Naranjo (2006).

La referencia bibliográfica más utilizada sobre la presencia de mamíferos en el Quindío es la lista nacional de Solari *et al.* (2013). Los autores aportan datos respaldados por evidencia sobre la presencia de 33 especies; a ello se suman 62 taxones con distribución nacional sugerida, que se asume que también están presentes en el departamento. Esto significa un total de 95 especies de mamíferos que estarían presentes en el Quindío. A pesar de los avances representados por estos estudios, consideramos que aún se requieren esfuerzos de documentación para consolidar una línea de base actualizada que respalde la investigación y la conservación de los mamíferos en el departamento.

En este estudio se presenta una lista global de especies de mamíferos del departamento del Quindío y se analizan, i) la cobertura geográfica del muestreo de mamíferos; ii) sus diversidades alfa, beta y filogenética, y iii) su estatus de conservación.

Materiales y métodos

Obtención de los datos sobre la presencia de especies de mamíferos

Las referencias incluidas en esta sección se incluyen en el **anexo I**, <https://www.raccefnyn.co/index.php/raccefnyn/article/view/1777/3364>. Los registros de las especies de mamíferos se recuperaron de cuatro fuentes: i) la revisión de especímenes testigo (*voucher*) depositados en colecciones científicas (Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío - CMUQ, Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la

Universidad de Caldas - MHN-UCa, y Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca - MHNUC); ii) los registros fotográficos del Repositorio de Imágenes de la CMUQ (RF-CMUQ), base de datos que se ha nutrido a partir de los siguientes proyectos: Estudio de especies objeto de conservación en las áreas de conservación administradas por la Corporación Autónoma Regional del Quindío (CRQ) (**Mantilla-Meluk et al.**, 2018) y Modelo de ocupación para el venado soche (*Mazama rufina*) en los Andes del Quindío (**Lizcano et al.**, 2021); iii) los registros disponibles en el repositorio de la plataforma **Global Biodiversity Information Facility - GBIF** (2018), la cual incluyó inicialmente 1.327 registros de mamíferos provenientes del departamento del Quindío. Esta base de datos contiene registros de las siguientes instituciones: Colección del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH); Asociación Primatológica Colombiana (APC); iNaturalist; Colección de Mamíferos de la Universidad de Caldas (MHNU-Ca); Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV); Colección de Mamíferos de la Universidad del Quindío (CMUQ); Colección de Mamíferos del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN); Colección de Mamíferos, Universidad ICESI (ICESI-MF); Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Pontificia Universidad Javeriana (MPUJ); Mammal Collection, American Museum of Natural History (AMNH) y National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (NMNH), y, por último, iv) los registros señalados en la literatura científica, incluidas tesis de grado realizadas en el departamento del Quindío, además de las obras citadas en el **anexo I**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1777/3364>.

Cobertura geográfica de la documentación de los mamíferos del Quindío

Con el fin de validar la ubicación geográfica de los registros de mamíferos obtenidos y de describir el patrón de esfuerzo de muestreo y las áreas con vacíos de información en el departamento, se elaboró un mapa con la ubicación espacial de las localidades de muestreo de mamíferos en el Quindío utilizando el programa ArcGIS10.4. Los registros localizados fuera del área departamental se eliminaron.

Lista de especies de mamíferos del Quindío. La lista de especies incluyó únicamente taxones con material de soporte, es decir, material museológico depositado en colecciones científicas (piel-cráneo, material genético) o registro fotográfico. Los campos de la lista incluyeron el número de catálogo, el municipio de procedencia, la distribución altitudinal y la categoría de amenaza de acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2023). En este estudio se siguió la nomenclatura del Mammal Diversity Database (2022) (<https://www.mammaldiversity.org>).

Registros notables. Se consideraron registros notables aquellos que verifican la presencia de las especies de mamíferos no reportadas previamente en el Quindío, independientemente de que su presencia sea o no esperada en el territorio departamental. También se destacan como notables los nuevos registros de especies no documentadas en museos durante más de un siglo.

En esta sección, además, se hace una anotación particular sobre la única especie sugerida como endémica para el departamento, el primate *Aotus jorgehernandezi*, conocido únicamente por el ejemplar tipo y cuyo origen y afinidades filogenéticas son inciertas.

Distribución geográfica de la riqueza de mamíferos en el Quindío

Con el fin de determinar la distribución de la riqueza de mamíferos en el departamento, se desarrollaron modelos de nicho para especies en los órdenes mejor representados. El modelamiento se efectuó mediante el algoritmo de máxima entropía del programa MaxEnt, versión 3.3.3k (**Phillips et al.**, 2006). Para aquellas especies que no contaron con el número de registros sugeridos por **Phillips et al.** (2006), se siguió el procedimiento descrito en **Mantilla-Meluk et al.** (2009), es decir, la identificación y selección de los ecosistemas de Colombia (Mapa de Ecosistemas Continentales, Costeros y Marinos de Colombia, versión 2.1 a escala 1:100.000) asociados a los registros disponibles sobre la presencia del grupo de interés. Los polígonos obtenidos se recortaron de acuerdo con los límites de elevación

sugeridos en la literatura para el taxón en consideración utilizando la extensión *Spatial Analyst* en ArcGIS. 10.4. Los archivos obtenidos se delimitaron para el área del Quindío y se transformaron de manera booleana (presencia: 1; ausencia: 0). Los modelos generados se sumaron con ayuda de la función *Spatial Analyst* en ArcGIS 10.4.

Distribución y estructura altitudinal de la comunidad de mamíferos del Quindío. Se construyó una matriz de ordenamiento de la distribución en el gradiente de elevación con base en los rangos mínimos y máximos de las especies de mamíferos en el departamento, descritos en la literatura (Solari *et al.*, 2013) o asociados con los registros en la base de búsqueda para la construcción de la lista de especies en este estudio. La matriz se utilizó para evaluar la estructura de la comunidad en el gradiente de elevación siguiendo procedimientos numéricos de Presley *et al.* (2010). Como contraste visual, se construyó un perfil de vegetación idealizado para el gradiente altitudinal del Quindío a partir de la fitosociología sugerida para el flanco occidental de la cordillera Central por Rangel *et al.* (1997).

Patrón espacial de la diversidad genética de mamíferos del Quindío. Espacialmente se exploró la diversidad filogenética a nivel municipal (12 municipios) y según la zonación ecológica del Quindío construida con base en los trabajos de Hernández-Camacho *et al.* (1992) (biogeografía), Holdridge (1967) (elevación y temperatura) y Cuatrecasas (2017), en la que se reconocen las zonas de valle del río La Vieja: tierras bajas del noroccidente del departamento entre los 800 y los 1800 m; la andina: entre los 1.800 y los 2.500 m de pendiente inferior a los 25°, y la alto andina, con una altitud superior a los 2.500 m s.n.m. y pendiente superior a 25°, que incluye los ambientes de bosques de niebla y páramo.

Diversidad filogenética. La diversidad filogenética de cada municipio y zona se calculó mediante la suma del largo de las ramas de las especies presentes en cada partición geográfica, dada una filogenia bayesiana generada a partir de la variación en los marcadores mitocondriales *COI* y *Cyt b* en MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012), siguiendo la metodología en Vargas-Arboleda *et al.* (2020), e insertando manualmente las especies sin datos genéticos disponibles con la librería *phytools* en R (Revell, 2012).

Distinción evolutiva. La distinción evolutiva comunitaria se evaluó según los procedimientos descritos en Sun *et al.* (2020) calculando el puntaje promedio de la distinción evolutiva (ED) de todas las especies en las divisiones geográficas analizadas (municipios y zonas). Los valores de ED de cada especie se obtuvieron a partir de la lista EDGE (<https://www.edgeofexistence.org/edge-lists/>), versión 2020, del programa EDGE of Existence, y representan la diversidad filogenética o evolutiva única de cada especie. Los datos de ED se utilizaron paralelamente para identificar las especies del departamento con los mayores valores de distinción evolutiva, o sea, las de mayor carga evolutiva única, y para explorar los valores de variación evolutiva de cada zona graficando la distribución de los valores de ED y su densidad de probabilidad. Dado que la lista EDGE utiliza los valores de ED y las categorías de amenaza de cada especie para generar una lista global de especies evolutivamente únicas y amenazadas, se reportan aquí las especies presentes en el departamento e incluidas en la lista EDGE, versión 2020.

Diversidad beta. Los patrones de estructuración espacial de la biodiversidad beta se evaluaron mediante el cálculo de matrices de correlación y análisis de agrupamiento, utilizando como conformaciones geográficas los municipios del departamento y la propuesta de zonación. La diversidad beta también se calculó considerando la diversidad filogenética para las particiones espaciales. Los análisis se hicieron usando la librería *vegan* (Oksanen *et al.*, 2007) y *picante* (Kembel *et al.*, 2010) en R (R Core Team, 2016, <http://www.R-project.org>). En los análisis de diversidad solo se utilizaron registros de especies soportados museológicamente.

Resultados

Cobertura geográfica de la documentación de los mamíferos del Quindío

La **figura 1** presenta la distribución de las localidades de muestreo en el departamento del Quindío.

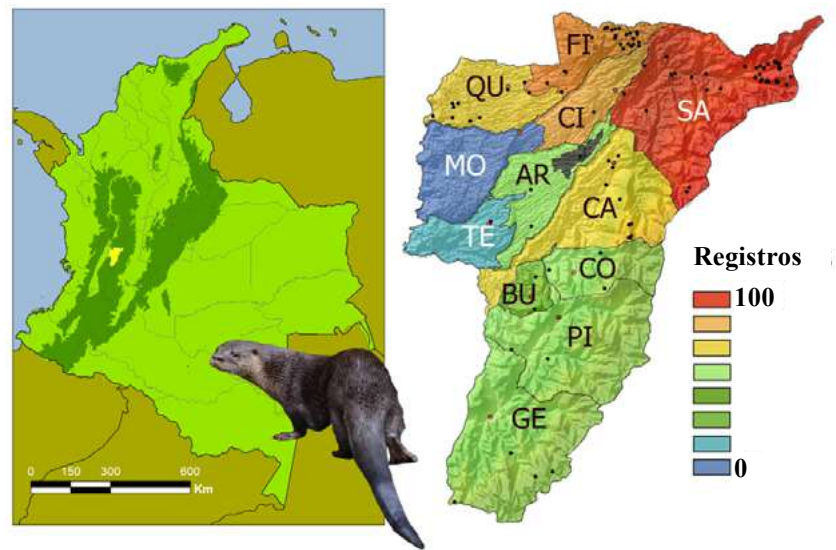


Figura 1. Izquierda: mapa de Colombia y ubicación del departamento del Quindío (en amarillo). Derecha: cobertura del esfuerzo de muestreo de mamíferos en el Quindío por municipio. Ar: Armenia; BU: Buenavista; Ca: Calarcá; CI: Circasia; CO: Córdoba; FI: Filandia; GE: Génova; MO: Montenegro; PI: Pijao; QU: Quimbaya; SA: Salento; TE: La Tebaida

Lista de especies

Se reporta una lista de 120 especies de mamíferos pertenecientes a 12 órdenes, 30 familias y 75 géneros (**Anexo II**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>). Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN 2023), de las 120 especies reportadas en el departamento, una (*Tapirus pinchaque*) se encuentra “En peligro” (EN); el 4,46 % se encuentra reportado como “Vulnerable” (VU); el 2,67 % como “Casi amenazado” (NT); el 81,25 % en la categoría de “Preocupación menor” (LC); el 4,46 % en “Datos insuficientes” (DD), y el 6,25 % aún no se ha evaluado (**Anexo II**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>).

Registros notables

Se listan por primera vez en el Quindío, el marsupial *Monodelphis adusta*; el murciélago *Lasiurus blossevillii* y los roedores *Melanomys caliginosus*, *Neacomys tenuipes*, *Thomasomys baeops* y *Transandinomys talamancae*, así como los carnívoros *Procyon cancrivorous* y *Leopardus wiedii*. Después de 105 años, se documenta la presencia del marsupial *Marmosa phaeus* (comentario en **anexo II**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>) y el roedor *Microrzomys minutus* y los segundos eventos de recolección de los ratones *Chilomys instans*, *Handleyomys alfaroi* y *Rhipidomys latimanus*, así como la segunda observación del “torito del bambú”, *Olallamys albicaudus*, en el municipio de Génova, después de 63 años de su primer reporte en el municipio de Salento (**Anexo II**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>).

Como se mencionó en Materiales y métodos, una sola especie, el mono nocturno *Aotus jorgehernandezii*, aparece en nuestro análisis como endémica.

Distribución geográfica de la riqueza de mamíferos en el Quindío

En la **figura 2** se presentan los modelos de distribución de riqueza para los órdenes Chiroptera, Rodentia, y Carnivora, al igual que el modelo de riqueza acumulada por estos tres grupos en el territorio quindiano; estos órdenes son los mejor representados en número de especies a nivel departamental (Chiroptera: 55 spp.; Rodentia: 28 spp.; Carnivora: 14 spp.; Didelphimorphia: 8 spp.), lo que suma 105 de las 120 especies en nuestro estudio, y representa el 87,5 % de la diversidad total de mamíferos en el departamento.

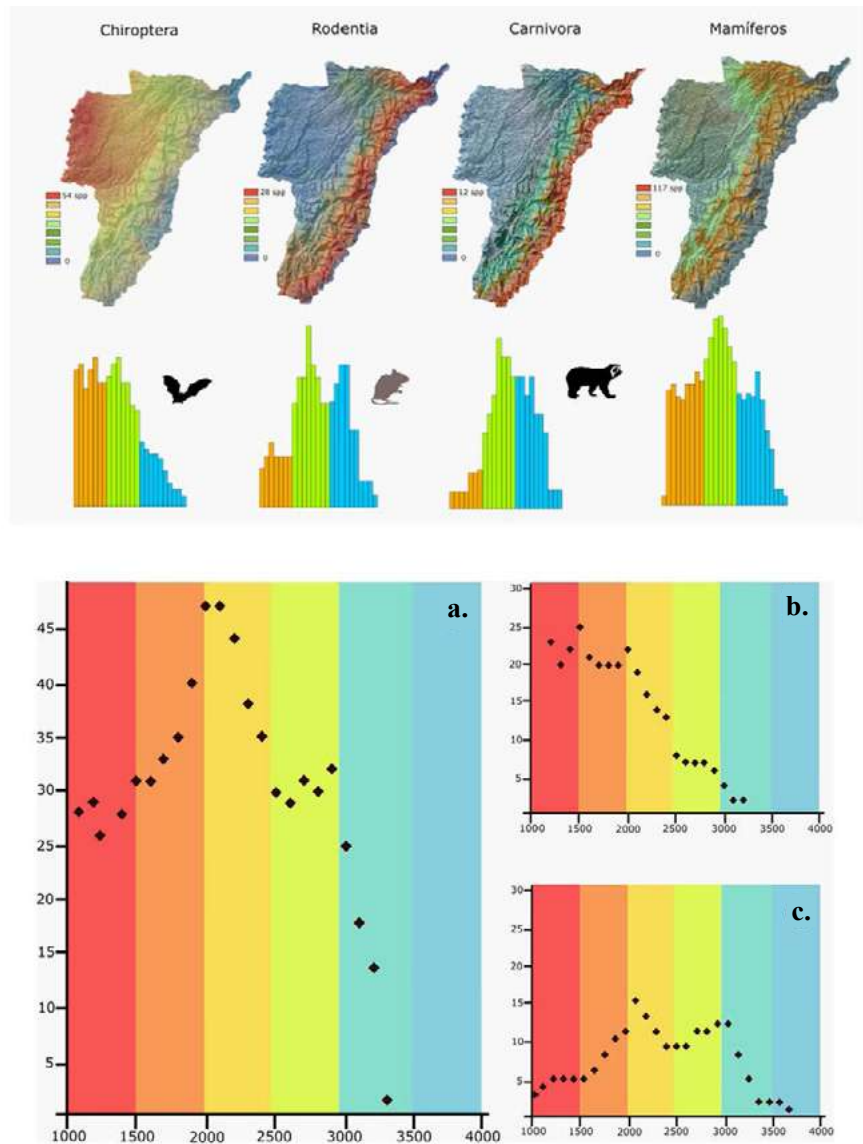


Figura 2. En la fila superior, de izquierda a derecha, distribución de la diversidad alfa (riqueza) de los órdenes Chiroptera (54 spp.), Rodentia (28 spp.), Carnivora (13 spp.), y 120 especies de mamíferos del departamento del Quindío. En la fila intermedia, acumulación de especies de los grupos de mamíferos más diversos en el departamento en el gradiente de elevación. Las barras en naranja representan el rango entre los 800 y los 1.800 m s.n.m.; en verde: de 1.800 a 2.500 m s.n.m., y en azul: >2.500 m s.n.m. En la parte inferior se observa el ordenamiento y la partición espacial con las tendencias de **a)** todas las especies de mamíferos del Quindío; **b)** murciélagos, y **c)** roedores.

Distribución y estructura altitudinal de la comunidad de mamíferos del Quindío. En la **figura 3** se presenta la salida visual de la ordenación de los rangos de distribución altitudinal y el patrón de asociación de las comunidades en el gradiente de elevación del Quindío discriminado por órdenes. Se muestra también el tipo de estructura obtenido para murciélagos (anidado), roedores (clemenciano) y carnívoros (asociado).

Diversidad filogenética y distinción evolutiva

En nuestra evaluación por zonas, la andina, en la franja altitudinal intermedia (1800-2500 m), presentó los valores más altos en los índices de diversidad taxonómica y diversidad y distinción filogenéticas comunitarias (**Figura 4**). Al graficar la distribución de los valores

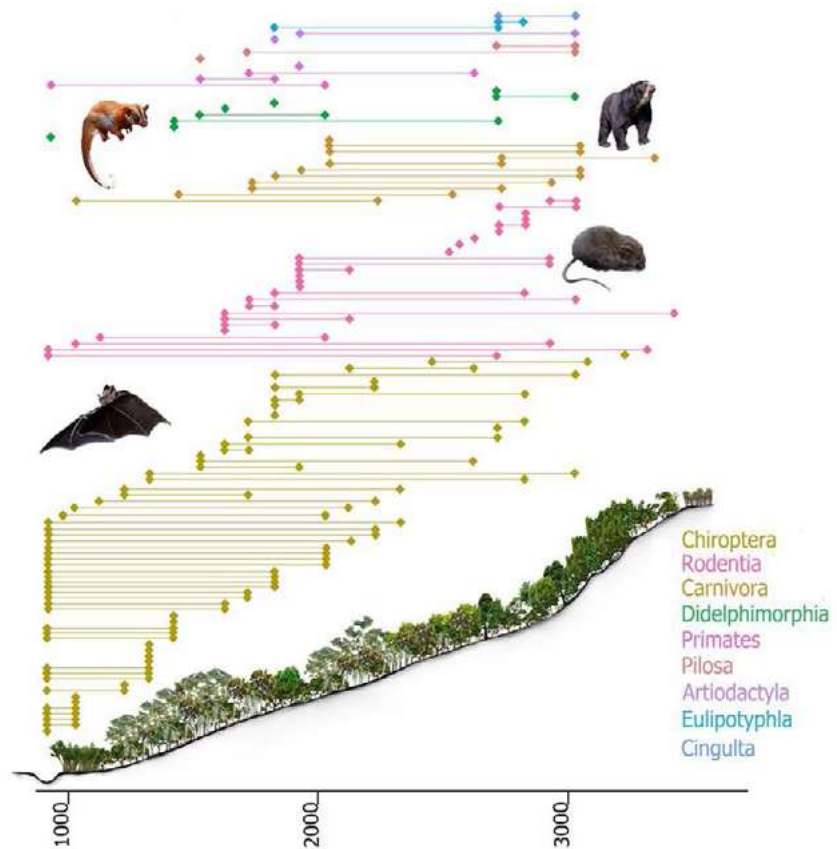


Figura 3. Rangos de elevación de 113 de las 119 especies de mamíferos del departamento del Quindío documentadas en este estudio. Se presenta un perfil idealizado de vegetación construido a partir de la propuesta fitosociológica de **Rangel et al.** (1997) para la vertiente occidental de la cordillera Central en Colombia.

de ED y su densidad de probabilidad, se observó que el área de mayor probabilidad es similar para cada zona, siendo la andina la de mayor cantidad de datos fuera del límite máximo (*outliers*) (**Figura 4a**). La **figura 4d** presenta las especies con valores de distinción evolutiva mayor a 10, de las cuales *Dicotyles tajacu*, *Noctilio albiventris*, *Tamandua mexicana*, y *Tremarctos ornatus* fueron las especies con valores más altos. De las especies reportadas en el departamento, cuatro se encuentran en la lista EDGE: *Aotus lemurinus*, *Leopardus pardalis*, *Tapirus pinchaque*, y *Tremarctos ornatus* (**Figura 4d**).

Diversidad beta. El análisis de agrupamiento espacial de la diversidad beta para la riqueza entre zonas evidenció una mayor similitud entre el valle de la Vieja y la zona andina en las elevaciones entre los 1800 y los 2500 m (**Figura 5a**). En contraste, el agrupamiento de la diversidad beta, basada en la diversidad filogenética, agrupó las zonas de menor elevación y señaló la zona alto andina como la más divergente (**Figura 5c**).

A nivel de municipios, el análisis de agrupación espacial de diversidad beta basada en la riqueza de especies arrojó dos agrupaciones, así: los municipios cordilleranos al oriente y los municipios ubicados en tierras bajas al noroccidente del departamento.

Por su parte, la diversidad beta calculada a partir de la diversidad filogenética a nivel de municipios, evidenció un patrón espacial más complejo, que agrupó en una unidad a los municipios de la zona montañosa del sur y el municipio de Filandia; los municipios del noroccidente, y los municipios en un corredor transversal en el gradiente de elevación que conecta Salento, Calarcá y La Tebaida, y que aquí designamos como el “corredor biológico de los Quindos” (**Figuras 5 b y d**).

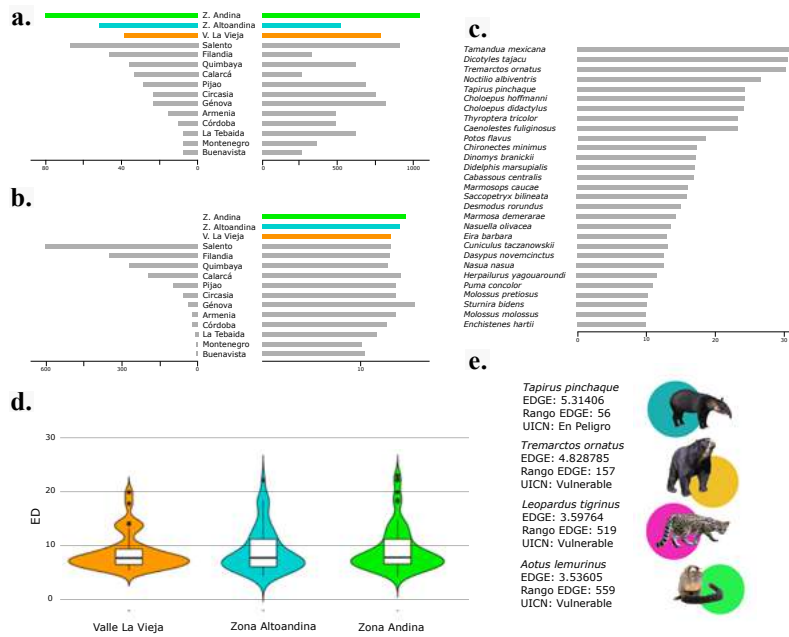


Figura 4. a) Número de especies y diversidad filogenética de ecorregiones y municipios del departamento. b) Número de registros y distinción evolutiva de la comunidad (CED) de cada departamento y ecorregión. c) Especies reportadas en el departamento del Quindío con valores de distinción evolutiva (ED) mayores a 10. d) Promedio, distribución de datos, densidad de probabilidad y *outliers* de los valores de distinción evolutiva (ED) de las especies detectadas en las ecorregiones delimitadas en el departamento. e) Especies EDGE reportadas para el departamento del Quindío, con su respectivo valor EDGE, rango y categoría IUCN.

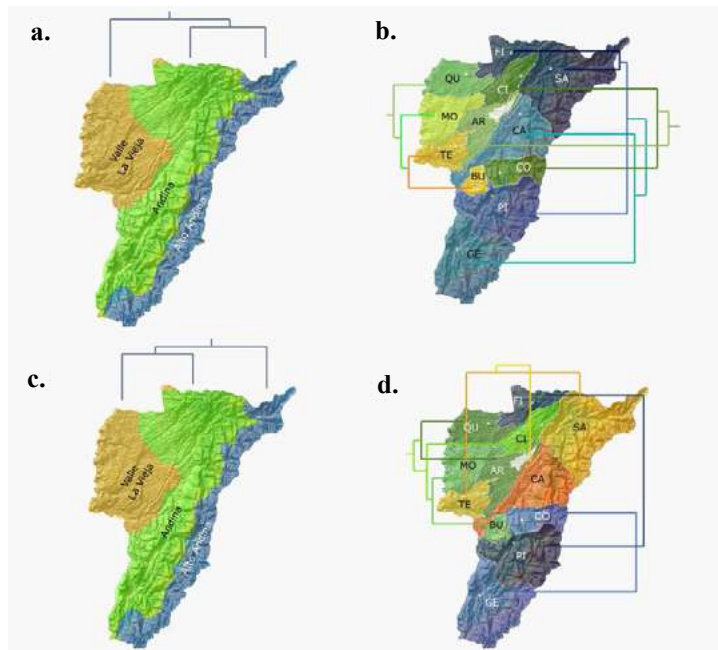


Figura 5. Análisis de agrupamiento de Jaccard entre zonas (a y c) y municipios (b y d) del departamento del Quindío según el cambio entre especies (diversidad beta), con base en la riqueza (a y b) y la diversidad filogenética (c y d). En los mapas b y c, las tonalidades de color (cálidos: amarillo-naranja; verdes, y azules) representan las afinidades entre municipios. AR (Armenia); BU (Buenavista); CA (Calarcá); CI (Circasia); CO (Córdoba); FI (Filandia); GE (Génova); MO (Montenegro); PI (Pijao); QUI (Quimbaya); SA (Salento); TE (Tebaida).

Discusión

En el corazón de los Andes centrales, el departamento del Quindío, que tan solo representa el 0,16 % del territorio nacional continental (1.845 km²), alberga el 21,73 % de la mastofauna de Colombia (120 spp. /543 spp.) (**Ramírez-Chaves et al.**, 2021a), lo que lo convierte en el departamento con la mayor diversidad en este grupo de vertebrados por unidad de área en Colombia y una de las unidades administrativas de primer orden (esto es, departamentos, estados, provincias), con mayor diversidad de mamíferos por unidad de área a nivel global. Como unidad administrativa de primer orden, el Quindío solo supera en extensión en Suramérica al departamento de Montevideo, Uruguay (200 km²; 94 spp de mamíferos continentales a nivel nacional, Sociedad Zoológica del Uruguay, <https://szu.org.uy/mamiferos2.html>) y al estado de Vargas, Venezuela (1.497 km², 38 spp a nivel de estado; EcoRegistros <https://www.ecoregistros.org/site/provincia.php?id=395>).

Comparado con los departamentos de la región del Eje Cafetero, el Quindío contiene el menor número de especies de mamíferos después del Valle del Cauca (212 spp.) (**Rojas et al.**, 2012), Caldas (179 spp.) (**Ramírez-Chaves et al.**, 2021b) y Risaralda (134 spp.) (**Castaño et al.**, 2017), departamentos de mayor extensión y más representación de regiones biogeográficas y cuencas hidrográficas. Cabe resaltar que el esfuerzo de documentación de mamíferos en los departamentos vecinos, se ha dado en el marco de un interés más prolongado de las colecciones científicas asociadas a instituciones de educación superior, lo que ha permitido no sólo incorporar un mayor volumen de material sino también su análisis sistemático.

En cuanto a la cobertura geográfica de la documentación de los mamíferos del Quindío, esta se concentra en la porción norte del departamento, en los municipios de Salento y Calarcá, y en las adyacentes tierras bajas del roble, en los municipios de Filandia y Quimbaya (**Figura 1**). En su parte norte, el departamento contiene el paso de interconexión más corto y menos alto entre los valles del Cauca y el Magdalena, el así llamado “Paso de los Quindos” o “Camino Nacional” (ver mapa del paso del Quindío en el **anexo III**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>), situación que históricamente ofreció facilidad logística para la exploración científica de los naturalistas del siglo XIX. El paso también fue una de las rutas en las expediciones científicas de la primera mitad del siglo XX, adelantadas por recolectores profesionales asociados a diferentes instituciones, destacándose las expediciones del Museo Americano de Historia Natural (AMNH) entre 1910 y 1915 (**Allen**, 1916; **Mantilla-Meluk et al.**, 2023). Por otra parte, el acceso a la porción sur del departamento ha representado un reto por su abrupta geografía.

Es importante anotar que, como en otras regiones del país, la documentación científica en campo se vio afectada por el conflicto armado. En el Quindío, el frente 50 de las Fuerzas Armadas Revolucionarias de Colombia (FARC) operó en las zonas rurales con una mayor presencia en los municipios cordilleranos de la porción sur: Buenavista, Córdoba, Génova, y Pijao (**González-Posso et al.**, 2020).

En lo que respecta a los cambios y adiciones a listas previas de mamíferos del Quindío, nuestro estudio agregó 20 especies de mamíferos no verificadas para el Quindío a la lista de Duque Montoya (En: **González-Naranjo**, 2006) (ver tabla en **anexo II**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>). También se introdujeron cambios en la taxonomía y se detectaron algunos errores tipográficos que se documentaron para facilitar la trazabilidad taxonómica en ese estudio: *Didelphis albiventris* (*D. pernigra*); *Mimon crenulatum* (*Gardnerycteris crenulatum*); *Carollia brevicaudum* (*C. perspicillata*); *Sturnira lilium* (restringido a la porción sur de Suramérica); *Vampyressa pusilla* (*V. thyone*); *Vampyriscus nymphaea* (*Vampyressa nymphaea*); *Vampyrops dorsalis* (*Platyrrhinus dorsalis*); *Uroderma bilobatum* (*U. convexum*); *Artibeus jamaicensis* (restringido a las regiones Caribe y Pacífica); *Artibeus cinereus* y *A. glaucus* (*Dermanura bogotensis*); *Artibeus hartii* (*Enchistenes hartii*); *Anoura luismanueli* (probablemente, *A. aequatoris*); *Choeroniscus intermedius* (*C. minor*); *Myotis oxiota* (*Myotis oxyotus*);

Orizomis alfaroi (*Oryzomys* = *Handleyomys alfaroi*); *Microxis bogotensis* (*Microxus* = *Neomicroxus*); *Orizomis albigularis* (probablemente, *Oryzomys* = *Nephelomys pectoralis*); *Oryzomis minutus* (*Oryzomys* = *Microrizomys minutus*); *Heteromys anomalus* (*H. australis*); *Microsciurus mimulus* (*Leptosciurus mimulus*; probablemente, *L. pucheranii*); *Sciurus granatensis* (*Syntheosciurus granatensis*); *Mustela frenata* (*Neogale frenata*), y *Sylvilagus brasiliensis* (*Sylvilagus salentus*). La lista de Duque Montoya (En **González-Naranjo**, 2006) incluyó a *Phyllostomus elongatus* (taxón reportado para el Valle del Cauca por **Solari et al.** (2013), aunque la mayoría de sus registros provienen de la vertiente oriental de los Andes del norte), a *Vampyroides caraccioli* (probablemente, *V. major*), y a *Phyllander oposum* y *Coendu prehensilis*.

En nuestro estudio se señala que, de las 95 especies sugeridas para el Quindío en la lista seminal de **Solari et al.** (2013), el registro de 25 taxones aún no cuenta con evidencia de soporte en el departamento (**Anexo II**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>). Según nuestro análisis, el mayor número de especies de quirópteros y roedores concuerda con el patrón de representatividad de mamíferos a nivel nacional, en el que estos dos taxones suman más del 60 % de las especies (**Solari et al.**, 2013, **Ramírez-Chaves et al.**, 2021b).

En cuanto a los endemismos en el Quindío, con excepción de *Aotus jorgehernandezi*, de la que se conoce únicamente el holotipo, correspondiente a un ejemplar en cautiverio putativamente recuperado en el Parque Nacional Natural Los Nevados, en límites con el departamento de Risaralda (**Defler & Bueno**, 2007), ninguna especie está restringida al departamento. Aunque el ejemplar tipo fue depositado en la colección de mamíferos Alberto Cadena García del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (número de catálogo ICN 14023), el material no se ubicó en la fecha de la descripción y su diagnóstico se sustentó en diferencias cariotípicas, a partir del material fotográfico aportado por **Torres et al.** (1998) (**Figura 6**). *Aotus jorgehernandezi* exhibe un número diploide de 50 cromosomas y es divergente en constitución y arreglos de las bandas C y G de lo publicado para el género (**Defler & Bueno**, 2007). **Torres et al.** (1998) determinaron el cariotipo de un espécimen de *Aotus* y hallaron que tenía un número cromosómico de $2n = 50$ (*A. lemurinus*: 58; *A. griseimembra*: 52, 53, 54; *A. zonalis*: 55, 56), con nueve pares de cromosomas metacéntricos, tres de cromosomas submetacéntricos y 12 de cromosomas acrocéntricos (**Figura 6**). En términos de coloración, *A. jorgehernandezi* tiene una banda frontal negra más ancha y una banda malar oscura mucho más densa que las descritas para *A. lemurinus*. Por último, en la descripción de la especie se menciona que *A. jorgehernandezi* posee una cobertura de pelos blancos desde el pecho y a lo largo de la poción ventral de los brazos hasta las muñecas (**Defler & Bueno**, 2007) (**Figura 6**).

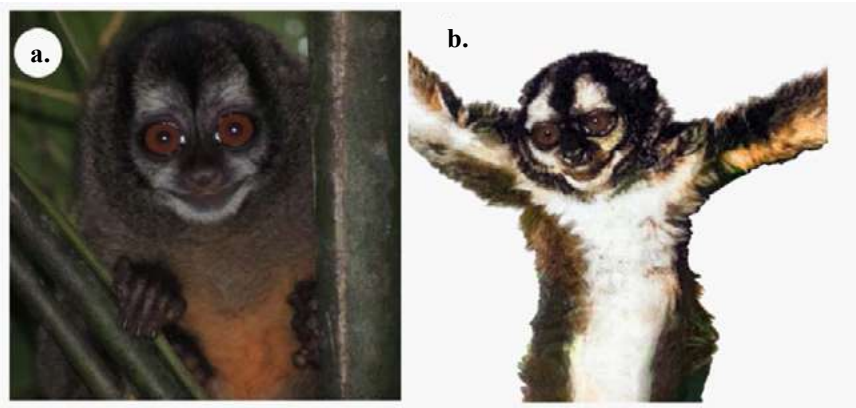


Figura 6. *Aotus lemurinus* del Quindío (municipio de Pijao, foto: S. O. Montilla) y foto del individuo de *A. jorgehernandezi* con cariotipado (ICN-14023, $2n=50$), putativamente proveniente del PNN Los Nevados en territorio del Quindío (foto coloreada por S. A. Cuadrado-Ríos)

Ruiz-Herrera et al. (2005) registraron un cariotipo de *Aotus* con las mismas características reportadas para *A. jorgehernandezii* (**Torres et al.**, 1998) en un individuo de procedencia desconocida, cautivo en el zoológico de Barquisimeto, Venezuela. Hasta la fecha, los únicos dos individuos con cariotipos asignados a *A. jorgehernandezii* han sido animales de procedencia desconocida, mantenidos en cautiverio, como lo anotan **García-Restrepo & Montilla** (2021). En este sentido, es necesario realizar estudios que integren técnicas de determinación del cariotipo y análisis moleculares, morfométricos o morfológicos para establecer las afinidades taxonómicas de *A. jorgehernandezii* y dilucidar su distribución.

En lo que atañe a los patrones geográficos de distribución de la diversidad de mamíferos del departamento, deben contemplarse los siguientes aspectos. *Segregación de la riqueza en el rango altitudinal*. El primer patrón que se estableció fue una segregación filogenética de la diversidad de mamíferos según el rango de elevación. La riqueza de los murciélagos, el grupo más diverso (54 spp), se concentró en las tierras bajas (< 2000 m) y disminuyó hacia la porción cordillerana en el oriente. Este patrón, asociado a restricciones fisiológicas impuestas por el alto metabolismo de los quirópteros, se ha verificado a nivel nacional en las familias Phyllostomidae (**Mantilla-Meluk et al.**, 2009) y Emballonuridae (**Mantilla-Meluk et al.**, 2014). En contraste, la riqueza de roedores y carnívoros, los grupos más diversos después de los quirópteros, se concentró en ambientes andinos y alto andinos (**Figura 2**). **Maestri & Patterson** (2016) verificaron el recambio de especies de roedores a lo largo de los gradientes de elevación en los Andes y señalaron que la topografía es un elemento explicativo de la gran diversidad de este grupo en el Neotrópico.

En su análisis global, **Willig & Presley** (2015) encontraron el mismo patrón aquí reportado, con bajos valores de ajuste de la riqueza frente a la elevación en murciélagos ($R^2=0,30$) y un valor alto en ratones ($R^2=0,78$).

Efecto de dominio medio en los mamíferos del Quindío. Cuando se analizaron en conjunto la riqueza de los quirópteros, los roedores y los carnívoros, se encontró que el mayor valor se presentó en las elevaciones intermedias de la zona andina (**Figura 3**). Esta acumulación corresponde a la superposición de las distribuciones máximas en la elevación de especies de tierras bajas, y la distribución mínima en la elevación de especies de alta montaña, corroborando un efecto geométrico de dominio medio (EDM).

McCain (2005) señala la influencia que las condiciones locales tienen sobre los patrones de diversidad de los mamíferos en los gradientes de elevación y sugiere que el EDM es más acentuado cuando los límites del gradiente analizado se asocian a condiciones ambientales extremas, como es el caso del sistema orográfico del Quindío, el cual se caracteriza por pendientes superiores a 25° que hacen que los cinturones térmicos se reemplacen abruptamente, sobre todo en elevaciones superiores a los 2.500 m (**Figuras 2 y 3**).

Resulta interesante señalar que **Hernández-Pinsón** (2016. **Anexo I**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>) evaluó a partir de datos de campo el EDM para quirópteros del departamento del Quindío sin encontrar un ajuste, en tanto que **Villegas-Betancourt** (2017) en roedores de la vertiente occidental de la cordillera Central encontró un ajuste bajo en su modelo de EDM. Como ya se mencionó, estos dos grupos se reemplazan en el gradiente de elevación, lo que explica que el EDM sea evidente en el análisis conjunto, pero no se detecte en las evaluaciones parciales. Las particiones parciales de la comunidad de murciélagos a lo largo del gradiente presentaron una estructura altamente anidada, siendo la comunidad de la alta montaña un subgrupo de la comunidad por debajo de los 1.800 m; los roedores presentaron una asociación clemenciana, con grupos coherentes de especies reemplazándose a lo largo del gradiente (**Presley et al.**, 2010).

Diversidad filogenética y diversidad beta. Los valores de diversidad filogenética en la filogenia bayesiana generada (**Anexo IV**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>) confirmaron la gran riqueza taxonómica de cada municipio. Los valores de distinción filogenética comunitaria se consideran altos, inclusive para aquellos municipios con pocas especies.

Por otra parte, la evaluación de la diversidad beta evidenció que, estadísticamente, la riqueza taxonómica de los ecosistemas de montaña (zonas, andina y alto andina) difiere de la de las tierras bajas de la zona del valle del río La Vieja (<1800 m s.n.m.), pero que las especies que han conquistado los ambientes altoandinos han sufrido una mayor divergencia filogenética. Las exigencias climáticas de los sistemas de alta montaña representan compromisos evolutivos en el metabolismo (Morrison *et al.*, 1963 a, b); la dieta (Willig & Presley, 2015), y la expresión del tamaño (Mani, 1980), que, tomadas en conjunto, se convierten en potenciales fuerzas selectivas canalizadoras. Los sistemas de montaña operan, asimismo, como islas biogeográficas, lo que conlleva la potencial acumulación de cambios genéticos (Maestri & Patterson, 2016). Además, los grupos más representativos de la alta montaña quindiana, roedores y carnívoros, provienen mayoritariamente de ancestros que, desde Norte América, arribaron al subcontinente a través del Istmo de Panamá durante el Gran Intercambio de Fauna (*Great American Biotic Interchange*, GABI), el cual involucró tanto procesos selectivos de canalización como periodos de aislamiento con acumulación de cambios genéticos (Laurito & Valerio, 2012).

La gran diversidad mastozoológica del Quindío confirmada en este estudio plantea la responsabilidad de entenderla y así poder protegerla, tarea histórica que solo será posible mediante un efectivo diálogo de voluntades y saberes. Esperamos que este primer compendio analítico sea fuente de consulta y facilite la tarea a las nuevas generaciones de mastozólogos, y que, así mismo, provea elementos de ordenamiento para la toma de decisiones.

Información suplementaria

Ver información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1777/3364>

Agradecimientos

A la Universidad del Quindío, a su Programa de Biología y a su Vicerrectoría de Investigación, en particular a M. M. González y D. Duarte, por el apoyo en la consolidación de la CMUQ y sus procesos administrativos. A J. M. Cortés Orozco, E. A. García Hincapié y D. C. Valencia Zapata de la Corporación Autónoma Regional del Quindío por el apoyo en la investigación en campo.

Contribución de los autores

HMM: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura; SVP: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura; AFVA: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura; JSOM: documentación, análisis y escritura; ABB: documentación, análisis y escritura; LJSA: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura; JMG: documentación, análisis y escritura; HERCH: documentación, análisis y escritura; AG: documentación, análisis y escritura; FMG: documentación, análisis y escritura; AZ: documentación; SAC: concepción del manuscrito, documentación, análisis y escritura.

Conflicto de intereses

Los autores expresamos que no tenemos conflicto de intereses.

Referencias

- Aguilar-Garavito, M., Renjifo, L.M., Pérez-Torres, J. (2014). Seed dispersal by bats across four successional stages of a subandean landscape. *Biota Colombiana*, 15, 87-101.
- Allen, J. A. (1916). List of mammals collected in Colombia by the American Museum of Natural History expeditions, 1910-1915. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 35, 191-238.
- Arias-Alzate, A., Delgado-V, C. A., Restrepo-Marín, D. (2014). Registros notables de la guagua loba *Dinomys branickii* (Rodentia: Dinomyidae) en Antioquia, Colombia. *Notas Mastozoológicas*, 1, 9-11.

- Armenteras, D., Gast, F., Villareal, H.** (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes Colombia. *Biological Conservation*, 113, 245-256. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00359-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00359-2)
- Armenteras, D., Rodríguez, N., Retana, J., Morales, M.** (2011). Understanding deforestation in montane and lowland forests of the Colombian Andes. *Regional Environmental Change*, 11, 693-705. <https://doi.org/10.1007/s10113-010-0200-y>
- Botero, Á. B., Viana, M. C., Mejía, A. M. T., Utrera, A., Kattan, G.** (2016). Extensión de presencia y área de ocupación de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) en la cuenca del río La Vieja, Alto Cauca, Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos*, 20(1), 101-115.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Hilton-Taylor C.** (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16(4), 909-923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Castañó, J. H., Torres, D. A., Rojas-Díaz, V., Saavedra-Rodríguez, C. A., Pérez-Torres, J.** (2017). Mamíferos del departamento de Risaralda, Colombia. *Biota Colombiana*, 18(2), 239-254.
- Cuatrecasas-Arumí, J.** (2017). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Parte I. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 41(Suplemento), 100. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.570>
- Defler, T. R., Bueno, M. L.** (2007). *Aotus* diversity and the species problem. *Primate Conservation*, 22, 55-70.
- García-Restrepo, S., Montilla, S.O.** (2021). Taxonomía de los primates de Colombia: cambios en los últimos veinte años (2000-2019) y anotaciones sobre localidades tipo. *Mastozoología Neotropical*, 28(2), 12.
- Global Biodiversity Information Facility - GBIF** (2018). GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.dprgl1>
- Gómez-Hoyos, D. A., C. A. Ríos-Franco, O. H. Marín-Gómez, J. F. González-Maya.** (2014). Representatividad de mamíferos amenazados en el sistema departamental de áreas protegidas (SIDAP) del Quindío, Colombia. *Mammalogy Notes*, 1, 35-41.
- González-Naranjo, A.** (2006). *Estudio de las especies focales de fauna en el departamento del Quindío*. Corporación Autónoma Regional del Quindío.
- González-Posso C., Cabezas-Palacios, J. V., González-Perafán, L., Espitia-Cueca, C. E.** (2020). *Informe sobre presencia de grupos armados en Colombia, actualización 2020*. Indepaz.
- Hernández-Camacho, J., Sánchez, H.** (1992). Biomas terrestres de Colombia. En G. Halffter. (Ed.). *La diversidad biológica iberoamericana I*. Acta Zoológica Mexicana.
- Holdridge, L. R.** (1967). *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R.** (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464.
- Laurito, C. A., Valerio, A. L.** (2012). Paleobiogeografía del arribo de mamíferos suramericanos al sur de América Central de previo al Gran Intercambio Biótico Americano: un vistazo al GABI en América Central. *Revista Geológica de América Central*, 46, 123-144.
- Lizcano, D. J., Álvarez, S. J., Díaz-Giraldo, V., Gutiérrez-Sanabria, D. R., Mantilla-Meluk, H.** (2021). Elevation as an occupancy determinant of the little red brocket deer (*Mazama rufina*) in the Central Andes of Colombia. *Caldasia*, 43(2):392-395. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v43n2.85449>
- McCain, C. M.** (2005). Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86, 366-372.
- Maestri R., Patterson, B. D.** (2016). Patterns of Species Richness and Turnover for the South American Rodent Fauna. *PLoS ONE*, 11(3), e0151895. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151895>
- Mani, M. S.** (1980). The animal life of highlands. En: *Ecology of Highlands*. Monographiae Biologicae, vol 40. Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9174-3_11
- Mantilla-Meluk, H., Jiménez-Ortega, A. M., Baker, R. J.** (2009). Phyllostomid bats from Colombia, Annotated checklist, distribution and biogeography. *Special Publications Museum of Texas Tech University*, 56, 1-37.
- Mantilla-Meluk, H., Ramírez-Chaves, H. E., Jiménez-Ortega, A. M., Rodríguez-Posada, M. E.** (2014). Emballonurid bats from Colombia: Annotated checklist, distribution, and biogeography, *Therya*, 5(1), 229-255.
- Mantilla-Meluk, H., Pérez Amaya, N., Vásquez, S., Chica, C., Castañó, E., Díaz-Giraldo, V., Botero-Zuluaga, M., Montilla-Orozco, S., Torres, N., Osorio, F., Giraldo, J., Sánchez, D.** (2018). Capítulo 2: Mastofauna y Avifauna. En D. F. Ramírez Restrepo, A. F. Orozco Cardona, H. Mantilla Meluk, y Román Cano, F. (Eds) *Tesoros Naturales Protegidos del Quindío: una mirada para la conservación*. Corporación Autónoma Regional del Quindío - CRQ, Corporación Ambiental, Cultural y Social – Tibouchina.

- Montilla, S. O., Cepeda-Duque, J. C., Bustamante-Manrique, S.** (2018). Distribución del mono nocturno andino *Aotus lemurinus* en el departamento del Quindío, Colombia. *Mammalogy Notes*, 4(2):6-10.
- Morrison, P. R., Kerst, K., Rosemann, M.** (1963a). Hematocrit and hemoglobin levels in some Chilean rodents from high and low altitudes. *International Journal of Biometeorology*, 7(1), 45-50.
- Morrison, P. R., Kerst, K., Reyna-Farje, C., Ramos, J.** (1963b). Hematocrit and hemoglobin levels in some Peruvian rodents from high and low altitudes. *International Journal of Biometeorology*, 7(1), 51-58.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., Suggests, M. A. S. S.** (2007). The vegan package. Vegan: *Community Ecology Package*. R package version 1.18-4/r1180.
- Palacio, R. D., Muñoz-Londoño A. A., Mantilla-Meluk, H.** (2014). Primeros registros de la comadreja de cola larga *Mustela frenata* (Carnivora: Mustelidae) para el departamento del Quindío, Andes Centrales de Colombia. *Biodiversidad Neotropical*, 4, 170-176.
- Phillips, S. J. Anderson, R. P., Schapired, R. E.** (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, 90, 231-259.
- Presley, S., Higgins, C. L., Willig, M. R.** (2010). A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 119, 908-917 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x>
- Ramírez-Chaves, H.E., Suárez-Castro, A. F., Morales-Martínez, D. M., Rodríguez-Posada, M. E., Zurc, D., Concha, X., Osbahr, D. C., Trujillo, A., Noguera-Urbano, E, A., Pantoja-Peña, G. E., González-Maya, J. F., Pérez-Torres, J., Mantilla-Meluk, H., López-Castañeda, C., Velásquez-Valencia, A., Zárrate-Charry, D.** (2021a). *Mamíferos de Colombia*. Version 1.12. Sociedad Colombiana de Mastozoología. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15472/k11whs>
- Ramírez-Chaves H E, Terán-Sánchez S, Cardona-Giraldo, A.** (2021b). Mamíferos (Mammalia) del departamento de Caldas, Colombia. Universidad de Caldas. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15472/1bhbwl>
- Rangel-Ch, J.O., Lowy-C, P. D., Aguilar-P, M., Garzón-C, A.** (1997). Tipos de vegetación en Colombia. Una aproximación al conocimiento de la terminología fitosociológica, fitoecológica y de uso común. En: J.O. Rangel-Churio, P.D. Lowy-Cerón & M. Aguilar-Puentes (eds.). *Tipos de vegetación en Colombia*. Colombia Diversidad Biótica, 2, 89-381. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales y Ministerio del Medio Ambiente.
- Revell, L. J.** (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- Rojas-Díaz, V., Reyes-Gutiérrez, M., Alberico, M. S.** (2012). Mamíferos (Synapsida, Theria) del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13(1), 99-116.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., Huelsenbeck, J. P.** (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61, 539-542.
- Ruiz-Herrera, A., García, F., Aguilera, M., García, M., Ponsà F. M.** (2005). Comparative chromosome painting in *Aotus* reveals a highly derived evolution. *American Journal of Primatology*, 65(1), 73-85.
- Saavedra-Rodríguez, C. A., Corrales-Escobar, J. D., Giraldo-López, A.** (2014). Confirmación de la presencia y nuevos registros del pacarana (Rodentia: Dinomyidae: *Dinomys branickii*) en Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 21, 151-156.
- Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J. V., Defler, T. R., Ramírez-Chaves H. E., Trujillo, F.** (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 20, 301-65.
- Sun, J., Wen, Z., Feijó, A., Cheng, J., Wang, Y., Li, S., Ge, D., Xia, L., Yang, Q.** (2020). Elevation patterns and critical environmental drivers of the taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of small mammals in a karst mountain area. *Ecology and Evolution*, 19, 10899-10911. <https://doi.org/10.1002/ece3.6750>
- Torres, O. M., S. Enciso, F. Ruiz, E. Silva and I. Yunis.** (1998). Chromosome diversity of the genus *Aotus* from Colombia. *American Journal of Primatology*, 44(4), 255-275.

-
- Torres Trujillo, N., Mantilla-Meluk, H.** (2017). Común e ignorado: ausencia de documentación científica del guatín *Dasyprocta punctata* (Rodentia: Dasyproctidae) en el departamento del Quindío, Colombia. *Biodiversidad Neotropical*, 7, 30-38.
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, UICN** (2023). <https://www.iucnredlist.org/es>
- Vargas-Arboleda, A., Cuadrado-Ríos, S., Mantilla-Meluk, H.** (2020). Systematic considerations on two species of nectarivorous bats (*Anoura caudifer* and *A. geoffroyi*) based on barcoding sequences. *Acta Biológica Colombiana*, 25, 194-201.
- Vásquez Palacios, S., Chica-Galvis, C. A., Mantilla-Meluk, H., Díaz-Giraldo, V., Botero-Zuluaga, M., Montilla, S.** (2019). Mammals in conservation areas of the Corporación Autónoma Regional del Quindío, Colombia. *Biota colombiana*, 20 (2), 93-104.
- Willig, M. R., Presley, S. J.** (2015). Biodiversity and metacommunity structure of animals along altitudinal gradients in tropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32(5), 421-436. <https://doi.org/10.1017/s0266467415000589>

Artículo original

Estructura y diversidad de las comunidades ícticas a lo largo de un gradiente longitudinal en ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

Structure and diversity of fish communities along a longitudinal gradient in coastal rivers of the Sierra Nevada de Santa Marta

✉ Juan Sebastián Ospina*, ✉ Edwin Orlando López-Delgado,
✉ Francisco Antonio Villa-Navarro

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

Resumen

En el campo de la ecología de las comunidades ícticas uno de los principales desafíos ha sido entender los cambios longitudinales de la estructura y diversidad de los ensamblajes en ecosistemas loticos, y saber si estos están influenciados por factores abióticos y bióticos. En ese contexto, nos propusimos determinar la estructura y la diversidad de los ensamblajes ícticos en un gradiente longitudinal y su relación con algunas características del hábitat y las coberturas en ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM). Se analizaron 13 estaciones distribuidas en siete ríos costeros de la SNSM; los peces se recolectaron con un equipo de electropesca en un transecto longitudinal de 100 m de largo, realizando bloqueos con una red de arrastre (5 m x 1,5 m). La estructura y composición se analizó mediante el escalamiento multidimensional no métrico (EMNM) usando el índice de Jaccard y modelos de distribución-abundancia. Para determinar la diversidad se utilizaron los números de Hill (1973) y un análisis de redundancia (AR) para evaluar la relación de las variables ambientales con los ensamblajes. El EMNM y los números de Hill evidenciaron que los ensamblajes estaban estructurados según la distancia hasta la desembocadura en cuatro grupos, tres de ellos ajustados al modelo de Zipf y uno al de preferencia de nicho. El AR evidenció que el patrón longitudinal observado se explicaba por el tipo de sustrato y la cobertura vegetal. Los resultados indicaron que los ensamblajes ícticos parecen obedecer a un gradiente longitudinal, lo que tendría implicaciones importantes para la conservación.

Palabras claves: Ríos costeros; Ensamblajes; Diversidad; Ecología de comunidades.

Abstract

In the ecology of fish communities, one of the main challenges has been to understand the longitudinal changes in the structure and diversity of assemblages in lotic ecosystems and to establish if these can be influenced by both abiotic and biotic factors. In this context, we proposed to determine the structure and diversity of fish assemblages in a longitudinal gradient and their relationship with some characteristics of the habitat and plant cover in coastal rivers of Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM). We analyzed 13 stations distributed along seven coastal rivers of the SNSM. Fish were collected using electrofishing equipment on a 100 m-long longitudinal transect and blockages with a trawl net (5m x 1.5m). The structure and the composition were assessed by non-metric multidimensional scaling (NMDS) using the Jaccard index and distribution-abundance models. We used Hill numbers to assess diversity and redundancy analysis (RDA) for the relation between environmental variables and assemblages. NMDS and Hill numbers showed that the assemblages were structured according to the distance to the river mouth in four groups, three of them following the Zipf model and one, the niche preemption. The RDA found that the longitudinal pattern observed was explained by substrate type and plant cover. Hence, the fish assemblages seem to follow a longitudinal gradient, which may have important implications for conservation.

Keywords: Coastal rivers; Assemblages; Diversity; Community ecology.

Citación: Ospina JS, López-Delgado EO, Villa-Navarro FA. Estructura y diversidad de las comunidades ícticas a lo largo de un gradiente longitudinal en ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)556-570, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefn.1857>

Editor: Silvia Lucía Villabona González

***Correspondencia:**

Juan Sebastián Ospina Ospina;
jsospinao@ut.edu.co

Recibido: 24 de enero de 2023

Aceptado: 24 de julio de 2023

Publicado en línea: 22 de agosto de 2023



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

Introducción

La determinación de los cambios longitudinales en la estructura y diversidad de las comunidades ícticas ha sido uno de los principales enfoques en los estudios de ecología acuática (Petry & Schulz, 2006; Rahel & Hubert, 1991). Se han propuesto diferentes modelos para explicar los mecanismos subyacentes, que pueden variar en los ríos templados y tropicales (Petry & Schulz, 2006). Dichos cambios responderían tanto a la presión de variables ambientales como a las interacciones bióticas (ej., depredación y competencia) (Jackson *et al.*, 2001), pero aún no hay un consenso sobre los factores determinantes en la distribución longitudinal de las especies ícticas (López-Delgado *et al.*, 2020).

Se ha propuesto que en los ríos del Neotrópico la heterogeneidad espacial, los cambios de hábitat, las perturbaciones naturales y antrópicas y las condiciones ambientales (ej., oxígeno disuelto y temperatura) (Jackson *et al.*, 2001; López-Delgado *et al.*, 2020; Poveda-Cuellar *et al.*, 2018) son factores claves para comprender las variaciones en la distribución de las especies y en los patrones de diversidad de los peces (Winemiller *et al.*, 2010). Ello se ha evidenciado en numerosos ríos y quebradas del norte de Suramérica, principalmente los de las cuencas de los ríos Magdalena, Orinoco y Amazonas (López-Delgado *et al.*, 2020; Montoya-Ospina *et al.*, 2018, 2020; Petry *et al.*, 2003).

Sin embargo, en el estudio de las cuencas pericontinentales o costeras del Pacífico y el Caribe del norte de Suramérica, caracterizadas por su diversidad media a baja y comunidades ícticas compuestas de especies diádromas y dulceacuícolas primarias (Blanco-Libreros *et al.*, 2014; Villa-Navarro *et al.*, 2015), aún persisten vacíos en la determinación de su patrón de organización en un gradiente longitudinal y si este responde a factores bióticos o abióticos (Villa-Navarro *et al.*, 2015).

En Centroamérica se han hecho varios estudios en ríos costeros que han demostrado que la estructura y diversidad de las comunidades ícticas parece obedecer a un patrón longitudinal determinado por la capacidad de dispersión y colonización de las especies diádromas (Keith, 2003; Lorion *et al.*, 2011), así como por las características del hábitat y el tipo de cobertura vegetal (Hein *et al.*, 2011; Lorion *et al.*, 2011; Lyons & Schneider, 1990; Winemiller & Leslie, 1992). Sin embargo, se desconoce si la distribución de las especies en los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) obedece al mismo patrón longitudinal.

En este contexto, en el presente estudio se plantearon dos hipótesis: i) la estructura de los ensamblajes está determinada, principalmente, por la distancia fluvial hasta la desembocadura y las características del hábitat, y ii) las coberturas vegetales más degradadas ejercen un efecto negativo en la estructura y diversidad de los ensamblajes. Por ello, se propuso determinar la estructura y la diversidad de los ensamblajes ícticos en un gradiente longitudinal, y su relación con algunas características del hábitat y las coberturas en ríos costeros de la SNSM.

Comprender tales patrones y los posibles factores subyacentes en este tipo de ecosistemas es clave para la formulación de estrategias de conservación efectivas, ya que varias especies dependen de estas para completar su ciclo reproductivo y obtener alimento o refugio temporal, así como de la presencia de especies endémicas, las cuales son importantes para el funcionamiento del ecosistema (Blanco-Libreros, 2015a; Blancos-Libreros *et al.*, 2015).

Materiales y métodos

Área de estudio

La SNSM se localiza al norte de Colombia, entre los 10° 12'05" y los 11° 20'11" Norte y los 72° 36'16" y 74° 12'49" Oeste (Castaño-Uribe, 1999). Es un macizo montañoso aislado e independiente de la cordillera de Los Andes, con un área aproximada de 21.158 km², que se caracteriza por su forma piramidal con tres zonas hidrográficas principales: la norte tiene 160 km de extensión, en tanto que la occidental y la suroriental se aproximan a los 180 km cada una (Castaño-Uribe, 1999; Vilorio-de la Hoz, 2005).

La vertiente norte de la SNSM bordea el mar Caribe desde las tierras planas y áridas del sur de la Guajira hasta la desembocadura del río Manzanares en Santa Marta (Magdalena). Está conformada por 19 ríos principales, con una extensión total de 7.456 km² (Barragán *et al.*, 2017; Viloría-de la Hoz, 2005). Se caracteriza por presentar precipitaciones cercanas a los 3.000 mm al año, lo cual se debe a la exposición directa al mar y los vientos alisios del noreste y la convierte en una zona más húmeda y con mayor caudal medio que las demás (Rúa-García, 2012; Viloría-de la Hoz, 2005).

En este estudio se analizaron siete ríos costeros de la vertiente norte de la SNSM: Toribio, Piedras y Mendiguaca, que nacen a los 2.300 m s.n.m. sobre la cuchilla de San Lorenzo y tienen un área de 99, 155 y 63 km², respectivamente; el Don Diego, que nace a los 5.000 m s.n.m. y realiza un recorrido casi recto y corto hacia al mar en un área de 542 km², y los ríos Ancho, Cañadas y Jerez, que están ubicados más al oriente, nacen sobre estribaciones bajas de la SNSM (cerros y cuchillas) y tienen un área de 518, 135 y 206 km², respectivamente (Viloría-de la Hoz, 2005) (Figura 1).

Muestreo de campo

Los muestreos en los ríos Jerez, Piedras, Cañas, Don Diego y Mendiguaca se hicieron durante el segundo periodo de lluvias (agosto-diciembre) en los años 2011 a 2014 y en el 2019, en tanto que los ríos Ancho y Toribio se muestrearon durante el primer periodo de lluvias (abril-junio) en los años 2005, 2006 y 2015. Se seleccionaron un total de 13 estaciones de muestreo: cuatro en el río Jerez, tres en Piedras, dos en Cañas y cuatro en los ríos Don Diego, Mendiguaca, Ancho y Toribio (Tabla 1). Las estaciones se seleccionaron con base en dos criterios: la distancia con respecto a la desembocadura y la facilidad de acceso a los ríos.

Es importante aclarar que, aunque en la época de lluvias puede dificultarse la detección de las especies, este efecto no se observó en el presente estudio al comparar la completitud del muestreo con el número de individuos (tamaño de la muestra) (Figura 1S, <https://>

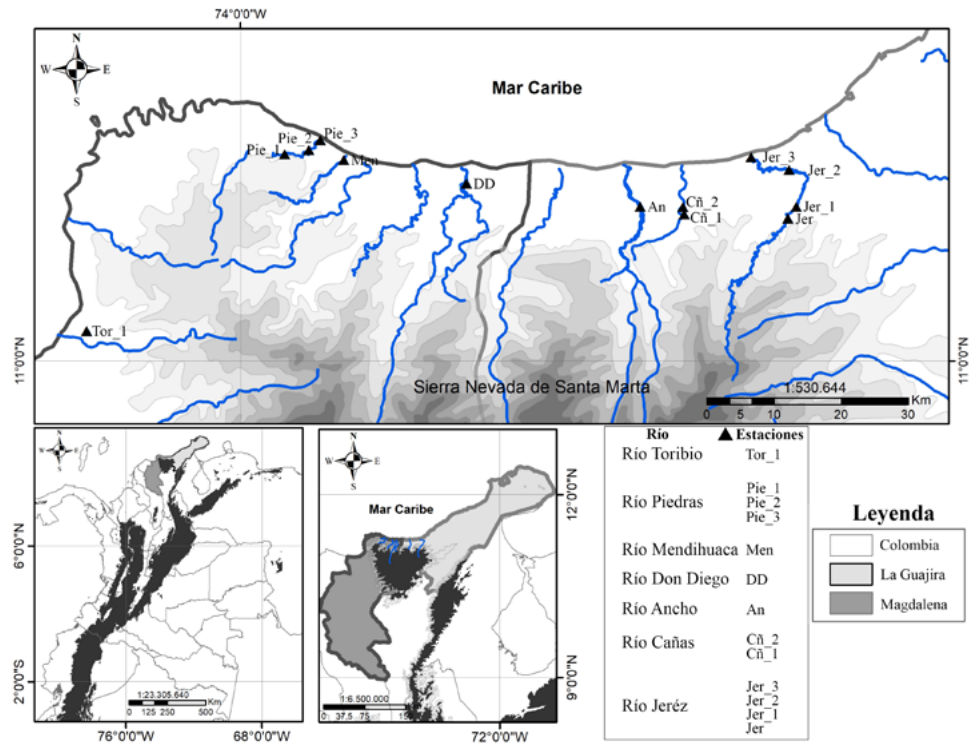


Figura 1. Estaciones de muestreo en los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

Tabla 1. Estaciones de muestreo en los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

Estación	Río	Siglas	Coordenadas	
			N	W
E1	Río Ancho	An	11°12'26,01"	73°27'49,99"
E2	Río Cañas	Cñ_1	11°11'49,34"	73°24'17,91"
E3	Río Cañas	Cñ_2	11°12'24,40"	73°24'23,70"
E4	Río Don Diego	DD	11°14'18,20"	73°41'48,90"
E5	Río Jerez	Jer	11°12'26,10"	73°15'16,00"
E6	Río Jerez	Jer_1	11°11'29,03"	73°15'57,10"
E7	Río Jerez	Jer_2	11°15'23,38"	73°15'52,11"
E8	Río Jerez	Jer_3	11°16'24,25"	73°18'54,78"
E9	Río Mendihuaca	Men	11°16'11,22"	73°51'40,08"
E10	Río Piedras	Pie_1	11°16'39,10"	73°56'25,98"
E11	Río Piedras	Pie_2	11°16'58,40"	73°54'29,30"
E12	Río Piedras	Pie_3	11°17'47,68"	73°53'34,73"
E13	Río Toribio	Tor_1	11° 2'26,00"	74°12'22,00"

raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398), lo cual podría deberse a que los ríos costeros evaluados presentan una gran variabilidad en las precipitaciones, entre los 4.000 mm y los 1.800 mm (Castaño-Uribe, 1999; Blanco-Libreros, 2015b). Las precipitaciones están sujetas a eventos ciclónicos o no ciclónicos del mar Caribe, de manera que el caudal de estos ríos depende en gran medida del deshielo de los glaciales y la humedad atrapada por ecosistemas de alta montaña, como los páramos y bosques de niebla. Además, estos ecosistemas se asemejan a ríos y quebradas de alta montaña en su magnitud y comportamiento hidrológico (Blanco-Libreros, 2015b), por lo que el caudal de estos ríos en época de lluvias se mantiene en niveles moderados, permitiendo, así, eficiencia en el muestreo.

Los peces se recolectaron empleando un equipo de electropesca en dirección aguas arriba; se evaluaron los distintos hábitats (rápidos y remansos) y los diferentes tipos de sustratos (roca, grava, guijarro, arena, lodo y hojarasca) en un transecto longitudinal de 100 m de largo y ancho variable, con un esfuerzo de una hora de muestreo. Además, se hicieron bloqueos utilizando una red de arrastre (5 m x 1,5 m, con ojo de malla de 0,05 m) en cada una de las estaciones.

Después de la captura, los ejemplares se anestesiaron con eugenol y se fijaron en una solución de formol al 10 % para ser transportados al Laboratorio de Investigación en Zoología (LABINZO) de la Universidad del Tolima, donde se los identificó siguiendo diferentes claves y descripciones taxonómicas (Albornoz-Garzón *et al.*, 2018; Albornoz-Garzón *et al.*, 2020; Carpenter & De Angelis, 2002; Conde-Saldaña *et al.*, 2019; Dahl, 1971; Herrera-Collazos *et al.*, 2020; Londoño-Burbano & Reis, 2019; Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005; Provenzano *et al.*, 2017; Robertson *et al.*, 2015) y fueron ingresados en la sección de ictiología de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima (CZUT-IC).

En cuanto a las variables ambientales, sólo en diez de las 13 estaciones evaluadas se pudieron tomar todas las variables; las variables se dividieron luego en tres categorías: locales, de cobertura y topográficas (Tabla 2). Se establecieron diez variables locales: temperatura del agua (medida con un termómetro ambiental analógico); índice de calidad de la vegetación ribereña (QBR); ancho del caudal; composición del sustrato determinado mediante una estimación visual de rocas (>256 mm de diámetro), cantos rodados (65-256 mm), guijarros (20-70 mm), grava (2-16 mm), arena (<2 mm), lodo y troncos y hojarasca

Tabla 2. Variables ambientales por estación de muestreo de los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

	Variables	Cñ_1	Cñ_2	DD	Jer	Jer_1	Jer_2	Jer_3	Men	Pie_2	Tor_1
Locales	Temperatura (°C)	26,1	28	24	26	23,3	26,8	27,9	24	27	26
	Sustrato grueso (%)	0,3	0,7	0,1	0,5	0,5	0,1	0	0	0,3	0,1
	Sustrato mediano (%)	0,6	0,3	0,55	0,5	0,3	0,5	0	0,1	0,6	0,6
	Sustrato fino (%)	0	0	0,35	0	0,1	0,3	0,9	0,9	0,1	0,2
	Tronco-hojarasca (%)	0,1	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0	0	0,1
	Ancho (m)	39,02	41,99	34,59	20,26	18,46	15,8	74,32	12	28,49	8,29
	Índice QBR	40	55	80	50	100	50	60	55	45	20
Coberturas	Vegetación ribereña (%)	0,189	0,159	0,198	0,072	0,22	0,065	0,14	0,068	0,132	0,141
	Vegetación natural (%)	0,296	0,279	0,412	0,346	0,508	0,117	0,543	0,288	0,594	0,336
	Mosaico de cultivos (%)	0,025	0	0,225	0,048	0	0,581	0	0,574	0	0,484
	Potrerros (%)	0,489	0,493	0	0,533	0,272	0,219	0	0	0,238	0
	Urbanización (%)	0	0,068	0,164	0	0	0,018	0,316	0,069	0,035	0,038
Topográficas	Distancia fluvial (Km)	12,3	9,3	3,1	21,1	23,9	11,6	0	0,68	2,89	4,6
	Elevación (m)	60	28	22	70	120	15	0	0	28	16
	Pendiente (%)	2,5	3,4	3,7	2,8	4,8	0,8	0	0	2,9	4,2

Leyenda de la figura. Siglas?

expresada porcentualmente (Lorion *et al.*, 2011). Posteriormente, los siete tipos de sustratos se agruparon en cuatro categorías: grueso (rocas y canto rodados), mediano (guijarro y grava), fino (arena y lodo) y troncos-hojarasca, para un total de 7 variables locales.

Para establecer la composición del paisaje, se utilizaron imágenes satelitales proporcionadas por Google Earth Engine, para lo cual se estableció una zona de influencia de 500 m de diámetro en cada estación de muestreo. Ello permitió estimar el porcentaje de la vegetación ribereña, la vegetación natural y los mosaicos de cultivos, potrerros y urbanización (viviendas y carreteras). Para una mayor confiabilidad de las coberturas, estas se corroboraron con información secundaria sobre el uso del suelo proveniente de los planes de ordenamiento territorial (POT) y de manejo ambiental de las cuencas (POMCA) en los municipios que albergan los ríos analizados, disponibles en sus páginas web oficiales y en las de las corporaciones autónomas de la región. En cuanto a las variables topográficas, es decir, la distancia de la estación de muestreo a la desembocadura y la elevación y el grado de la pendiente, se calcularon utilizando las herramientas que provee la plataforma de Google Earth Engine.

Análisis de datos

Todos los análisis de este estudio se realizaron con el programa estadístico R, versión 1.3.1093.

Estructura y composición. Para determinar si la composición de la comunidad de peces era similar en todas las estaciones, se hizo un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (EMNM), usando el índice de disimilitud de Jaccard, el cual toma en cuenta la presencia o ausencia de las especies, independientemente de su abundancia. Además, para establecer si había diferencias significativas entre dos o más grupos, se aplicó el análisis global de permutaciones y el Anova no paramétrico (Permanova) (Anderson, 2005), utilizando la librería vegan y el paquete MASS, así como la función metaMDS (Oksanen *et al.*, 2013).

En cuanto a la estructura de los ensamblajes, estos se analizaron mediante las abundancias proporcionales de cada una de las especies, para lo cual se utilizaron los modelos nulos, de preferencia de nicho, Lognormal, Zipf y Mandelbrot (Magurran, 2004). Para

determinar cuál de ellos se ajustaba mejor a la distribución de los datos, se empleó el criterio de información de Akaike (AIC) (Matthews & Whittaker, 2014). Estos modelos se desarrollaron mediante la librería *vegan* y la función *radfit* (Oksanen *et al.*, 2013).

Diversidad. La diversidad de los ensamblajes ícticos a nivel espacial, se evaluó mediante el número efectivo de especies o números de Hill (1973), que están dados por los órdenes q_0 (riqueza de especies), q_1 (exponencial del índice de Shannon) y q_2 (inverso del índice de Simpson), y con la estimación de las curvas de rarefacción, interpolación y extrapolación utilizando el método de *bootstrap*, el cual realiza un remuestreo cientos de veces (con reemplazamiento) y estima los mismos parámetros estadísticos cada vez, manteniendo el mismo tamaño de la muestra original, lo que permite una estimación consistente de los números de Hill, tal como lo proponen Chao *et al.* (2014). Para ello se utilizó la librería *iNEXT*. El cálculo de los números de Hill permite comparar y establecer si existen diferencias significativas entre dos o más ensamblajes (Hsieh *et al.*, 2016).

Relación entre las variables ambientales y la ictiofauna. Para evaluar si las variables ambientales (locales, de cobertura y topográficas) influyeron en la estructura de los ensamblajes, se hizo el análisis de redundancia (AR) (Borcard *et al.*, 2011) acompañado de un análisis de varianza (ANOVA) ajustado para el AR, con el fin de evaluar la significación entre la abundancia de las especies y los tres conjuntos de variables ambientales (Tabla 2). Se excluyeron tres estaciones (Ancho, Pie_1 y Pie_3), pues en ellas no se tomaron algunas de las variables ambientales. Esta evaluación se hizo con la librería *vegan* y la función *capscale* (Oksanen *et al.*, 2013).

Al permitir transformar y estandarizar la matriz de las variables de respuesta, así como la explicativa, el AR hace posible utilizar datos con diferentes unidades y estimar y hacer la partición de la variación, explicada para cada conjunto de variables con base en una regresión múltiple lineal, a diferencia del análisis de correspondencia canónica (CCA), que utiliza la distancia de J_i al cuadrado (X^2) (Borcard *et al.*, 2011). Por lo tanto, el AR se consideró adecuado y robusto para analizar la relación entre los ensamblajes de especies y las variables ambientales (Borcard *et al.*, 2011).

Posteriormente, para seleccionar las variables ambientales de cada conjunto previamente definido (locales: 7, coberturas: 5 y topográficas: 3) (Tabla 2 y Tabla 3) que tuviera una relación significativa con las abundancias, se aplicó la selección hacia adelante con doble criterio de selección (Blanchet *et al.*, 2008), la cual utiliza el conjunto completo de coordenadas principales del AR, calculado con cada uno de los conjuntos de variables (Borcard *et al.*, 2011; López-Delgado *et al.*, 2020), dando como resultado la selección de una variable para cada conjunto (Tabla 3).

Para estos análisis fue necesario aplicar la transformación de Hellinger en los datos de abundancias. Debido a que presentan diferentes unidades de medida, para las variables ambientales se empleó la raíz cuadrada del arco-seno en aquellas expresadas en proporciones, y $\log(x+1)$ en las demás variables. Además, todas las variables ambientales se estandarizaron y se centraron al calcular las puntuaciones z (media = 0; desviación estándar = 1). Los análisis se hicieron con la librería *vegan* y la función *ordiR2step* (Oksanen *et al.*, 2013).

Asimismo, se determinó la influencia relativa de las variables locales, de cobertura y topográficas en los ensamblajes ícticos, para lo cual se hizo la partición de la variación (Peres-Neto *et al.*, 2006). Este tipo de análisis permite evaluar la importancia de los tres conjuntos de variables de manera independiente, así como de sus interacciones (Borcard *et al.*, 2011; López-Delgado *et al.*, 2020). Para ello se tuvo en cuenta sólo aquellas variables previamente escogidas en la selección hacia adelante, generando así tres nuevas matrices, para luego aplicar la función *varpart*. Por último, se hizo un análisis de significación ($p < 0,05$) para cada conjunto de variables mediante un ANOVA vinculado a una prueba de permutación (999) del AR con la función *anova*. Estos análisis se desarrollaron utilizando el paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2013).

Tabla 3. Variables ambientales seleccionadas por el procedimiento de “forward selection”. Se seleccionaron solo los variables con significación estadística ($p < 0,05$)*

Variables	R ²	p
Locales		
Sustrato grueso (%)	0,1814	0,004*
Sustrato fino (%)	0,1776	
Sustrato mediano (%)	0,1267	
Ancho (m)	0,0028	
Índice de QBR	-0,0224	
Tronco-hojarasca	-0,0281	
Temperatura (°C)	-0,0386	
Coberturas		
Urbanización (%)	0,2053	0,001*
Potreros (%)	0,1914	
Mosaico de cultivos (%)	0,0312	
Vegetación natural (%)	-0,0074	
Vegetación ribereña (%)	-0,0826	
Topográficas		
Distancia fluvial (Km)	0,2085	0,002*
Elevación (m)	0,1668	
Pendiente (%)	0,0973	

Resultados

Estructura y composición

Se registraron 2.559 especímenes distribuidos en 13 órdenes, 21 familias y 39 especies (**Tabla 1S**, <https://racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/1857/3398>). Gobiiformes fue el orden más abundante (60,49 %), seguido por Mugiliformes (19,03 %), en tanto que los demás tuvieron una representatividad menor al 10 %. A nivel de familias, Gobiidae fue la más abundante (51,66 %), seguida por Mugilidae (19,03 %) y Eleotridae (8,03 %), las demás registraron una baja abundancia, menor al 20 %. En cuanto a las especies, las más abundantes fueron *Sicydium plumieri* (49,20 %), *Dajaus monticola* (15,44 %) y *Eleotris pisonis* (6,25 %), las 36 restantes registraron una representatividad menor o igual al 4 %.

Según el análisis EMNM (stress = 0,098), la composición de la comunidad íctica se estructuró en cuatro grupos, determinados por la distancia fluvial (**Figura 2**), y registraron diferencias significativas según el análisis de Permanova ($p < 0,001$) (**Tabla 2S**, <https://racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/1857/3398>). El primer grupo (A) incluyó las estaciones situadas en las desembocaduras; el ensamblaje estaba compuesto por especies marinas como *Chloroscombrus chrysurus*, *Oligoplites saliens* y *Microphis lineatus*. El segundo grupo (B) estuvo conformado por las estaciones ubicadas entre 1 y 5 km de distancia hasta la desembocadura; el ensamblaje se compuso de especies eurihalinas como *Gobiomorus dormitor*, *Mugil curema* y *Eleotris pisonis*. El tercer grupo (C) incluyó las estaciones localizadas entre 5 y 10 km de la desembocadura; el ensamblaje se componía tanto de especies diádromas como dulceacuícolas primarias. Por último, en el cuarto grupo (D), conformado por las estaciones más lejanas de la desembocadura (>10 km), el ensamblaje incluía especies dulceacuícolas como *Trichomycterus* sp., *Gephyrocharax malenocheir*, *Astyanax* sp. y *Cordylancistrus tayrona*.

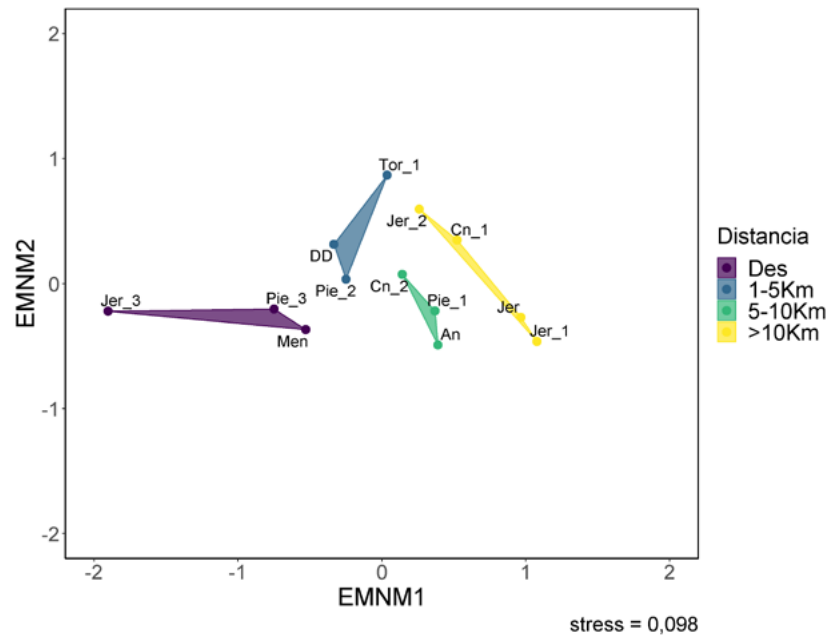


Figura 2. Escalamiento multidimensional no métrico (EMNM, estrés = 0,098) de la composición de los ensamblajes ícticos de los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

Los ensamblajes A, C y D se ajustaron al modelo Zipf, el cual se asocia a comunidades con mayor proporción de especies raras y poco abundantes (Matthews & Whittaker, 2014). En contraste, el ensamblaje B se ajustó al modelo de preferencia de nicho (Matthews & Whittaker, 2014) (Figura 2S, Tabla 3S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>).

Diversidad

La curva de la cobertura de la muestra con respecto al número de individuos mostró una fuerte tendencia a la asíntota, alcanzado el valor de 1 (Figura 1S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>), lo cual indica que el muestreo era representativo de los ensamblajes evaluados en los diferentes ríos costeros. Según el número efectivo de especies, los ensamblajes de los grupos A y D tuvieron la mayor riqueza de especies (q_0), seguido por el B, en tanto que la riqueza más baja fue del C (5-10 Km). Sin embargo, al revisar los intervalos de confianza de las curvas de interpolación y extrapolación, no se observaron diferencias significativas entre los distintos ensamblajes (Figura 3). Con respecto a los órdenes q_1 y q_2 , el grupo B registró la mayor diversidad, seguido por A y C, mientras que D registró poca diversidad; en este caso los intervalos de confianza mostraron diferencias significativas entre los ensamblajes, a excepción de A y C (Figura 3).

Ensamblajes de especies y variables ambientales

En general, el AR mostró una asociación significativa de los ensamblajes con los grupos de las variables de cobertura y topográfica, a diferencia de las locales. Posteriormente, el método de selección hacia adelante sólo escogió una variable con significación estadística en cada grupo: sustrato grueso (variable local), urbanización (variable de cobertura) y distancia fluvial (variable topográfica) (Tabla 3).

Se evidenció así un posible gradiente ambiental a lo largo de los ríos debido a la urbanización y la presencia de sustrato grueso; en el primero se observó un aumento a medida que se acercaba a las desembocaduras asociado con la presencia de *M. curema*, *E. pisonis* y *C. kraussi*. (ej., Men, DD y Jer_3), en tanto que el segundo aumentó en las estaciones más alejadas, con presencia de *S. plumieri* y *Trichomycterus* sp (ej., Jer, Jer_1 y

Cñ_1); asimismo, se observó una asociación entre las estaciones intermedias (ej., Tor_1 y Pie_2) y especies del género *Poecilia* (Figura 3S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>).

Por otro lado, en la partición de la variación, todos los componentes explicaban significativamente ($p < 0,05$) un porcentaje de la variación en la abundancia de las especies (Tabla 4). A nivel individual, la fracción que explicaba el mayor porcentaje de la variación era la topográfica (13,7 %), seguida de la local (11,4 %) y la de cobertura (8,8 %), mientras que la única de las fracciones que combinaba la influencia de las variables y explicaba un porcentaje de la variación, fue la interacción de las tres variables (Figura 4).

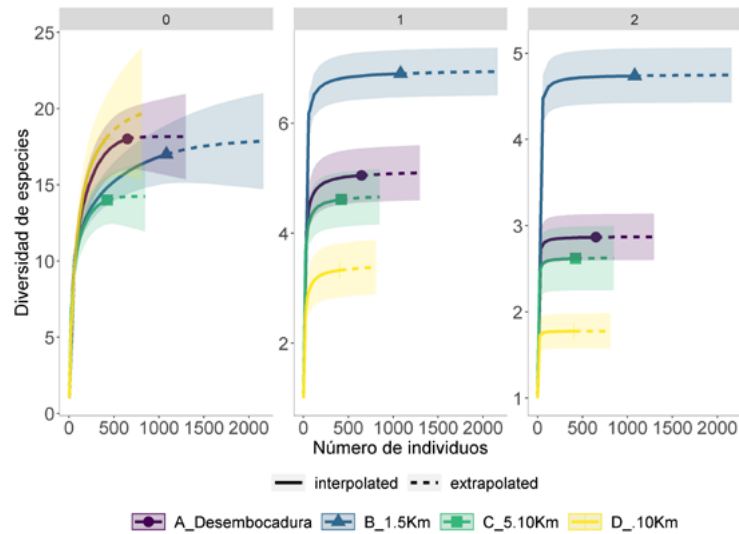


Figura 3. Diversidad de especies en los ensamblajes ícticos de los río costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta. Riqueza de especies (q^0), diversidad de orden q^1 y diversidad de orden q^2

Tabla 4. Análisis de la partición de la variación de las variables seleccionadas

Componente	AdjR ²	p
L	0,1869	0,004
C	0,2129	0,001
T	0,2188	0,001
L+C	0,2458	0,002
L+T	0,2949	0,001
C+T	0,2691	0,003
L+C+T	0,3829	0,001
L (C+T)	0,114	0,025
C (L+T)	0,088	0,041
T (L+C)	0,137	0,017
g	0,192	
R	0,617	

AdjR²= R² ajustado para el porcentaje de variación. p=valor de significancia estadística ($p < 0.05$). L=variación local, C=variación coberturas, T=variación topográfica, L+C=variación explicada por los componentes local y de cobertura, L+T=variación explicada entre el componente local y la topografía, T+C=variación explicada entre el componente de cobertura y el topográfico, L+C+T=variación total explicada, L|(C+T) =variación pura local, C|(L+T) =variación pura coberturas, T|(L+C), variación pura topográfica, g=variación compartida por los tres componentes, R=variación sin explicar(Residual).

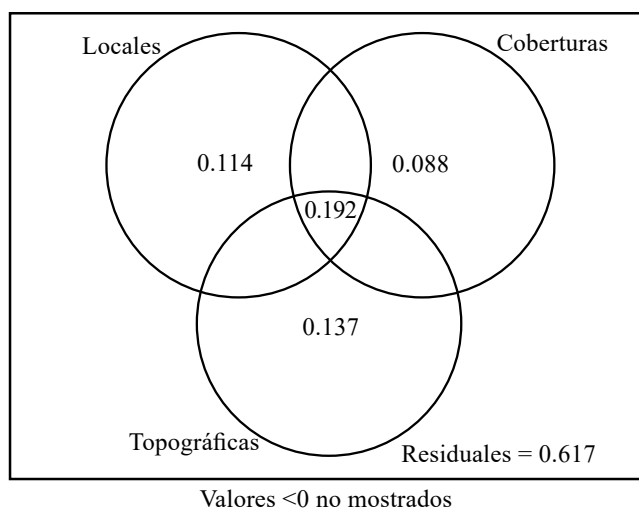


Figura 4. Análisis de la partición de la variación para los componentes locales, de cobertura y topográficos. Los círculos no representan proporciones; los valores representan el R² ajustado; los valores de R² negativos no se muestran

Discusión

En general, los resultados respaldan parcialmente las hipótesis propuestas, ya que evidenciaron que la estructura y la diversidad de los ensamblajes ícticos se asociaba con la distancia a la desembocadura y, además, la composición y la abundancia de la ictiofauna se veía influenciada por el tipo de sustrato y el cambio de la cobertura generado por la urbanización.

Según los resultados, la comunidad íctica de los ríos costeros de la SNSM parece obedecer a un gradiente longitudinal, en el que se observa una variación en la composición de especies, así como una disminución de su diversidad. Se evidenció que las estaciones más cercanas a las desembocaduras (ensamblajes A y B), se caracterizaban por la prevalencia de especies marinas, algunas de ellas en su estado juvenil en búsqueda de alimento y refugio (*C. chrysurus* y *O. saliens*) (Chaves & Umbria, 2003), así como de especies estuarinas con capacidad de soportar ligeros cambios de salinidad (*M. lineatus* y *Citharichthys spilopterus*) (Miranda-Marure *et al.*, 2004; Sánchez-Gil *et al.*, 2008), y otras eurihalinas con posibilidad de desplazarse entre ambientes de agua dulce y salobre (*G. dormitor* y *E. pisonis*) (Winemiller & Ponwith, 1998).

En aquellas estaciones más alejadas de las desembocaduras (ensamblajes C y D), en cambio, se registró una mayor prevalencia de especies dulceacuícolas primarias. Algunas de ellas se caracterizan por ser generalistas con habilidad para explotar diferentes hábitats (*Cregrutus affinis*, *Gephyrocharax melanocheir* y *Hemibrycon sierraensis*) (Castro-Rubio, 2019; Ibarra-Trujillo & García-Alzate, 2017); también se encontraron otras más especialistas, asociadas con hábitos bentónicos (*Trichomycterus* sp., *Lasiancistrus caucanus* y *Cordylancistrus tayrona*) (Provenzano *et al.*, 2017; Samudio, 2004; Winemiller, 1989) y vegetación y raíces sumergidas (*Eingenmannia camposi* y *Andinoacara latifrons*) (Ferreira, 2007; Morales & García-Alzate, 2016).

Sin embargo, en términos de abundancia, las especies diádromas *S. plumieri*, *D. monticola* y *A. banana* predominaron en todos los ensamblajes, especialmente en aquellas estaciones más alejadas de la desembocadura. Esto se explicaría por su comportamiento migratorio aguas arriba y su habilidad para sortear rápidos y caídas de aguas (Blanco-Cervantes, 2018; Eslava & Díaz, 2011; Keith, 2003).

El patrón longitudinal hallado es consistente con lo reportado para ríos y arroyos costeros de las zonas tropical y templada (Rahel & Hubert, 1991; Rodiles-Hernández *et al.*, 1999), especialmente en Centroamérica, en los ríos Claro (Lyons & Schneider,

1990), Tortuguero y Sierpe (**Winemiller & Leslie**, 1992), Lacanja (**Rodiles-Hernández et al.**, 1999), Monkey (**Esselman et al.**, 2006), Espíritu Santo y Mameyes (**Hein et al.**, 2011), Tamesí y Guayalejo (**García-De León et al.**, 2018) donde se ha reportado que la distribución de la ictiofauna, así como su diversidad, obedecen a una zonificación longitudinal. Este patrón de organización puede deberse al recambio de especies o a su anidamiento; en el caso del presente estudio, un recambio de especies entre los distintos ensamblajes posiblemente explicaría mejor el patrón longitudinal observado (**López-Delgado et al.**, 2019; **Winemiller**, 1989).

Se han propuesto diversos factores para explicar los patrones longitudinales en la estructura y la diversidad de las comunidades ícticas; entre ellos se destacan la complejidad, la diversificación y las características de los hábitats (presencia de rápidos y remansos, ancho, profundidad y tipo de sustrato), los cambios en las condiciones fisicoquímicas, como la salinidad y la temperatura, y el tipo de coberturas (**Jackson et al.**, 2001). Además, la distribución de las especies diádromas puede verse influenciada por barreras físicas (bocatomas y carreteras) (**Hein et al.**, 2011; **Trombulak & Frissell**, 2000), la degradación de los ecosistemas y las interacciones con las especies dulceacuícolas (**Holmquist et al.**, 1998).

A nivel local y en cuanto a la estructura de los ensamblajes en términos de distribución y abundancia, los más alejados de la desembocadura parecieran estar determinados por factores ambientales (modelo Zipf) (**Matthews & Whittaker**, 2014), lo que reflejaría un filtro ambiental dentro de los ríos costeros. Sin embargo, en aquellas zonas más cercanas a la desembocadura, donde confluyen especies dulceacuícolas, diádromas y eurihalinas, parece ser más determinante la disponibilidad de recursos y la capacidad que tienen las especies de explotarlos (modelo de preferencia de nicho) (**Matthews & Whittaker**, 2014), lo cual se basa en que la abundancia de la especie es un reflejo de la capacidad competitiva y el aprovechamiento del recurso disponible.

Por lo general los ensamblajes parecen estar determinados principalmente por el tipo de sustrato y las coberturas; además, pese a que no se tuvieron en cuenta otras variables como la profundidad, la velocidad o el número de rápidos y remansos, es posible asociar la presencia de algunas especies en las estaciones más alejadas de la desembocadura con la oferta de hábitats y condiciones ambientales, como el aumento del número de especies bentónicas asociadas a diferentes tipos de sustratos (*Trichomycterus* sp. y *L. caucanis*) (**Samudio**, 2004; **Winemiller**, 1989), y a la presencia de especies que explotan hábitats estructuralmente complejos (*E. camposi*) (**Ferreira**, 2007), a diferencia de las estaciones más cercanas, donde la mayoría de las especies son de hábitos neotónicos.

Asimismo, fue posible evidenciar cómo el sustrato grueso (roca y canto rodado) en las estaciones más alejadas permitiría que *S. plumieri* fuera la especie más abundante, pues ese tipo de sustrato presenta un alto crecimiento de la comunidad perifítica, lo que se traduce en una mayor disponibilidad de alimento (**Lyons**, 2005). Esta relación entre la distancia a la desembocadura y las características del hábitat con el aumento en la abundancia de algunas especies diádromas, se ha reportado en ríos y arroyos costeros de longitudes cortas tanto continentales como insulares (**Lorion et al.**, 2011).

Por otro lado, los sistemas lóticos pueden verse fuertemente influenciados por el uso del suelo a escala regional (**Richards et al.**, 1996), así como por las coberturas vegetales de la cuenca y la condición de la zona ribereña, que pueden afectar la calidad del agua y la estructura funcional de los ecosistemas (**Escobar-Sierra**, 2013; **Meador & Goldstein**, 2003). Así, los cambios en el paisaje debidos a procesos de urbanización, desarrollo de cultivos y ampliación de potreros, han demostrado ser indicadores de poca calidad ambiental, en tanto que la cobertura de bosques se asocia con una buena condición ambiental (**Escobar-Sierra**, 2013; **Wang et al.**, 2001).

Las zonas que presentan un mayor porcentaje de urbanización suelen estar sujetas a un aumento de sedimentación, presencia de residuos orgánicos no deseados, alteración de la estructura física de los hábitats, así como una disminución del oxígeno disuelto y

cambios en la oferta alimenticia (**Escobar-Sierra, 2013; Wang et al., 2001**). Por lo tanto, es posible que estas condiciones, producto de acciones antrópicas, puedan favorecer la presencia de especies resistentes, como las que pertenecen al género *Poecilia*, debido a algunas características de sus historias de vida (ovoviparidad y tolerancia a la hipoxia y a altas temperaturas), lo que les permite establecerse en zonas perturbadas (**Gordon et al., 2009; Poveda-Cuellar et al., 2018**).

De igual manera, algunas especies oportunistas de amplia distribución pertenecientes a Cichlidae como *Caquetaia kraussii* y especies invasoras como *Oreochromis niloticus* se han asociado a este tipo de ambiente (**González et al., 2005**). La asociación de especies de Poeciliidae y Cichlidae con ambientes perturbados por actividades antrópicas, se ha documentado en varios estudios en Suramérica (**Gordon et al., 2009; Hulsman et al., 2008**), lo que sugiere que puedan emplearse como especies indicadoras de la degradación en ríos y arroyos costeros de la SNSM.

Sin embargo, las demás coberturas no ofrecieron una explicación, posiblemente debido a un efecto de la relación espacial con la distancia a la desembocadura y el establecimiento de centros urbanos en las zonas más bajas, que tienen pendientes suaves o planas, lo que favorece el desarrollo de infraestructura de carreteras y centros turísticos. Esto podría estar enmascarando los efectos de las otras coberturas sobre la estructura de los ensamblajes ícticos en los ríos de la SNSM; por lo tanto, este tipo de análisis de coberturas debe hacerse con cautela, aunque sea evidente el impacto negativo de la urbanización sobre los ecosistemas acuáticos.

Conclusiones

Se evidenció que la ictiofauna obedecía a un patrón de organización longitudinal, al parecer determinado por algunas variables ambientales como el tipo sustrato, el tipo de cobertura y la distancia a la desembocadura, lo cual puede favorecer una alta heterogeneidad a nivel espacial y respaldaría la conformación de ensamblajes que se diferencian en su composición, estructura y diversidad. Esta constatación permitiría sugerir estrategias de conservación que integren la importancia de preservar la conectividad longitudinal natural del caudal y las coberturas vegetales, y de mitigar las presiones antrópicas, como la expansión urbana, que alteren sensiblemente las condiciones ambientales y afecten negativamente la diversidad íctica.

Información suplementaria

Ver la información suplementaria en <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>

Agradecimientos

A la Universidad del Tolima y a su programa de Maestría en Ciencias Biológicas, que financiaron e hicieron posible la realización de los muestreos y la recolección del material biológico, así como a los compañeros y estudiantes que colaboraron en la recolección de los ejemplares durante la salida de campo, y a la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, por el préstamo de material biológico.

Contribución de los autores

JSO: captura de los ejemplares y revisión de especímenes de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, sección ictiología (GZUT-IC); análisis de datos, y redacción del manuscrito. FAVN: captura de los ejemplares, ajustes estadísticos y redacción del manuscrito. EOLD: captura de los ejemplares, ajustes estadísticos y redacción del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Albornoz-Garzón, J. G., Conde-Saldaña, C. C., García-Melo, J. E., Taphorn, D. C., Villa-Navarro, F. A.** (2018). A new species of *Creagrutus* (Characidae: Stevardiinae) from the upper Río Magdalena, Colombia. *Zootaxa*, 4482(2), 341-354.
- Albornoz-Garzón, J. G., Conde-Saldaña, C. C., López-Delgado, E. O., García-Melo, J. E., Villa-Navarro, F. A.** (2020). Fishes from the Río Alvarado drainage, Upper Río Magdalena Basin, Colombia. *Check List*, 16(5), 1181-1198.
- Anderson, M. J.** (2005). *Permutational multivariate analysis of variance* (pp. 1–24). University of Auckland.
- Barragán, M. F., Tamaris-Turizo, C. E., Rúa-García, G. A.** (2017). Comunidades de insectos acuáticos de los tres flancos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Biota Colombiana*, 17(2 SE-Artículos), 47-61. <https://doi.org/10.21068/C2016.v17n02a05>
- Blanchet, F. G., Legendre, P., Borcard, D.** (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623-2632. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Blanco-Libreros, J. F.** (2015a). ¿Qué es una cuenca pericontinental? In C. A. Lasso, J. F. Blanco y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*, (pp. 35-59), Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Blanco-Libreros, J. F.** (2015b). Generalidades del entorno geológico e hidro-climatológico de las cuencas pericontinentales. In C. A. Lasso, J. F. Blanco y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*. (pp. 35-59), Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Blanco-Libreros, J. F., Carvajal, J. D., Escobar-Sierra, C., Jiménez-Segura, L. F., Sánchez-Duarte, P., Lasso, C. A.** (2015). La diadromía como convergencia evolutiva en peces, crustáceos decápodos y gasterópodos en Las cuencas pericontinentales de Colombia. In C. A. Lasso, J. F. Blanco, y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*. (pp. 95-111). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Blanco-Libreros, J. F., Escobar-Sierra, C., Carvajal-Quintero, J. D.** (2014). Gorgona, Baudó y Darién (Chocó Biogeográfico, Colombia): ecorregiones modelo para los estudios ecológicos de comunidades de quebradas costeras. *Revista de Biología Tropical*, 62, 43-64.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P.** (2011). *Numerical ecology with R*. Springer Science y Business Media.
- Carpenter, K. E., De Angelis, N.** (2002). *The living marine resources of the Western Central Atlantic* (Vol. 2). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Castaño-Uribe, C.** (1999). *Sierras y serranías de Colombia* (C. Castaño-Uribe (ed.)). Colección Ecológica Banco de Occidente.
- 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.
- Conde-Saldaña, C. C., Albornoz-Garzón, J. G., García-Melo, J. E., Dergam, J. A., Villa-Navarro, F. A.** (2019). A new species of *Pimelodella* Eigenmann y Eigenmann, 1888 (Siluriformes: Heptapteridae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Zootaxa*, 4668(4), 562-574.
- Dahl, G.** (1971). *Los peces del norte de Colombia*. Ministerio de Agricultura, Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables (INDERENA).
- Hein, C. L., Pike, A. S., Blanco-Libreros, J. F., Covich, A. P., Scatena, F. N., Hawkins, C. P., Crowl, T. A.** (2011). Effects of coupled natural and anthropogenic factors on the community structure of diadromous fish and shrimp species in tropical island streams. *Freshwater Biology*, 56(5), 1002-1015. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02537.x>

- Herrera-Collazos, E. E., Galindo-Cuervo, A. M., Maldonado-Ocampo, J. A., Rincón-Sandoval, M.** (2020). Three new species of the *Eigenmannia trilineata* species group (Gymnotiformes: Sternopygidae) from northwestern South America. *Neotropical Ichthyology*, 18(1), e180085.
- Hill, M. O.** (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., Chao, A., Hsieh, M. T. C.** (2016). Package 'iNEXT.' <http://Chao Stat Nthu Edu Tw/Blog/Software-Download/>
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., Olden, J. D.** (2001). What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1), 157-170. <https://doi.org/10.1139/f00-239>
- Keith, P.** (2003). Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology*, 63(4), 831-847. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00197.x>
- Londoño-Burbano, A., Reis, R. E.** (2019). A taxonomic revision of *Sturisomatichthys* Isbrücker and Nijssen, 1979 (Loricariidae: Loricariinae), with descriptions of three new species. *Copeia*, 107(4), 764-806.
- 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. <https://doi.org/10.1002/ecy.2940>
- Lorion, C. M., Kennedy, B. P., Braatne, J. H.** (2011). Altitudinal gradients in stream fish diversity and the prevalence of diadromy in the Sixaola River basin, Costa Rica. *Environ Biol Fish*, 91(1), 487-499. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9810-6>
- Lyons, J., Schneider, D. W.** (1990). Factors influencing fish distribution and community structure in a small coastal river in southwestern Costa Rica. *Hydrobiologia*, 203(1), 1-14.
- Magurran, A. E.** (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwells. Oxford, UK.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega-Lara, A., Usma, J. S., Galvis, G., Villa-Navarro, F. A., Vásquez, L., Prada-Pedrerros, S., Ardila, C.** (2005). *Peces de los Andes de Colombia*. Instituto HUMBOLDT Colombia.
- Matthews, T. J., Whittaker, R. J.** (2014). Fitting and comparing competing models of the species abundance distribution: assessment and prospect. *Frontiers of Biogeography*, 6 (2), 67-82.
- 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 Bitá River Basin, Colombia. *Limnologia*, 80, 125743. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125743>
- Montoya-Ospina, D. C., Villa-Navarro, F. A., López-Delgado, E. O.** (2018). Composition and structure of the fish community structure in the Anchique River sub-basin, Tolima, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 66(1), 336-351.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H.** (2013). Package 'vegan.' *Community Ecology Package, Version*, 2(9), 1-295.
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D.** (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10), 2614-2625. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2614:VPOSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2)
- 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.
- Petry, P., Schulz, U. H.** (2006). Longitudinal changes and indicator species of the fish fauna in the subtropical Sinos River, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 69(1), 272-290. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01110.x>
- Provenzano, F., Milani, N., Ardila, C.** (2017). A new species of the catfish genus *Cordylancistrus* (Siluriformes, Loricariidae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Zootaxa*, 4329(3), 256-266.
- Rahel, F. J., Hubert, W. A.** (1991). Fish Assemblages and Habitat Gradients in a Rocky Mountain–Great Plains Stream: Biotic Zonation and Additive Patterns of Community Change. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120(3), 319-332. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1991\)120<0319:FAAHGI>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1991)120<0319:FAAHGI>2.3.CO;2)
- Robertson, D. R., Peña, E. A., Posada, J. M., Claro, R.** (2015). *Peces costeros del Gran Caribe: sistema de información en línea. Versión 1.0*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.

- Rúa-García, G. A.** (2012). *Distribución y composición de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera en cuatro ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia*. Tesis de pregrado. Universidad del Magdalena. Programa de Biología, Santa Marta.
- Villa-Navarro, F. A., Sánchez-Duarte, P., Acero, A., Lasso, C. A.** (2015). Composición y estructura de la ictiofauna de ríos y arroyos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta, caribe colombiano. In C. A. Lasso, J. F. Blanco-Libreros, y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*. (pp. 315-337). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Viloria-de la Hoz, J.** (2005). *Sierra Nevada de Santa Marta: Economía de sus recursos naturales. Documentos de Trabajo Sobre Economía Regional y Urbana*. Banco de la República de Colombia.
- Wang, L., Lyons, J., Kanehl, P., Bannermann, R.** (2001). Impacts of Urbanization on Stream Habitat and Fish Across Multiple Spatial Scales. *Environmental Management*, 28(2), 255-266. <https://doi.org/10.1007/s0026702409>
- Winemiller, K. O., Flecker, A. S., Hoeninghaus, D. J.** (2010). Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 84-99. <https://doi.org/10.1899/08-048.1>
- Winemiller, K. O., Leslie, M. A.** (1992). Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes*, 34(1), 29-50. <https://doi.org/10.1007/BF00004783>

Artículo original

Ecología trófica y consumo incidental de microplásticos en peces (Sciaenidae) y su relación con la dinámica ambiental en la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano

Trophic ecology and incidental ingestion of microplastics in fish (Sciaenidae) and its relationship with environmental dynamics in Tumaco Bay, Colombian Pacific

✉ José Vivas-Sánchez^{1,*}, ✉ Diego Gamboa-García¹, ✉ Guillermo Duque²

¹ Grupo de Investigación en Ecología Y Contaminación Acuática, Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

² Facultad de Ingeniería y Administración, Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

Resumen

La familia de peces Sciaenidae es importante para el comercio y la soberanía alimentaria de los habitantes de la bahía de Tumaco, en el Pacífico colombiano. Sin embargo, hay pocos estudios sobre sus hábitos tróficos en esta bahía. En ese contexto, en este estudio nos propusimos determinar la ecología trófica y la ingesta incidental de microplásticos en peces Sciaenidae, así como su relación con la dinámica ambiental en la bahía de Tumaco. Para ello se hicieron cuatro muestreos (2020-2021) con artes de pesca artesanales (anzuelo, changa, transmallo) y se capturaron 467 individuos para examinar el contenido estomacal de los peces. Los ítems alimentarios fueron pesados y clasificados. Se estimó para cada especie la preferencia de presa, la similitud y diferencias espaciotemporales en las dietas y la asociación entre la dieta y los factores ambientales. Se encontró que los crustáceos representaron un ítem alimentario de consumo constante (92 %) y de gran importancia (80 %) para la mayoría de las especies. Además, los mayores consumos de crustáceos se presentaron en la zona externa del estuario, asociada a una mayor salinidad, oxígeno disuelto y transparencia, lo que determina mayor abundancia y riqueza de este recurso. Por otro lado, se detectó la ingesta incidental de microplásticos en 30 ejemplares, pertenecientes a 10 especies (70 % de ellas de interés comercial). Se concluyó que en la bahía de Tumaco se aprovechan los crustáceos, un recurso alimenticio común y abundante, y se evidenció la presencia de microplásticos en los peces.

Palabras clave: Ecosistemas costeros; Hábitos tróficos; Microplástico; Pesca artesanal; Red trófica.

Abstract

The Sciaenidae family of fish is important for trade and food sovereignty for the inhabitants of Tumaco Bay, Colombian Pacific. However, there are few studies on its trophic habits in this bay. In this sense, our objective was to determine the trophic ecology and incidental ingestion of microplastics in the Sciaenidae family, as well as its relationship with the environmental dynamics on Tumaco Bay. We collected four samples (2020-2021) with artisanal fishing gear (hook and line, trawl net, gillnet), capturing 467 individuals. Then, we examined the stomach content of the fish and weighed and classified the food items. We estimated the prey preference, similarity, and diet spatiotemporal differences in each species and the association between diet and environmental factors. We found that crustaceans represented a constant food item (92%) of high importance (80%) for most species. Besides, the highest crustacean consumption occurred in the outer zone of the estuary, associated with higher salinity, dissolved oxygen, and transparency, which favors the abundance and richness of this item. On the other hand, incidental consumption of microplastics was detected in 30 specimens belonging to 10 species (70% of them are of commercial interest). We concluded that crustaceans, a common and abundant food resource in Tumaco Bay, are presently exploited, but the presence of microplastics in fish was evidenced.

Keywords: Artisanal fishing; Coastal ecosystem; Food web; Microplastic; Trophic habits.

Citación: Vivas-Sánchez J, Gamboa-García D, Duque G. Ecología trófica y consumo incidental de microplásticos en peces (Sciaenidae) y su relación con la dinámica ambiental en la bahía de Tumaco, Pacífico colombiano.

Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)571-590, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyfn.1893>

Editor: Arturo Acero

***Correspondencia:**

José Vivas-Sánchez;
jvivass@unal.edu.co

Recibido: 20 de marzo de 2023

Aceptado: 22 de agosto de 2023

Publicado en línea: 18 de septiembre de 2023



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

Introducción

Los estuarios son ecosistemas de transición que se caracterizan por presentar gradientes ambientales producto, ante todo, de la mezcla entre los sistemas marinos y de agua dulce (Ferreira *et al.*, 2019). Estas zonas son muy productivas, exhiben variaciones naturales en los parámetros bióticos y abióticos, y presentan cambios estacionales (Mcelligott & Chick, 1996) que, en su conjunto, influyen en la disponibilidad de recursos, así como en las estrategias de alimentación de la biota (Blasina *et al.*, 2016) Sciaenidae. En consecuencia, la dinámica de los parámetros oceanográficos dentro de un área relativamente pequeña y semicerrada resulta en una diversidad de hábitats, así como en la complejidad de los factores naturales y las interferencias antrópicas, entre estas, la contaminación (Ferreira *et al.*, 2019).

En este sentido, los peces que pasan mayor tiempo en los estuarios son vulnerables al consumo incidental de todo tipo de contaminantes, especialmente de microplásticos (Ferreira *et al.*, 2019). Los microplásticos son micropartículas sintéticas con un diámetro inferior a los 5 mm, que se generan de fuentes primarias y secundarias. Los microplásticos primarios se fabrican intencionalmente para diversas aplicaciones, entre las que se destacan los productos de cuidado personal y cosméticos (por ejemplo, limpiadores faciales, detergentes, pasta de dientes, polvos faciales, cremas desvanecedoras, espumas de afeitado, entre muchos otros); los secundarios, por su parte, se originan a partir de procesos físicos, químicos y biológicos que resultan en la fragmentación del plástico (Ashrafy *et al.*, 2023). Los microplásticos pueden llegar a los estuarios a través de la disposición directa de residuos sólidos, el desgaste de las redes de pesca y transportados en los efluentes domésticos (Barletta *et al.*, 2020).

Asimismo, los microplásticos pueden ser fácilmente ingeridos por la fauna acuática debido a su alta biodisponibilidad y su tamaño (Lusher, 2015). La ingestión de microplásticos puede provocar diversas anomalías morfológicas en los peces, estrés oxidativo y fisiológico, reducción de las actividades enzimáticas, falsa satisfacción del hambre, baja tasa de crecimiento, complicaciones reproductivas (Sutton *et al.*, 2016), así como obstrucciones internas y daños en el tracto digestivo (Baalkhuyur *et al.*, 2018). Además, se ha registrado que la presencia de microplásticos en el tracto gastrointestinal puede generar efectos negativos asociados con los aditivos incorporados durante su fabricación o los contaminantes ambientales absorbidos por los plásticos en el transcurso del tiempo (Rochman *et al.*, 2013). Por otro lado, estas partículas pueden biomagnificarse a lo largo de las redes tróficas debido a su naturaleza no degradable (Reisser *et al.*, 2014). Por lo tanto, los depredadores superiores pueden estar más expuestos tanto a la ingestión directa como a la transferencia trófica de una presa previamente contaminada con microplásticos (Ferreira *et al.*, 2019).

Por ello, cobra importancia el estudio de la ecología trófica de los peces, ya que permite examinar la superposición de nichos ecológicos y la competencia entre depredadores, e investigar las relaciones intraespecíficas e interespecíficas en la red trófica, siendo esto fundamental en los modelos de pesquerías de múltiples especies (Sá *et al.*, 2006). Para comprender la ecología trófica de los peces deben estudiarse sus hábitos alimentarios. Sin embargo, dadas las dificultades inherentes a la observación *in situ* de dichos hábitos, se ha utilizado el análisis del contenido estomacal como el método más común para estudiar su dieta (Sá *et al.*, 2006). También, los hábitos alimentarios y la distribución espaciotemporal son muy variados, lo cual reduce la competencia por recursos (Piet *et al.*, 1998). Muchos de los patrones de comportamiento y las adaptaciones morfológicas de las especies han evolucionado en respuesta a la necesidad de capturar alimentos, los requisitos de reproducción y la evasión de depredadores (Labropoulou & Eleftheriou, 1997). Así, dichas adaptaciones les permiten aprovechar determinados tipos de presa (Russo *et al.*, 2008).

En el caso de los peces de la familia Sciaenidae (conocidos comúnmente como corvinas), se han registrado especies demersales que habitan fondos lodosos o arenosos (Rueda *et al.*, 2006), en su mayoría de hábitos costeros y dependencia estuarina durante

etapas ontogénicas debido a su gran adaptabilidad a las condiciones fisicoquímicas fluctuantes (temperatura, salinidad, turbidez y oxígeno disuelto) (Blasina *et al.*, 2016). En el Pacífico colombiano se han registrado 49 especies (Muriel-Hoyos & Carmona-Guerra, 2020), las cuales contribuyen de manera importante a la riqueza y ensamblaje de peces demersales en él (Sánchez-Gil & Yáñez-Arancibia, 1998). Son principalmente depredadores y su dieta incluye peces pequeños, invertebrados bentónicos y cefalópodos (Castro, 2019). Constituyen un componente importante de las pesquerías artesanales y de arrastre industrial, siendo el grupo más diverso y uno de los de mayor abundancia dentro de la captura incidental del camarón de aguas someras (Castro, 2019; Martínez-Muñoz, 2012; Zárrate, 2008) Además, constituyen una importante fuente de proteína y son apetecidos comercialmente en el mercado local y nacional (Rueda *et al.*, 2006).

Los peces de la familia Sciaenidae en la bahía de Tumaco han sido importantes para el comercio y la soberanía alimentaria de los habitantes de la zona; sin embargo, se registran pocos estudios sobre sus hábitos tróficos en esta bahía. Por ello, en este estudio nos propusimos determinar la ecología trófica y el consumo incidental de microplásticos en peces de la familia Sciaenidae, y su variación con respecto a las dinámicas ambientales en la bahía de Tumaco. Por un lado, se esperaba que las variaciones espaciotemporales en la bahía influyeran en la abundancia y la disponibilidad de diversas presas apetecibles para los peces, por lo que se presentarían diferentes nichos entre especies. Por otro lado, teniendo en cuenta la inadecuada gestión de residuos sólidos en la bahía de Tumaco y la gran cantidad de residuos plásticos que terminan en las zonas costeras (Villarreal & Bastidas, 2016), se esperaba encontrar en los peces de la familia Sciaenidae la ingesta incidental de microplásticos debido a dicha contaminación.

Materiales y métodos

Área de estudio

La bahía de Tumaco se ubica en el extremo sur de la costa pacífica colombiana, en el departamento de Nariño, entre la latitud $1^{\circ} 45'$ y $2^{\circ} 00'$ N y la longitud $78^{\circ} 30'$ y $78^{\circ} 45'$ W, con un área aproximada de 350 km^2 y profundidades que varían entre 0 y 50 m (Figura 1) (Tejada, 2003); recibe el aporte de ocho ríos, entre los cuales se destacan el Rosario, el Mira y el Patía. Este hecho, y la gran cantidad de sedimentos que recibe, hacen de la bahía un sistema hidrográfico complejo (Tejada *et al.*, 2003). La bahía presenta, además, las temperaturas más bajas del Pacífico colombiano debido a factores como la radiación solar, la distribución de vientos, las precipitaciones, la intensidad de los aportes fluviales en las desembocaduras de los ríos y las variaciones de la corriente de Humboldt y la

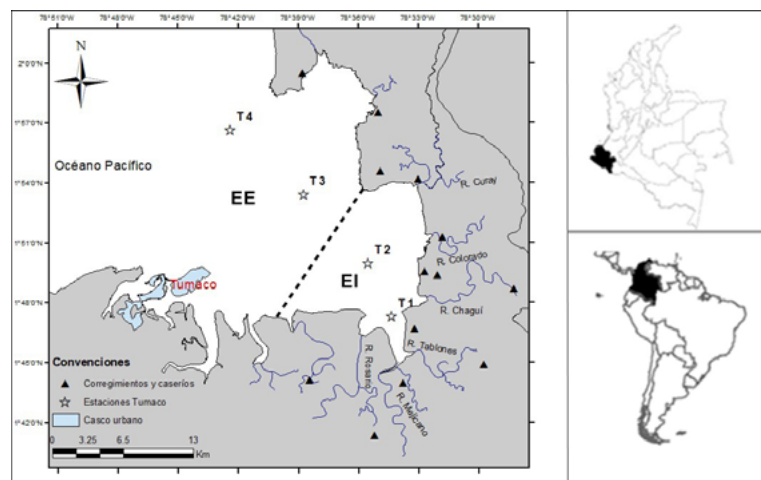


Figura 1. Bahía de Tumaco: área de estudio y estaciones de muestreo

contracorriente ecuatorial (**IDEAM-METEO**, 2008). También registra una alta humedad, con un promedio anual superior al 86 %, una elevada nubosidad y pocas horas de brillo solar durante la mayor parte del año (**Tejada et al.**, 2003).

Cabe destacar que el sitio de muestreo se dividió en dos sectores: estuario interno (EI) y estuario externo (EE) (**Figura 1**). El estuario interno se caracteriza por una mayor influencia de las aguas dulces y sedimentos provenientes de la descarga de los ríos, en tanto que el externo presenta agua más salada y una mayor influencia marina (**Piccolo & Perillo**, 1997).

Fase de campo

Se hicieron cuatro muestreos en el periodo entre la temporada lluviosa (febrero-marzo) y la seca (octubre-diciembre) de 2020 y 2021 en cuatro estaciones de la bahía de Tumaco (**Figura 1**). En cada estación se midieron por triplicado los parámetros fisicoquímicos del agua: salinidad (ups), temperatura (°C) y oxígeno disuelto (mg/L), con una sonda multiparamétrica (Thermo Scientific Orion Five Stars), así como la transparencia (cm), con un disco Secchi.

Se obtuvieron muestras biológicas (peces) en cada estación mediante tres artes de pesca artesanales: línea de anzuelo o palangre de fondo, red de arrastre o changa y trasmallo. La línea de anzuelo de 10 mm de calibre, con una distancia entre anzuelos de 1,5 m y de fondo a boya de 1,2 m, situada a 7 m de profundidad, con un tiempo efectivo de pesca de 45 a 50 min. La red de arrastre o changa tenía un ojo de malla de 25,4 mm, un largo de relinga de 6 m y se situó a una profundidad de 12 m en T₁ y T₂ y 18 m en T₃ y T₄, con un tiempo efectivo de pesca de 10 a 11 min. El trasmallo tenía un ojo de malla de 50,8 mm, un largo de red de 360 m, y se situó a una profundidad de 3 m, con un tiempo efectivo de pesca de 30 a 60 min. Los peces capturados se separaron en bolsas plásticas rotuladas con el número de la estación y el arte de pesca y posteriormente se almacenaron en neveras con hielo para llevarlos al laboratorio, con el fin de identificarlos y procesarlos.

Fase de laboratorio

Los peces recolectados fueron identificados taxonómicamente siguiendo las claves de identificación de la FAO (**Fischer et al.**, 1995), las bases de datos de Fishbase (**Froese & Pauly**, 2022) y del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (**Robertson & Allen**, 2015), y a partir de la revisión bibliográfica. Después se midieron las longitudes total y estándar y el peso total de cada individuo.

Se extrajo el estómago y se conservó en formol al 4 %. Los ítems alimentarios se observaron en el estereoscopio y se clasificaron en las siguientes categorías: crustáceos (Cru), peces (Pe), moluscos (Mol), anélidos (An), detritos (De), microplásticos (MP) y material digerido. Estos ítems se secaron en el horno a 70 °C durante 24 h y posteriormente se contaron y pesaron en una balanza analítica (precisión de 0,0001 g) (**Majdi et al.**, 2018). Para la correcta identificación de microplásticos se realizó una prueba de resistencia térmica.

Tratamiento de datos

Con el fin de determinar la ecología trófica, se calcularon los siguientes índices: composición numérica (CN) (Ec.1), composición gravimétrica (CG) (Ec.2), y frecuencia de presencia de presas (FO) (Ec.3). Además, la importancia de cada presa se determinó mediante el índice de importancia relativa (IIR) (Ec.4) y se determinó el coeficiente de vacuidad (CV) (Ec.5) (**Cagua et al.**, 2013; **Duque & Acero**, 2003; **Taufert et al.**, 2021). También se hizo un análisis de varianza multivariante permutacional (permANOVAs) utilizando 9999 permutaciones, con p<0,05 como diferencia significativa, así como un análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) transformando los datos (raíz cuadrada) y utilizando las matrices de similitud de Bray-Curtis para establecer diferencias y asociaciones entre la dieta de las especies.

Composición numérica (CN)

$$CN = 100 * \frac{\text{Número de presas del ítem } i}{\text{Número total de presas}} \quad (\text{Ecuación 1})$$

Composición gravimétrica (CG)

$$CG = 100 * \frac{\text{Peso de las presas del ítem } i}{\text{Peso de todas las presas}} \quad (\text{Ecuación 2})$$

Frecuencia de ocurrencia de presas (FO)

$$FO = 100 * \frac{\text{Ocurrencias de presas del ítem } i}{\text{Número total de estómagos con alimento}} \quad (\text{Ecuación 3})$$

Clasificación de las presas en:

- Constantes (presente en más del 50 % de las muestras)
- Accesorias (entre 25 y 50 %)
- Accidental (menos de 25 %)

Índice de importancia relativa (IIR)

$$IIR = FO * CG \quad (\text{Ecuación 4})$$

Clasificación de la importancia de las presas en:

- Baja (0 – 10 %)
- Secundaria (10 – 40 %)
- Alta (40 – 100 %)

Coefficiente de vacuidad

$$CV = 100 * \frac{\text{Número de estómagos vacíos}}{\text{Número total de estómagos analizados}} \quad (\text{Ecuación 5})$$

Para evaluar el efecto de la madurez sobre la ecología trófica, los individuos se dividieron según su longitud total en juveniles y adultos, como se observa en las ecuaciones 6 y 7 (Tirado-Ibarra *et al.*, 2018). Para detallar la variación espaciotemporal, se utilizaron el nMDS y el permANOVAs para identificar las asociaciones y los cambios en la dieta de las especies ocurridos entre épocas (lluvia-seca) y áreas (interna-externa).

$$\text{Log } L_{\infty} = 0,044 + 0,9841 * \text{Log } (\text{Talla máxima}) \quad (\text{Ecuación 6})$$

$$\text{Talla de madurez} = 0,8979 * \text{Log } L_{\infty} - 0,0782 \quad (\text{Ecuación 7})$$

Con el fin de relacionar la ecología trófica con la dinámica ambiental, inicialmente se hicieron nMDS para determinar la agrupación entre la dieta de las especies y los parámetros ambientales del agua. Además, se establecieron modelos aditivos generalizados (GAM) relacionando la respuesta de consumo de cada ítem alimentario con los parámetros fisicoquímicos del agua. Estos modelos son sensibles a asociaciones no lineales entre variables en las que los grados de libertad efectivos (edf) son un indicador del grado de no linealidad; los valores de edf equivalentes a 1 indican una relación lineal y los valores superiores indican relaciones no lineales. La desviación explicada representa la medida generalizada de bondad de ajuste (Hunsicker *et al.*, 2016).

Por último, se detectaron los peces con ingestión de microplásticos, se detalló el estado de madurez, la época y la zona, y se hicieron GAM para relacionar su consumo con los parámetros fisicoquímicos del agua. Asimismo, los microplásticos encontrados se examinaron visualmente, se contabilizaron y se describieron (tipo y color).

Resultados

Ecología trófica

Se evaluaron 467 individuos pertenecientes a 26 especies, de los cuales 93 no presentaron contenido estomacal (CV=19,91 %). Las especies con mayor vacuidad fueron *Cynoscion analis* (CV=66,67 %), *Cynoscion squamipinnis* (CV=33,33 %), *Stellifer typicus* (CV=31,09 %), *Stellifer fuerthii* (CV=21,74 %) y *Stellifer melanocheir* (CV=21,05 %) (Tabla 1).

En cuanto a los 374 ejemplares restantes, se encontró que para *S. typicus*, *S. pizarroensis*, *Larimus argenteus*, *S. melanocheir* y *S. oscitans* los crustáceos representaron un ítem alimentario muy importante y de consumo constante (IIR>40 % y FO>50 %), siendo

Tabla 1. Índices tróficos por especie

Especie	n ^a	CV (%)	Frecuencia				Importancia																		
			Constante	Accesoria		Accidental	Alta	Secundaria		Baja	Cru		Pe		Mol		An		De		MP				
			FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)	FO (%)	IIR (%)			
<i>Stellifer typicus</i>	119	31,09	93,90	84,27	20,73	1,62				1,22		17,07	0,36	9,76	0,01										
<i>Stellifer pizarroensis</i>	73	13,70	93,65	83,45	23,81	1,28	3,17	0,03	1,59	0,01	4,76	0,10	6,35	0,01											
<i>Stellifer imiceps</i>	64	7,81	96,61	86,06	15,25	0,35	1,69	0,01	5,08	0,13	27,12	1,39	1,69												
<i>Larimus argenteus</i>	48	14,58	97,56	89,06	17,07	0,42	4,88	0,02	2,44	0,01	17,07	0,47	17,07	0,06											
<i>Stellifer melanocheir</i>	38	21,05	96,67	89,72	6,67	0,06	3,33	0,02	3,33	0,03	10	0,10	3,33	0,02											
<i>Stellifer fuerthii</i>	23	21,74	100	84,76	5,56	0,08					33,33	4,62													
<i>Stellifer illecebrosus</i>	16	6,25	100	86,28	6,67					6,67	0,06	26,67	2,96	20	0,34										
<i>Paralonchurus dumerilii</i>	13	7,69	58,33	22,64	25	0,07	16,67	1,53	50	15,31	66,67	14,08													
<i>Cynoscion analis</i>	12	66,67	100	99,83							25	0,04													
<i>Cynoscion squamipinnis</i>	12	33,33	62,50	36,64	62,50	25,11					12,5	0,01	37,50	0,40											
<i>Stellifer oscitans</i>	12	25,00	100	98,69	22,22	0,29																			
<i>Cynoscion stolzmanni</i>	6	16,67	40	16	40	15,99	20	4,00			20		20	0,01											
<i>Stellifer ericymba</i>	5		100	92,31							40	3,08													
<i>Stellifer mancorensis</i>	4	25,00	100	92,70	66,67	2,65			33,33	1,11															
<i>Menticirrhus nasus</i>	3	33,33	100	97,19	50	1,40																			
<i>Menticirrhus panamensis</i>	3	33,33	100	54,56	50	0,10			50	17,91	50	4,71													
<i>Paralonchurus petersi</i>	3		100	69,14					33,33	6,58	33,33	3,70													
<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	2		100	36,82	100	41,15					50	11,01													
<i>Cynoscion reticulatus</i>	2		100	100																					
<i>Stellifer chrysoleuca</i>	2		100	99,94									50	0,03											
<i>Stellifer strabo</i>	2		100	56,82							50	21,59													
<i>Isopisthus remifer</i>	1		100	67,50	100	32,41															100	0,09			
<i>Larimus effulgens</i>	1		100	100																					
<i>Menticirrhus elongatus</i>	1		100	47,54							100	52,46													
<i>Nebris occidentalis</i>	1		100	99,51							100	0,49													
<i>Paralonchurus peruanus</i>	1				100	100																			

^a n = número de individuos; IIR = Índice de importancia relativa; FO = Frecuencia de ocurrencia de presas

su presa principal. Asimismo, los crustáceos fueron la presa principal de *S. imiceps*, *S. illecebrosus*, *C. analis*, *S. fuerthii* y *S. ericymba*, sin embargo, también se detectó el consumo de detritos de manera accesoria. Por otro lado, *Paralanchurus dumerilii*, *C. squamipinnis* y *C. stolzmanni* no consumían una única presa principal. En el caso de *P. dumerilii*, se encontró que consume de manera constante crustáceos (FO=58,33 %), anélidos (FO=50 %) y detritos (FO=66,67 %), siendo estos ítems de importancia secundaria ($IIR_{\text{crustáceos}} = 22,64 \%$, $IIR_{\text{anélidos}} = 15,31 \%$, $IIR_{\text{detritos}} = 14,08 \%$). Por otro lado, para *C. squamipinnis*, los peces (FO=62,5 %) y crustáceos (FO=62,5 %) fueron los ítems alimentarios constantes, pero de importancia secundaria ($IIR_{\text{crustáceos}} = 36,64 \%$, $IIR_{\text{peces}} = 25,11 \%$), en tanto que para *C. stolzmanni* los peces (FO=40 %) y crustáceos (FO=40 %) fueron de consumo accesorio e importancia secundaria ($IIR_{\text{crustáceos}} = 16 \%$, $IIR_{\text{peces}} = 15,99 \%$).

La mayoría de los crustáceos encontrados en los contenidos estomacales correspondieron a camarones, entre estos se identificó al camarón blanco (*Penaeus occidentalis*) y al camarón tigre (*Riampeneus byrdi*), así como camarones con tenazas. Además, en el contenido estomacal de un individuo de *C. squamipinnis* se identificó un bagre (*Ariopsis simonsi*), así como una corvina plateada o cajero (*Larimus* sp.) en el estómago de un *S. imiceps*.

En cuanto a los hábitos tróficos, se encontró que la dieta de las especies es diferente ($p(\text{PERM}) < 0,05$). No obstante, se observó que los crustáceos y los peces fueron las presas que explicaron en mayor medida las agrupaciones de algunas especies según su nicho alimentario (Figura 2). Con un 80 % de similitud, *L. argenteus*, *S. imiceps* y *S. typicus* compartieron una dieta compuesta principalmente por un elevado consumo de crustáceos. Asimismo, *S. fuerthii*, *S. ericymba* y *S. pizarroensis* compartieron una dieta conformada por crustáceos y un aumento en el consumo de detritos. Además, *S. oscitans* y *S. melanocheir* compartieron una dieta constituida por crustáceos, peces y moluscos. Por otro lado, con 60 % de similitud, compartieron nicho *C. stolzmanni* y *C. squamipinnis*, con una dieta principalmente piscívora.

Variación espaciotemporal

En la temporada lluviosa se observó una menor diversidad de especies (10), entre las cuales *L. argenteus* (n=9), *S. typicus* (n=7), *C. analis* (n=4), *C. stolzmanni* (n=3) y *C. squamipinnis* (n=2) representaron el 80 % de la abundancia. Además, en esta época los crustáceos y los peces fueron las presas con mayor contribución a la dieta de los peces (Figura 3). *L. argenteus* estuvo presente en ambos sectores, alimentándose principalmente de crustáceos y, en menor medida, detritos. De forma similar, *S. typicus* consumió crustáceos en ambos sectores, sin embargo, en el externo también exhibió un ligero aprovechamiento

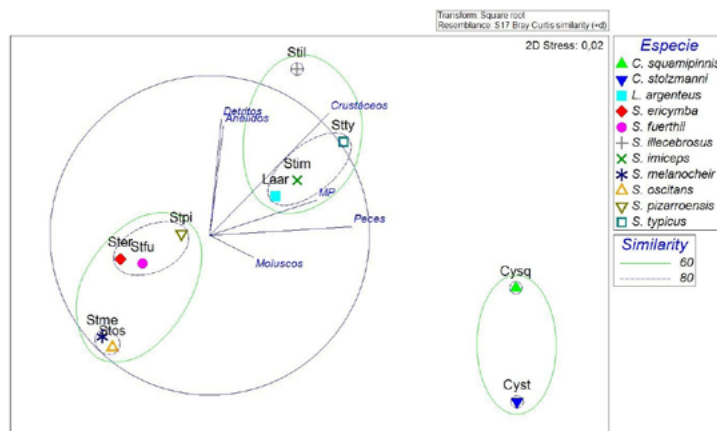


Figura 2. Análisis nMDS de la dieta de algunas especies de la familia Sciaenidae en la bahía de Tumaco. En el gráfico, las especies se denominan con las dos primeras letras del género y la especie.

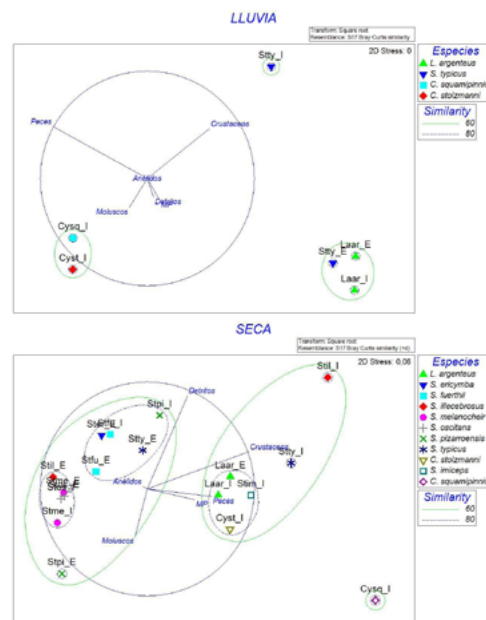


Figura 3. Análisis nMDS de la dieta de algunas especies de la familia Sciaenidae presentes en las temporadas de lluvia y seca. En el gráfico las especies se denominan con las dos primeras letras del género y la especie, así como del sector del estuario (I=interno; E=externo).

de detritos. En contraste, *C. squamipinnis* y *C. stolzmanni* compartieron nicho, compuesto por el consumo de peces exclusivamente en la zona interna, aunque *C. stolzmanni* también presentó un ligero aprovechamiento de moluscos.

En la temporada seca se observó una mayor diversidad de especies (23), de las cuales *S. typicus* (n=75), *S. pizarroensis* (n=63), *S. imiceps* (n=59), *L. argenteus* (n=32), *S. melanocheir* (n=30), *S. illecebrosus* (n=15) y *P. dumerilii* (n=12) representaron el 80 % de la abundancia. En esta época los crustáceos y los detritos fueron las presas que explicaron en mayor medida la distribución y agrupación de las especies según su nicho alimentario (**Figura 3**). Por un lado, *L. argenteus* estuvo presente en ambas zonas y, con un 80 % de similitud, compartió nicho alimentario con *S. imiceps* y *C. stolzmanni* en el área interna, caracterizada por un elevado consumo de crustáceos y, en menor medida, de peces. Por otro lado, *S. fuerthii*, presente en ambas zonas, con un 80 % de similitud, compartió nicho con *S. ericymba* y *S. typicus* en el área externa y con *S. pizarroensis* en la interna, caracterizándose por una dieta de crustáceos y detritos. Además, *S. melanocheir* y *S. oscitans*, presentes en ambas zonas, compartieron con una similitud de 80 % nicho alimentario con *S. illecebrosus* en el área externa; su dieta se compuso de crustáceos y un bajo contenido de detritos.

En el caso de aquellas especies que no compartieron nicho alimentario con otras, o presentaron diferencias en su nicho entre zonas, se encontró que *S. typicus* se alimentó mayormente de crustáceos en el área interna, en tanto que en *S. illecebrosus* hubo un mayor aprovechamiento de crustáceos y detritos en la zona interna. En contraste, *S. pizarroensis* en el área externa estuvo más influenciada por el consumo de moluscos y en la interna, por el de detritos. Por último, *C. squamipinnis* se diferenció de las demás especies porque presentó un nicho de elevada ingesta de peces.

Como puede observarse en la **tabla 1** y la **figura 3**, el recurso alimentario más importante para la mayoría de las especies de la familia Sciaenidae fueron los crustáceos y, en menor medida, los peces. En cuanto a las variaciones espaciales, se presentaron mayores o menores aprovechamientos de los recursos alimentarios, pero no se encontraron cambios en la presa principal entre sectores. En lo que respecta a las especies presentes tanto

en época seca como de lluvia, se halló que la dieta de *L. argenteus* estuvo compuesta principalmente por crustáceos en ambas temporadas. Por otro lado, *S. typicus* consumió más crustáceos en temporada seca ($23,64 \pm 3,57$ mg) que en la de lluvias ($22,32 \pm 10,65$ mg) (**Tabla 2**). En el caso del género *Cynoscion*, se encontró que *C. stolzmanni* presentó cambios en la dieta: en temporada lluviosa esta se compuso principalmente de peces ($58,55 \pm 26,94$ mg), en tanto que en la temporada seca primaron los crustáceos ($18,90 \pm 10,32$ mg). Por su parte, *C. squamipinnis* consumió en ambas épocas principalmente peces, siendo mayor el consumo en la temporada lluviosa ($101,20 \pm 34,37$ mg) que en la seca ($58,38 \pm 51,72$ mg).

En cuanto a la variación temporal en la dieta, se encontró que los adultos de *S. typicus* presentaron diferencias ($p(\text{PERM}) < 0,05$) en el consumo de crustáceos entre épocas, con un mayor aprovechamiento del recurso alimentario en la estación seca ($39,78 \pm 5,24$ mg) que en la de lluvia ($30,63 \pm 17,37$ mg) (**Tabla 3**).

Relación entre ecología trófica y dinámica ambiental

En época lluviosa se observó que *L. argenteus* presentó elevados consumos de crustáceos en ambos sectores del estuario, lo que se asoció con aguas de alta salinidad, concentración de oxígeno disuelto y transparencia. Algo similar ocurrió con *S. typicus* en el sector

Tabla 2. Variación en el consumo promedio de ítems alimentarios de especies comparables por temporadas.

Especie	n	Crustáceos (mg)	Peces (mg)	Detritos (mg)	MP (CN)
Temporada de lluvia					
<i>Cynoscion squamipinnis</i>	2		$101,20 \pm 34,37$	$0,15 \pm 0,11$	$29,17 \pm 4,17$
<i>Cynoscion stolzmanni</i>	3		$58,55 \pm 26,94$	$0,03 \pm 0,03$	$33,33 \pm 33,33$
<i>Larimus argenteus</i>	9	$21,99 \pm 7,30$	$0,04 \pm 0,04$	$0,09 \pm 0,05$	$6,48 \pm 4,34$
<i>Stellifer typicus</i>	7	$22,32 \pm 10,65$	$0,96 \pm 0,54$		$4,76 \pm 4,76$
Temporada seca					
<i>Cynoscion squamipinnis</i>	6	$16,65 \pm 7,45$	$58,38 \pm 51,72$		$4,17 \pm 4,17$
<i>Cynoscion stolzmanni</i>	2	$18,90 \pm 10,32$			
<i>Larimus argenteus</i>	32	$16,09 \pm 2,91$	$0,20 \pm 0,13$	$0,23 \pm 0,13$	$3,68 \pm 1,81$
<i>Stellifer typicus</i>	75	$23,64 \pm 3,57$	$2,81 \pm 2,63$	$0,43 \pm 0,28$	$3,56 \pm 1,34$

Los valores se presentan como promedio \pm error estándar. CN: composición numérica; MP: Microplásticos

Tabla 3. Variación espaciotemporal en la dieta de *Stellifer typicus* según su estado de madurez.

	n	Crustáceos (mg)	Peces (mg)	Detritos (mg)	MP (CN)
Adultos					
Lluvia	4	$30,63 \pm 17,37^b$	$0,92 \pm 0,72$		
Seca	37	$39,78 \pm 5,24^a$	$0,11 \pm 0,06$	$0,65 \pm 0,56$	$2,25 \pm 1,28$
Interno	40	$38,94 \pm 5,16$	$0,20 \pm 0,10$	$0,61 \pm 0,52$	$2,08 \pm 1,18$
Externo	1	$36,80 \pm 0,00$			
Juveniles					
Lluvia	3	$11,25 \pm 3,16$	$1,00 \pm 0,82$	0	$11,11 \pm 11,11$
Seca	38	$6,42 \pm 1,45$	$0,36 \pm 0,17$	$0,22 \pm 0,08$	$4,82 \pm 2,34$
Interno	34	$6,57 \pm 1,60$	$0,37 \pm 0,19$	$0,18 \pm 0,07$	$5,39 \pm 2,61$
Externo	7	$7,75 \pm 2,03$	$0,54 \pm 0,39$	$0,33 \pm 0,30$	$4,76 \pm 4,76$

Los valores se presentan como promedio \pm error estándar. Las diferencias significativas se denominaron con letras ordenadas alfabéticamente, siendo la mayor la b. CN: composición numérica; MP: Microplásticos

externo (**Figura 4**). Por otro lado, *C. squamipinnis* y *C. stolzmanni* presentaron un mayor consumo de peces exclusivamente en el área interna, asociado con aguas cálidas y de mayor transparencia, pero de baja salinidad y oxígeno disuelto, características éstas de las aguas más dulces del estuario con influencia de los ríos. En época seca *C. squamipinnis* también exhibió una tendencia piscívora relacionada con las áreas más internas de aguas cálidas del estuario.

Por otra parte, en la temporada seca *L. argenteus*, consumidor de crustáceos, tuvo presencia en aguas de alta salinidad y oxígeno disuelto, condiciones más marinas, en tanto que en especies con dietas mixtas se presentaron las siguientes asociaciones: *C. stolzmanni* y *S. imiceps* con una dieta de crustáceos y peces asociada a aguas de baja transparencia, salinidad y oxígeno disuelto. En contraste, *S. fuerthii*, *S. ericymba*, *S. melanocheir* y *S. oscitans* tuvieron dietas compuestas por crustáceos y detritos, asociados con altos niveles de salinidad, oxígeno disuelto y transparencia.

Con respecto a aquellas especies que presentaron cambios en su nicho alimentario entre áreas, se observó que, en la externa, *S. typicus* consumió principalmente crustáceos, lo cual se asoció con mayores salinidades y oxígeno disuelto, condiciones propiamente marinas, en tanto que en el área interna su nicho alimentario se caracterizó por un mayor consumo de crustáceos y, en menor medida, de peces, lo que se asoció con menores salinidades y oxígeno disuelto, así como aguas más cálidas. En cuanto a *S. illecebrosus*, en la zona interna tuvo mayores consumos de crustáceos y detritos asociados a aguas un poco más cálidas y menos transparentes. Además, en el área interna se observó que *S. pizarroensis* presentó mayor consumo de detritos asociado a una menor transparencia, salinidad y oxígeno disuelto.

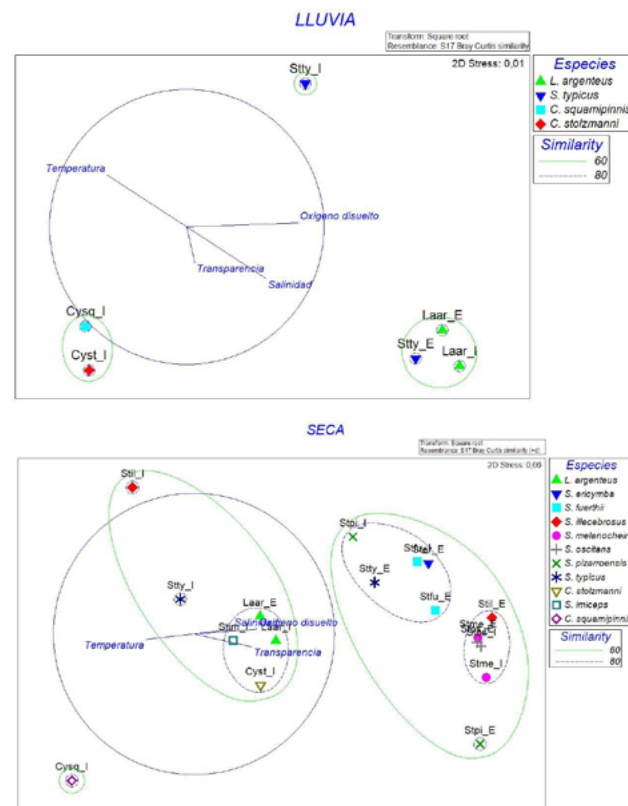


Figura 4. Asociación de la dieta de algunas especies de Sciaenidae con la dinámica ambiental en las temporadas lluviosa y seca. En el gráfico las especies se denominan con las dos primeras letras del género y la especie, así como del sector del estuario (I=interno; E=externo).

En general, cada especie de la familia Sciaenidae presentó una asociación particular entre el mayor aprovechamiento de los recursos alimentarios y las variables ambientales, lo cual indicaría que los peces aprovecharon de manera diferente el recurso, según sus especificaciones fisiológicas y adaptaciones a los microhábitats, haciendo más eficiente la transferencia de biomasa y la energía en el estuario.

En el análisis específico, se determinó que el consumo de crustáceos de *S. typicus* presentó relaciones significativas no lineales con la temperatura, el oxígeno disuelto y la transparencia (Tabla 4). El mayor consumo de crustáceos se asoció con un aumento de la temperatura de entre 27 y 28 °C (Figura 5a). Con respecto al oxígeno disuelto, el mayor consumo de crustáceos ocurrió en valores mínimos, de 5,5 mg/L, y máximos, de 8,5 mg/L (Figura 5b), en tanto que con valores intermedios de transparencia (70 cm), se presentó el mayor aprovechamiento (Figura 5c). Además, en *S. typicus* se determinó una relación no lineal entre el consumo de peces y la temperatura, en la cual el mayor consumo de peces sucedió en aguas por encima de 28 °C (Figura 5d). Estos resultados mostraron un cambio en la alimentación de peces y crustáceos direccionado por los cambios en la temperatura, pues en aguas más frías *S. typicus* se alimentó principalmente de crustáceos (Figura 5a), pero en aguas más cálidas se observó un aumento en el consumo de peces (Figura 5d).

Con respecto a *S. imiceps*, el consumo de crustáceos se relacionó de manera no lineal con la salinidad y transparencia (Tabla 4) y fue significativamente mayor en aguas más salinas (Figura 6), con transparencias de alrededor de 43 cm. (Figura 6).

En *L. argenteus* se determinó que el consumo de crustáceos presentó una relación no lineal con la salinidad, la temperatura y el oxígeno disuelto (Tabla 4). El mayor consumo de crustáceos se produjo en las aguas más marinas del estuario, entre los 26 y 28 ups

Tabla 4. Resultados del análisis GAM relacionado el consumo de los ítems alimentarios con los parámetros fisicoquímicos del agua.

		<i>Stellifer typicus</i> (n=82)			<i>Stellifer imiceps</i> (n=59)		<i>Larimus argenteus</i> (n=41)		<i>Stellifer melanocheir</i> (n=30)	
		Cru	Pe	MP	Cru	MP ^b	Cru	MP	Pe	MP
Salinidad	Edf	1,08	1,877	(+1.000)	1,481	(-1.000)	4,906	2,248	(-1.000)	(-1.000)
	F	2,214	1,013	0,914	13,030	0,345	7,605	1,177	0,034	0,107
	p	0,152	0,407	0,342	***	0,560	***	0,294	0,854	0,746
	D.e.(%)	3,03	3,8	1,31	31,8	0,598	57,9	18,8	0,123	0,38
Transparencia	Edf	1,878	1,468	(+1.000)	1,751	(+1.000)	1,994	2,781	1,763	(+1.000)
	F	3,724	0,438	0,263	11,890	0,364	0,811	3,045	2,819	0,011
	p	*	0,499	0,609	***	0,549	0,399	*	0,055	0,917
	D.e.(%)	9,4	2,36	0,882	27,6	0,63	9	31,4	21,6	0,0376
Temperatura	Edf	3,449	4,137	(-1.000)	1,820	(+1.000)	5,288	(+1.000)	1,907	(+1.000)
	F	2,488	3,192	0,223	13,930	0,215	4,600	1,538	5,308	0,057
	p	*	*	0,638	***	0,645	**	0,222	***	0,813
	D.e.(%)	14,3	20,4	0,416	31,6	0,477	49,9	0,471	30,8	0,211
Oxígeno disuelto	Edf	2,488	2,694	1,001	(+1.000)	(-1.000)	2,403	1,430	1,904	(-1.000)
	F	4,758	1,750	0,014	26,160	0,261	13,200	1,457	5,461	0,091
	p	**	0,124	0,910	***	0,611	***	0,171	*	0,765
	D.e.(%)	17,1	9,97	0,266	31,5	0,462	52	13	29,7	0,328

Edf: grados de libertad efectivos (1 significa relación lineal; >1 relación no lineal. Cuando la relación fue lineal se registró entre paréntesis y se puso el signo (+ o -) para representar el sentido de la relación). Los asteriscos representan relaciones significativas de la siguiente forma: p<0,001: ***; p<0,01: **; p<0,05: *; F-value (Estatístico de Fisher); D.e.(%): desviación explicada (%).

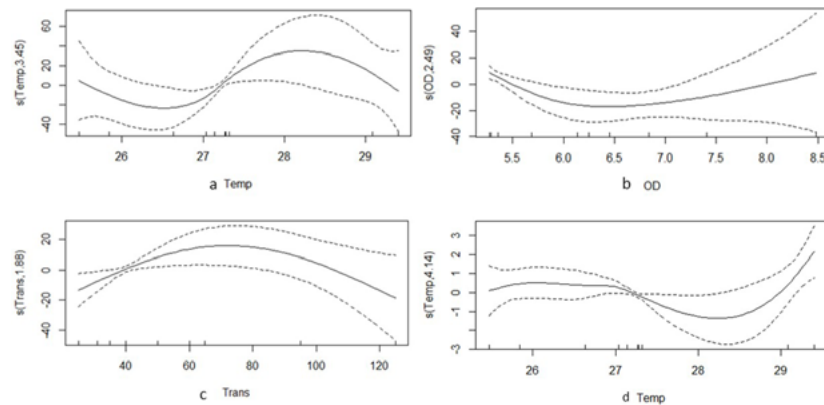


Figura 5. Análisis GAM de la dieta de *Stellifer typicus* relacionando la respuesta del consumo de crustáceos con las variables predictoras: **a.** Temperatura (Temp). **b.** Oxígeno disuelto (OD). **c.** Transparencia (Trans) y la respuesta del consumo de peces con la variable predictorora **d.** Temperatura

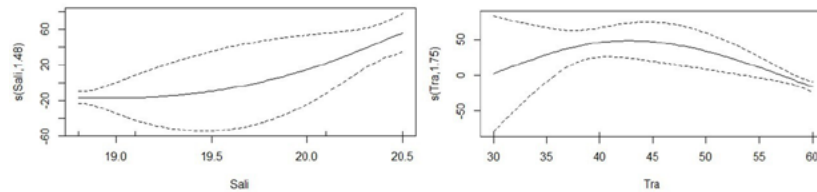


Figura 6. Análisis GAM relacionando la respuesta del consumo de crustáceos de *Stellifer imiceps* con las variables predictoras: salinidad (Sali) y transparencia (Tra)

(Figura 7a). Con respecto a la temperatura, el aprovechamiento de crustáceos mostró dos picos, uno en aguas relativamente frías, de 26 °C, y otro en aguas más cálidas, alrededor de 28,5 °C (Figura 7b), lo cual puede estar asociado a las aguas más salinas en diferentes temporadas climáticas. Asimismo, el mayor consumo de crustáceos ocurrió en las aguas con mayor oxígeno disuelto (Figura 7c). Por otro lado, el consumo de peces de *S. melanocheir* se relacionó significativamente y de forma no lineal con la temperatura y el oxígeno disuelto (Tabla 4). Se encontró una mayor ingesta de peces en áreas con valores intermedios de temperatura (27 °C) y oxígeno disuelto (5,8 mg/L) (Figura 8).

Ingesta de microplásticos

Se detectó consumo de microplásticos en 30 individuos pertenecientes a 10 especies, lo que corresponde al 7 % de la muestra evaluada (Figura 9a). El orden descendente por ingesta de microplásticos fue el siguiente: *S. typicus* (27 %), *L. argenteus* (23 %), *S. pizarroensis* (13 %), *C. squamipinnis* (10 %) y *S. illecebrosus* (10 %), en tanto que *S. imiceps*, *S. melanocheir*, *C. stolzmanni*, *S. chrysoleuca* e *I. remifer* únicamente registraron un individuo con ingesta de microplásticos (Figura 9a). Entre los microplásticos se encontraron fibras de diversos colores (transparentes, azules, negras, rojas y verdes), gránulos y fragmentos, siendo las fibras transparentes (39 %) y azules (36 %) las más abundantes (Figura 9b). La frecuencia de consumo de microplásticos en todas las especies fue accidental, excepto en *C. squamipinnis*, en la que fue accesorio (Tabla 1); cabe destacar, que no se detectó su presencia en peces con el estómago vacío.

Por otro lado, se encontró que en *S. typicus* y *L. argenteus* el mayor consumo se presentó en individuos juveniles, mientras que en *C. squamipinnis*, *S. illecebrosus* y *S. pizarroensis* se dio en adultos. Las mayores ingestas de microplásticos se presentaron en el área interna y en temporada seca, excepto en *C. squamipinnis* en que se dieron en

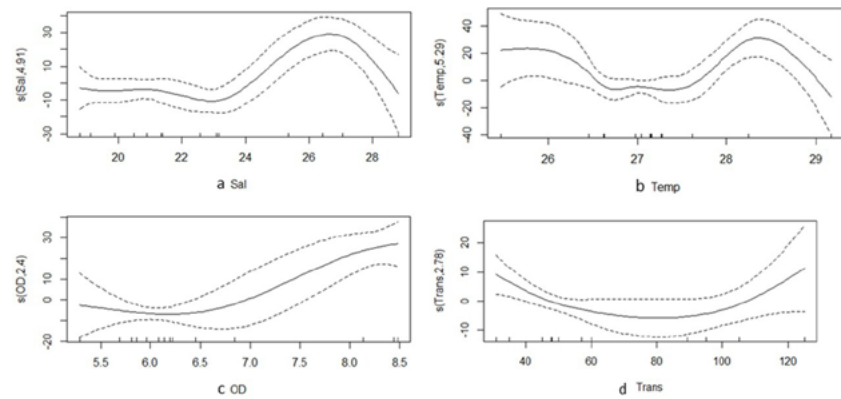


Figura 7. Análisis GAM relacionando la respuesta del consumo de crustáceos de *Larimus argenteus* con las variables predictoras: **a.** Salinidad (Sal). **b.** Temperatura (Temp). **c.** Oxígeno disuelto (OD) y la respuesta de la ingesta de microplásticos con la variable predictoradora **d.** Transparencia (Trans)

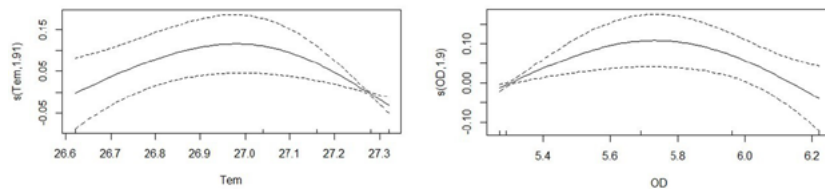


Figura 8. Análisis GAM relacionando la respuesta del consumo de peces de *Stellifer melanocheir* con las variables predictoras de temperatura (Tem) y oxígeno disuelto (OD)

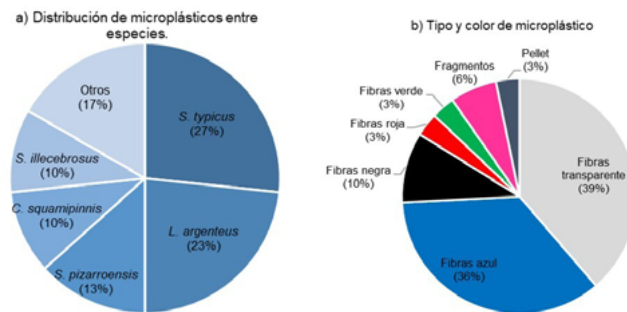


Figura 9. Distribución y tipo de microplásticos hallados en el estómago de individuos de la familia Sciaenidae en la bahía de Tumaco

época lluviosa. En el caso contrario, en aquellas especies que únicamente presentaban un individuo con ingesta de microplásticos, se encontró que *C. stolzmanni*, *S. chrysoleuca*, *S. melanocheir* eran adultos, mientras que *S. imiceps*, era juvenil. En todas las especies el consumo se dio en la temporada seca y en el sector interno, excepto en *C. stolzmanni*, con un consumo preferente en la época de lluvias, y en *I. remifer*, en la parte externa.

En cuanto al análisis de las relaciones entre las dinámicas ambientales y la ingesta de microplásticos, se observó que *L. argenteus* presentó una relación no lineal entre su consumo y la transparencia (Tabla 4), con los mayores consumos en aguas de transparencia extrema, es decir, tanto en aguas de transparencia baja (30 cm), asociadas con las áreas internas de mayor influencia de los ríos, como en las de transparencia alta, asociadas con las externas y más marinas (Figura 7d).

Discusión

Ecología trófica

La familia Sciaenidae es una de las más representativas del Pacífico en cuanto a riqueza de especies y abundancia (Muriel-Hoyos & Carmona-Guerra, 2020). Estos peces, en su mayoría, son visitantes ocasionales, transitorios o dependientes de los estuarios (Feutry *et al.*, 2010), por lo que su entrada y estadía en el estuario está ligada con la reproducción, el refugio o el suministro de alimentos en alguna etapa de su ciclo de vida (Molina *et al.*, 2020). Siendo así, es posible que los hábitos tróficos de estos peces varíen en función de la disponibilidad de recursos alimenticios en el estuario.

En este estudio se encontró que los mayores porcentajes de estómagos vacíos se obtuvieron en *C. analis* (CV=66,67 %) y *C. squamipinnis* (CV=33,33 %), lo que coincide con un estudio en el Pacífico colombiano realizado en su congénere *Cynoscion phoxocephalus*, en el cual se encontró que la mayoría de individuos tenía el estómago vacío (CV=81 %), lo que se explicaría por una alta tasa de digestión o por la escasez de alimento (Rosero *et al.*, 2016). Asimismo, se encontraron altas tasas de estómagos vacíos en *S. typicus* (CV=31,09 %), *S. fuerthii* (CV=21,74 %) y *S. melanocheir* (CV=21,05 %), lo cual sugiere que estas especies pueden estar alimentando principalmente durante la noche o en las primeras horas de la madrugada (Muriel-Hoyos & Carmona-Guerra, 2020).

En cuanto a aquellos ejemplares que presentaron contenido estomacal, se encontró que el 92 % de las especies evaluadas consumió crustáceos de manera constante. En el 80 % de ellas los crustáceos fueron un alimento de gran importancia. Esto permite afirmar que estos fueron la presa principal de la mayoría de los miembros de la familia Sciaenidae. Estos resultados coinciden con estudios realizados en especímenes del género *Stellifer*, *Larimus* y *Paralanchurus*, como *S. melanocheir*, *S. ericymba*, *S. fuerthii*, *S. mancorensis* y *S. oscitans* (Muriel-Hoyos & Carmona-Guerra, 2020), *L. breviceps* y *L. argenteus* (Costa *et al.*, 2020; Polo-Silva *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2022; Santos *et al.*, 2016), y *Paralanchurus brasiliensis* (Santos *et al.*, 2016).

Variación espaciotemporal y su relación con la dinámica ambiental

Con relación a la variación espaciotemporal, se encontró que en la mayoría de las especies hubo mayor o menor aprovechamiento de los recursos alimentarios según el área del estuario o la época; sin embargo, no se presentaron cambios en cuanto a la presa principal. En general, se encontró un mayor consumo de crustáceos en el sector externo del estuario, lo que se asoció a una mayor salinidad, oxígeno disuelto y transparencia.

En el análisis por especie se encontró que *L. argenteus* no presentó cambios en sus hábitos alimentarios, por lo que puede afirmarse que es una especie selectiva que consume principalmente crustáceos del grupo de los Penaeidae. Además, el consumo de crustáceos presentó una relación no lineal con la salinidad, es decir, a mayor salinidad, mayor consumo, lo que concuerda con lo reportado por Gamboa-García *et al.* (2018) y Salcedo *et al.* (2022) en las bahías de Buenaventura y Tumaco, en donde la presencia y abundancia de macroinvertebrados apetecibles para los peces, como el camarón blanco (*P. occidentalis*) y el camarón tigre (*R. byrdi*), se asociaron de manera positiva con la salinidad del agua, presentando sus mayores abundancias en el área externa del estuario.

Asimismo, se encontraron algunas relaciones no lineales entre el consumo de crustáceos, el oxígeno disuelto y la transparencia en *L. argenteus*, *S. typicus* y *S. imiceps*, en las cuales, cuanto mayores eran los valores de estos parámetros, mayor era el consumo de crustáceos. Esto reafirma la idea anterior, pues los valores altos de oxígeno disuelto, transparencia y salinidad corresponden a condiciones ambientales de influencia principalmente marina, como las presentes en el área externa, en las cuales la riqueza de macroinvertebrados es mayor debido a la interacción y oferta de microhábitats (Gamboa-García *et al.*, 2018; Salcedo *et al.*, 2022).

Además, fenómenos como la corriente de Humboldt pueden conducir a un aumento en la abundancia de macroinvertebrados, dado que los vientos que viajan hacia el ecuador a lo largo de las costas inducen el afloramiento de masas de agua fría subsuperficiales

ricas en nutrientes que alimentan el crecimiento de fitoplancton y, por ende, suponen un aumento en la productividad primaria, así como en toda la cadena trófica. Con base en esto es posible plantear que un mayor consumo de crustáceos en la zona externa del estuario podría asociarse a una mayor abundancia de crustáceos provocada por la corriente de Humboldt (Weidberg *et al.*, 2020). En el caso de *S. typicus*, no se presentaron cambios en la presa principal, sin embargo, se encontraron diferencias significativas en el consumo de crustáceos en los adultos entre temporadas, siendo mayor el aprovechamiento en la época seca, en tanto que en la estación lluviosa se presentó un ligero aumento en el consumo de peces. Esto puede explicarse por el aumento de las precipitaciones, las cuales generan mayores entradas de agua dulce, lo que proporciona mayores nutrientes para la productividad primaria y secundaria y, por lo tanto, mayores recursos alimentarios para peces pequeños y jóvenes (Pichler *et al.*, 2015).

Por lo tanto, el aumento en el consumo de peces en época lluviosa está ligado a un aumento en la disponibilidad de esas presas. Además, en *S. typicus* y *S. melanocheir* se encontró una relación no lineal entre el consumo de peces y la temperatura, es decir, a mayor temperatura, mayor consumo de peces, lo que se explicaría porque la época lluviosa coincide con la influencia del afloramiento de masas de agua fría subsuperficiales ricas en nutrientes (Weidberg *et al.*, 2020), que estarían asociados con las épocas de desove y crecimiento larval, lo que favorecería la abundancia de peces juveniles que pueden ser depredados por estas especies (Pichler *et al.*, 2015).

Por otro lado, en *C. stolzmanni* se encontró que consumió exclusivamente crustáceos en la temporada seca y peces en la época lluviosa, en lo que coincide con *C. squamipinnis*, en la cual se observó un aumento del consumo de crustáceos en época seca. Este comportamiento se debe a cambios ontogénicos, dado a que en la época seca los individuos capturados fueron juveniles, mientras que en la lluviosa fueron adultos, por lo que, como se ha constatado en otros estudios en especies del género *Cynoscion* (Deary, 2020; Rosero *et al.*, 2016), los juveniles tienden a consumir crustáceos mientras que los adultos optan por dietas más piscívoras.

Ingesta de microplásticos

La presencia de microplásticos en el Pacífico colombiano ha sido previamente documentada en agua (Arboleda *et al.*, 2022; Vidal *et al.*, 2021) y en sedimentos (Vásquez-Molano *et al.*, 2021); asimismo, se ha evidenciado la ingesta incidental de microplásticos en peces (Becerra *et al.*, 2022; Herrera *et al.*, 2022; Tafurt *et al.*, 2021). En este estudio se determinó que las mayores ingestas de microplásticos ocurrieron en el área interna del estuario. Este sector es más cercano a la población y, por ende, presentó una mayor intervención antrópica, siendo más propenso a ser contaminado con microplásticos provenientes de las descargas de aguas residuales domésticas vertidas directamente al estuario (Justino *et al.*, 2021) o a la disposición directa de residuos sólidos en los cuerpos de agua costeros de la bahía de Tumaco (Tejada *et al.*, 2003).

En general, el tipo de microplásticos más ingerido fueron las fibras transparentes (39 %) y azules (36 %), lo cual concuerda con otros estudios realizados en peces, en los que las fibras de estos colores fueron el tipo de microplásticos más común en los estómagos analizados (Dantas *et al.*, 2020; Justino *et al.*, 2021; McGregor & Strydom, 2020; Neto *et al.*, 2020; Tafurt *et al.*, 2021; Wright *et al.*, 2013). Estas fibras provienen principalmente de la industria textil, así como del uso, mantenimiento, desgaste y pérdida de artes de pesca (Dantas *et al.*, 2020).

También se observó que en la mayoría de las especies el consumo de microplásticos se presentó en los adultos, excepto en *L. argenteus*, *S. typicus* y *S. imiceps*. Aunque en diversos estudios se ha encontrado que no hay una relación clara entre el tamaño del pez y el consumo de microplásticos (Neto *et al.*, 2020; Wright *et al.*, 2013), es importante considerar que las especies depredadoras son más vulnerables a la contaminación por microplásticos debido a la transferencia trófica que ocurre cuando ingieren una presa contaminada (Justino *et al.*, 2021).

Asimismo, se observó que la transparencia influenciaba el consumo de microplásticos. Por ejemplo, en *L. argenteus* se encontró una relación no lineal entre la transparencia y el consumo de microplásticos debido a que la profundidad y la turbidez pueden enmascarar los microplásticos, lo que representa un problema para los peces demerso-pelágicos y demersales, ya que puede haber ingestión accidental al buscar alimento, ya que su visión es secundaria a otros sentidos como el olfato (Neto *et al.*, 2020).

Por otra parte, el 70 % de las especies con microplásticos en su contenido estomacal es importante para la subsistencia de la población y del sector comercial, por lo que esta contaminación puede comprometer la sostenibilidad de los recursos pesqueros en el futuro (Dantas *et al.*, 2020) debido a los daños morfológicos, anatómicos, fisiológicos e intestinales que provoca en los peces (Sutton *et al.*, 2016). Además, es un riesgo potencial para la salud humana debido a la biomagnificación de estos microplásticos al absorber contaminantes orgánicos persistentes y transferirlos a través de la cadena trófica (Dantas *et al.*, 2020).

Conclusiones

El estudio permitió determinar que la mayoría de las especies de la familia Sciaenidae en la bahía de Tumaco consumió principalmente crustáceos, lo que los convierte en un recurso alimentario importante que conecta las redes bentónicas y pelágicas. En cuanto a las variaciones espaciotemporales, no se encontraron cambios en la presa principal de los ejemplares entre áreas, por lo que es posible plantear que los hábitos tróficos de los peces de esta familia están influenciados en gran medida por el aprovechamiento de un recurso alimentario común y abundante en la bahía, es decir, los crustáceos. Sin embargo, eventualmente puede presentarse el aprovechamiento de otro tipo de presas abundantes en el estuario según las variaciones estacionales y ambientales, como los peces o detritos. Además, los mayores consumos de crustáceos se presentaron en la zona externa del estuario, asociada a condiciones ambientales mayormente marinas con mayor abundancia y riqueza de macroinvertebrados.

Por otro lado, se detectó la ingesta incidental de microplásticos en el 7 % de los ejemplares evaluados, pertenecientes a 10 especies, 70 % de las cuales es de interés comercial o importante para la subsistencia de la población de Tumaco. Además, el tipo de microplástico más ingerido fueron las fibras y los mayores consumos se presentaron en el área interna del estuario, que tiene una mayor influencia antropogénica. Por último, los resultados plantean la creciente preocupación por el futuro de la pesca artesanal en la bahía de Tumaco, dado que la presencia de contaminantes puede comprometer la sostenibilidad de la pesca y generar afectaciones en la salud de peces y humanos.

Agradecimientos

Al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación por la financiación del proyecto “Evaluación de la biodiversidad y la dinámica ecosistémica para determinar prioridades de conservación y sustentabilidad de la pesca artesanal en la Bahía de Tumaco, Nariño” (código 65500), del cual se deriva este estudio, y a los miembros del grupo de investigación de Ecología y Contaminación acuática (ECONACUA) y a la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira.

Contribución de los autores

JV, EG, GD: búsqueda y conceptualización bibliográfica, investigación, metodología, análisis de datos, discusión, redacción, revisión y edición de la versión final. JV, EG: manejo de los programas informáticos y tratamiento de datos. Todos los autores leyeron y aprobaron la versión final.

Conflicto de intereses

No se declaran conflictos de intereses.

Referencias

- Arboleda, I., Molina, A., Duque, G.** (2022). *Influencia de las condiciones ambientales sobre la distribución y tipos de microplásticos en aguas superficiales en la bahía de Tumaco, Pacífico Colombiano*. Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira.
- Ashrafy, A., Liza, A. A., Islam, M. N., Billah, M. M., Arafat, S. T., Rahman, M. M., Rahman, S. M.** (2023). Microplastics pollution: A brief review of its source and abundance in different aquatic ecosystems. *Journal of Hazardous Materials Advances*, 9(2772-4166), 100215. <https://doi.org/10.1016/j.hazadv.2022.100215>
- Baalkhuyur, F. M., Bin Dohaish, E. J. A., Elhalwagy, M. E. A., Alikunhi, N. M., AlSuwailem, A. M., Røstad, A., Coker, D. J., Berumen, M. L., Duarte, C. M.** (2018). Microplastic in the gastrointestinal tract of fishes along the Saudi Arabian Red Sea coast. *Marine Pollution Bulletin*, 131, 407-415. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2018.04.040>
- Barletta, M., Costa, M. F., Dantas, D. V.** (2020). Ecology of microplastics contamination within food webs of estuarine and coastal ecosystems. *MethodsX*, 7(2215-0161), 100861. <https://doi.org/10.1016/J.MEX.2020.100861>
- Becerra, M. C., Duque, G., Gamboa-García, D. E.** (2022). *Influencia de la dinámica ambiental en la ecología trófica y el consumo incidental de microplásticos en bagres comerciales de la Bahía de Tumaco, Pacífico colombiano*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.
- Blasina, G., Molina, J., López-Cazorla, A., Díaz-de Astarloa, J.** (2016). Relationship between ecomorphology and trophic segregation in four closely related sympatric fish species (Teleostei, Sciaenidae). *Comptes Rendus Biologies*, 339(11-12), 498-506. <https://doi.org/10.1016/J.CRVI.2016.07.003>
- Castro, C. P.** (2019). Estudio de la familia Sciaenidae asociada a la pesca de arrastre del camarón pomada en el norte de Esmeraldas. [Tesis de grado, Universidad Pontificia Católica de Ecuador]. <https://repositorio.pucese.edu.ec/handle/123456789/1973>
- Cogua, P., Jiménez-Reyes, M. F., Duque, G.** (2013). Relaciones tróficas de cinco especies de peces de interés comercial en la bahía de Cartagena, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 42(1), 185-192.
- Costa, A., Dias, D., Mourão-Junior, H., Costa, I., Rossi, S., Almeida, S., Lima, F.** (2020). Diet and histological features of digestive tube from four discarded fish species by trawl bycatch in Northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 20(3), e20200951. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2020-0951>
- Dantas, N. C. F. M., Duarte, O. S., Ferreira, W. C., Ayala, A. P., Rezende, C. F., Feitosa, C. V.** (2020). Plastic intake does not depend on fish eating habits: Identification of microplastics in the stomach contents of fish on an urban beach in Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, 153, 110959. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2020.110959>
- Deary, A. L.** (2020). Influence of feeding structures and early development on foraging guild assignment in four co-occurring fishes (Family Sciaenidae). *Marine Biology*, 167, 51. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-3661-7>
- Duque, G., Acero, A.** (2003). Food habitats of *Anchovia clupeioides* (Pisces : Engraulidae) in the Ciénaga Grande de Santa Marta , Colombian Caribbean. *Gulf of Mexico Science*, 21(1), 1-9. <https://doi.org/10.18785/goms.2101.01>
- Ferreira, G. V. B., Barletta, M., Lima, A. R. A.** (2019). Use of estuarine resources by top predator fishes. How do ecological patterns affect rates of contamination by microplastics? *Science of The Total Environment*, 655, 292-304. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2018.11.229>
- Feutry, P., Hartmann, H. J., Casabonnet, H., Umaña, G.** (2010). Preliminary analysis of the fish species of the Pacific Central American Mangrove of Zancudo, Golfo Dulce, Costa Rica. *Wetlands Ecology and Management*, 18, 637-650. <https://doi.org/10.1007/S11273-010-9183-1/FIGURES/4>
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., De Kent, C., Niem, V.** (1995). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro- Oriental. Volumen III. Vertebrados- Parte 2*. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura)
- Froese, R., Pauly, D.** (2022). *FishBase*. <https://www.fishbase.se/search.php>
- Gamboa-García, D. E., Duque, G., Cogua, P.** (2018). Dinámica de la estructura y composición de macroinvertebrados y su relación con las variables ambientales en la bahía de Buenaventura. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 47(1), 67-83. <https://doi.org/10.25268/bimc.invenmar.2018.47.1.738>

- Herrera, L. E., Duque, G., Gamboa-García, D. E.** (2022). *Influencia de factores ambientales en la ecología trófica de especies de la familia Sciaenidae en la bahía de Buenaventura*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.
- Hunsicker, M. E., Kappel, C. V., Selkoe, K. A., Halpern, B. S., Scarborough, C., Mease, L., Amrhein, A.** (2016). Characterizing driver-response relationships in marine pelagic ecosystems for improved ocean management. *Ecological Applications*, 26(3), 651-663. <https://doi.org/10.1890/14-2200/supinfo>
- IDEAM-METEO.** (2008). Estudio climático y oceánico de las áreas marinas de Colombia. *Nota técnica del IDEAM*.
- Justino, A. K. S., Lenoble, V., Pelage, L., Ferreira, G. V. B., Passarone, R., Frédou, T., Lucena-Frédou, F.** (2021). Microplastic contamination in tropical fishes: An assessment of different feeding habits. *Regional Studies in Marine Science*, 45, 101857. <https://doi.org/10.1016/J.RSMA.2021.101857>
- Labropoulou, M., Eleftheriou, A.** (1997). The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, 50(2), 324-340. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.1997.TB01361.X>
- Lusher, A.** (2015). Microplastics in the marine environment: Distribution, interactions and effects. En: Bergmann, M., Gutow, L., Klages, M. (eds). En *Marine Anthropogenic Litter*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16510-3_10
- Majdi, N., Hette-Tronquart, N., Auclair, E., Bec, A., Chouvelon, T., Cognie, B., Danger, M., Decottignies, P., Dessier, A., Desvillettes, C., Dubois, S., Dupuy, C., Fritsch, C., Gaucherel, C., Hedde, M., Jabot, F., Lefebvre, S., Marzloff, M. P., Pey, B., ... Perga, M. E.** (2018). There's no harm in having too much: A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs*, 17, e00100. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100>
- Martínez-Muñoz, M. A.** (2012). Estructura y distribución de la comunidad íctica acompañante en la pesca del camarón (Golfo de Tehuantepec. Pacífico Oriental, México). [Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona].
- Mcelligott, D. J., Chick, R. C.** (1996). Intra-and inter-estuary differences in assemblages of fishes associated with shallow seagrass and bare sand. *Mar Freshwater Res*, 47, 723-758.
- McGregor, S., Strydom, N. A.** (2020). Feeding ecology and microplastic ingestion in *Chelon richardsonii* (Mugilidae) associated with surf diatom *Anaulus australis* accumulations in a warm temperate South African surf zone. *Marine Pollution Bulletin*, 158, 111430. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2020.111430>
- Molina, A., Duque, G., Cogua, P.** (2020). Influences of environmental conditions in the fish assemblage structure of a tropical estuary. *Marine Biodiversity*, 50(1). <https://doi.org/10.1007/S12526-019-01023-0/TABLES/2>
- Muriel-Hoyos, F., Carmona-Guerra, A. F.** (2020). Growth, reproduction and food habits of *Stellifer melanocheir* (Sciaenidae) in golfo de Tortugas, Colombian Pacific. *Acta Biologica Colombiana*, 25(2), 210-218. <https://doi.org/10.15446/abc.v25n2.77540>
- Neto, J. G., Rodrigues, F., Ortega, I., Rodrigues, L., Lacerda, A., Coletto, J., Kessler, F., Cardoso, L., Madureira, L., Proietti, M.** (2020). Ingestion of plastic debris by commercially important marine fish in southeast-south Brazil. *Environmental Pollution*, 267, 115508. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115508>
- Piccolo, M., Perillo, G.** (1997). Geomorfología e hidrografía de los estuarios. En *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. https://www.researchgate.net/publication/277035410_Geomorfologia_e_hidrografia_de_los_estuarios
- Pichler, H. A., Spach, H. L., Gray, C. A., Broadhurst, M. K., Schwarz Jr, R., de Oliveira Neto, J. F.** (2015). Environmental influences on resident and transient fishes across shallow estuarine beaches and tidal flats in a Brazilian World Heritage area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 164, 482-492. <https://doi.org/https://doi-org.ezproxy.unal.edu.co/10.1016/j.ecss.2015.07.041>
- Piet, G. J., Pfisterer, A. B., Rijnsdorp, A. D.** (1998). On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Journal of Sea Research*, 40(1-2), 143-152. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(98\)00008-2](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(98)00008-2)
- Polo-Silva, C., Baigorri-Santacruz, Á., Galván-Magaña, F., Grijalba-Bendeck, M., Sanjuan-Muñoz, A.** (2007). Hábitos alimentarios del tiburón zorro *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en el Pacífico ecuatorial. *Revista de biología marina y oceanografía*, 42(1), 59-69. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572007000100007>

- Reisser, J., Shaw, J., Hallegraeff, G., Proietti, M., Barnes, D. K. A., Thums, M., Wilcox, C., Hardesty, B. D., Pattiaratchi, C. (2014). Millimeter-sized marine plastics: A new pelagic habitat for microorganisms and invertebrates. *PLOS ONE*, 9(6), e100289. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0100289>
- Robertson, D., Allen, G. R. (2015). *Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea*. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá. <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>
- Rochman, C. M., Hoh, E., Kurobe, T., Teh, S. J. (2013). Ingested plastic transfers hazardous chemicals to fish and induces hepatic stress. *Scientific Reports*, 3. <https://doi.org/10.1038/srep03263>
- Rosero, O., Gómez, G. O., Morán, R. S. (2016). Trophodynamic components of corvine feeding (*Cynoscion phoxocephalus*) in the Colombian Pacific. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 7(1), 59-70.
- Rueda, M., Angulo, J. A., Madrid, N., Mejía, F. R., Girón, A. (2006). *La pesca industrial de arrastre de camarón en aguas someras del pacífico colombiano: su evolución, problemática y perspectivas hacia una pesca responsable*. INVEMAR.
- Russo, T., Pulcini, D., O'Leary, Á., Cataudella, S., Mariani, S. (2008). Relationship between body shape and trophic niche segregation in two closely related sympatric fishes. *Journal of Fish Biology*, 73(4), 809-828. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.2008.01964.X>
- Sá, R., Bexiga, C., Veiga, P., Vieira, L., Erzini, K. (2006). Feeding ecology and trophic relationships of fish species in the lower Guadiana River Estuary and Castro Marim e Vila Real de Santo António Salt Marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70(1-2), 19-26. <https://doi.org/10.1016/J.ECSS.2006.05.038>
- Salcedo, E., Duque, G., Molina, A. (2022). Influencia de la calidad ambiental en la dinámica del ensamblaje de peces de interés comercial en la Bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. [Tesis Maestría, Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira].
- Sánchez-Gil, P., Yáñez-Arancibia, A. (1998). Grupos ecológicos funcionales y recursos pesqueros tropicales. *Análisis y diagnóstico de los recursos pesqueros críticos del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. *EPOMEX Serie científica*, 7, 357-389.
- Santos, L., Vasconcelos-Filho, J., Lira, A., Soares, A., Eduardo, L., Passarone, R., Le-Loch, F., Lucena-Frédou, F. (2022). Trophic ecology and ecomorphology of the shorehead drum, *Larimus breviceps* (Acanthuriformes: Sciaenidae), from the northeastern Brazil. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*, 38, 1-11. <https://doi.org/10.1007/S41208-021-00365-6/FIGURES/5>
- Santos, M., Rocha, G., Freire, K. (2016). Diet composition for three sciaenids caught off northeastern Brazil. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(3), 493-504. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572016000300002>
- Sutton, R., Mason, S. A., Stanek, S. K., Willis-Norton, E., Wren, I. F., Box, C. (2016). Microplastic contamination in the San Francisco Bay, California, USA. *Marine Pollution Bulletin*, 109, 230-235. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2016.05.077>
- Taufurt, D., Molina, A., Duque, G. (2021). Hábitos alimentarios de tres especies de peces lenguados (Pleuronectiformes: Achiridae) en la bahía de Buenaventura, Pacífico Colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 69(3), 1055-1068. <https://doi.org/10.15517/RBT.V69I3.41922>
- Tejada, C. (2003). Clima marítimo y dinámica litoral de la bahía de Tumaco, datos básicos para la evaluación de riesgos ambientales marinos. *Boletín Científico CCCP*, 10, 67-76.
- Tejada, C., Díaz, L. J. O., Suárez, L. Á. C., Franco, F. A., Morales, A. D., Solano, J. E., Camelo, A. L. F. (2003). *Aportes al Entendimiento de la Bahía de Tumaco*. Dirección General Marítima.
- Tirado-Ibarra, J. de J., Loya-Rodríguez, M., Morales-Arévalo, J. C., Muñoz-García, I. R., Martínez-Pérez, F., Ramírez-Pérez, J. S., Jiménez-Gutiérrez, L. R. (2018). Reproduction and community structure of fish from winter catch sites from industrial shrimp bycatch from the northeast and southeast Mexican Pacific. *PeerJ*, 6, e4460. <https://doi.org/10.7717/peerj.4460>
- Vásquez-Molano, D., Molina, A., Duque, G. (2021). Distribución espacial y aumento a través del tiempo de microplásticos en sedimentos de la bahía de Buenaventura, Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 50(1), 27-42. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2021.50.1.1021>
- Vidal, L., Molina, A., Duque, G. (2021). Incremento de la contaminación por microplásticos en aguas superficiales de la bahía de Buenaventura, Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 50(2), 113-132. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2021.50.2.1032>

-
- Villarreal, D. C., Bastidas, J. M.** (2016). Propuesta de plan de gestión integral de residuos sólidos, sector de los puentes en la comuna 3 del municipio de Tumaco Nariño. [*Tesis pregrado, Universidad Tecnológica de Pereira*]. <http://etd.lib.metu.edu.tr/upload/12620012/index.pdf>
- Weidberg, N., Ospina-Álvarez, A., Bonicelli, J., Barahona, M., Aiken, C. M., Broitman, B. R., Navarrete, S. A.** (2020). Spatial shifts in productivity of the coastal ocean over the past two decades induced by migration of the Pacific Anticyclone and Bakun's effect in the Humboldt Upwelling Ecosystem. *Global and Planetary Change, 193*, 103259. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103259>
- Wright, S. L., Thompson, R. C., Galloway, T. S.** (2013). The physical impacts of microplastics on marine organisms: A review. *Environmental Pollution, 178*, 483-492. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.02.031>
- Zárrate, D. A.** (2008). Análisis histórico sobre la fauna acompañante de la pesca de arrastre del camarón de aguas someras (FACAS), en el Pacífico Colombiano. [Trabajo de grado, Universidad Jorge Tadeo Lozano]. <https://expeditiorepositorio.utadeo.edu.co/handle/20.500.12010/1208>

Original article

Spectral sensitivity of the compound eyes and behavioral attraction to light stimuli with different intensities and wavelengths in *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) from Colombia

Sensibilidad espectral de los ojos compuestos y atracción conductual a estímulos lumínicos con diferentes intensidades y longitudes de onda en *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) de Colombia

✉ Aleidy Galindo-Cuervo¹, ✉ Jorge Molina^{2,*}

¹Department of Biology, Faculty of Sciences, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

²Department of Biological Sciences, Faculty of Sciences, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia,

Inaugural article of Jorge Molina as correspondent member of the *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*

Abstract

Lucilia sericata (Meigen, 1826) (Diptera: Calliphoridae) is a synanthropic fly with a worldwide distribution that pollinates plants and is relevant in medical, veterinary, and forensic sciences. *L. sericata* is a diurnal species whose vision plays an important role in spatial orientation. Here we evaluated the electrophysiological responses (ERG) of *L. sericata*'s compound eyes in adults of both sexes from Colombia and their behavioral attraction to LED lights with different wavelengths. The ERG revealed a dichromatic vision with peaks at blue (450 nm) and green (510-530 nm) wavelengths in individuals of both sexes. Behavioral experiments with a two-sided light tunnel showed that both sexes were mainly attracted to blue, white, and red lights of different intensities (0.34, 0.15, and 0.034 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$). Attraction to the lights decreased at lower intensities; however, attraction to blue, white, and red lights was still observed. The electrophysiological and behavioral results we obtained in the laboratory were complementary and explain how Colombian untrained *L. sericata* adults interact with their environment using mainly the sunlight wavelengths reflected under natural conditions.

Keywords: Electroretinogram; Color vision; Blowflies; Light tunnel assay; Visual signals.

Resumen

Lucilia sericata (Meigen, 1826) (Diptera: Calliphoridae) es una mosca sinantrópica con distribución cosmopolita que poliniza plantas y tiene, además, importancia médica, veterinaria y forense. *L. sericata* es una especie diurna, por lo que la visión juega un papel importante en su orientación espacial. Evaluamos aquí los ojos compuestos de adultos de ambos sexos de *L. sericata* de Colombia desde el punto de vista electrofisiológico, y su atracción comportamental hacia luces LED con diferentes longitudes de onda. Los estudios electrofisiológicos mostraron una visión dicromática con picos en longitudes de onda azul (450 nm) y verde (510-530 nm) en individuos de ambos sexos. Los experimentos comportamentales realizados en un túnel luminoso de dos vías evidenciaron la atracción de las moscas hacia luces azules, blancas y rojas en las diferentes intensidades evaluadas (0,34, 0,15 y 0,034 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$). La atracción a las luces disminuyó frente a las intensidades más bajas; sin embargo, la atracción hacia las luces azules, blancas y rojas se mantuvo. Los resultados electrofisiológicos y comportamentales en condiciones de laboratorio son complementarios y explican cómo los individuos colombianos no entrenados de *L. sericata* interactúan con su medio ambiente utilizando las longitudes de onda del sol reflejadas bajo condiciones naturales.

Palabras claves: Electrorretinograma; Visión a color; Califóridos; Ensayo en túnel luminoso; Señales visuales.

Citation: Galindo-Cuervo A, Molina J. Spectral sensitivity of the compound eyes and behavioral attraction to light stimuli with different intensities and wavelengths in *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) from Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)591-603, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.1885>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Corresponding autor:**

Jorge Molina; jmolina@uniandes.edu.co

Received: March 9, 2023

Accepted: August 23, 2023

Published on line: September 7, 2023



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

Introduction

Lucilia sericata is a fly from the Calliphoridae family distributed worldwide (Smith, 1986). Calliphoridae members are well known for frequently visiting plant inflorescences to obtain nutrients that facilitate ovary maturation (Brodie *et al.*, 2015); they are also highly associated with copronecrophagous habits because they develop in vertebrate corpses and inhabit mammals' excrements (Artamonov, 2012). From a medical and veterinary point of view, *L. sericata* is important because it is involved in the transmission of bacteria, viruses, and protozoa, and also because they are facultative ectoparasites causing myiasis in animals and, occasionally, in humans in Australia, Europe, and North America (Graczyk *et al.*, 2005; Sotiraki & Hall, 2012). Besides, *L. sericata* larvae have been used for larval therapy to remove necrotic tissues from the skin (Church & Courtenay, 2002). Finally, in forensic sciences, blowflies' larvae have been used as a post-mortem time indicator because, in their adult stage, they are one of the first insects able to colonize corpses (Figueroa & Linhares, 2002; Saigusa *et al.*, 2009).

Under natural conditions, compound eyes in adult insects can receive a wide spectrum of direct and reflected lights that stimulate the photoreceptor cells that generate different behavioral responses (Stavenga, 2002; Borst, 2009; Sanes & Zipursky, 2010; van der Kooi *et al.*, 2021). Searching for food, refuge, resting, oviposition, and landing places, mating, predator evasion, and flight are some of the behaviors mediated by light detection in flies (Douglass & Strausfeld, 1996; Stavenga, 2002; Diclario *et al.*, 2012; Eichorn *et al.*, 2017; van der Kooi *et al.*, 2021).

The electroretinogram (ERG) technique has been implemented in insects to understand the physiology of their compound eyes (Crescitelli & Jahn, 1939); this has allowed recording the electrophysiological responses of compound eyes and ocelli exposed to light stimuli (Autrum & Galxwitz, 1951; Autrum, 1958; Naka & Kuwabara, 1959; Goldsmith, 1965; Yinon, 1970; Briscoe & Chittka, 2001; Kirchner *et al.*, 2005; McNeill *et al.*, 2016; López-Reyes *et al.*, 2022; Yilmaz & Spaethe, 2022; Ortiz *et al.*, 2023). Several electrophysiological studies have detected spectral sensitivity to blue, green, and ultraviolet (UV) lights using ERG in Thysanoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera, and Hemiptera insects (McCann & Arnett, 1972; Peitsch *et al.*, 1992; Kirchner *et al.*, 2005; Stavenga & Arikawa, 2006; Döring & Chittka, 2007; McNeill *et al.*, 2016; Lopez-Reyes *et al.*, 2022; Yilmaz & Spaethe, 2022; Ortiz *et al.*, 2023).

Döring & Chittka (2007) suggested that knowing the spectral sensitivity of the photoreceptor in an animal allows predicting the quantity of information sent to the brain when an object is seen. However, the spectral sensitivity of compound eyes does not allow predicting an insect's behavioral response to a light stimulus. For instance, it has been shown that horse-flies (Tabanidae) with spectral sensitivities to blue (480 and 515 nm) are attracted to blue, red, and dark objects (Allan *et al.*, 1987).

Given its ecological role and its convenient rearing, *L. sericata* flies have been used to understand the anatomy (Douglas & Strausfeld, 1996) and landing (Goodman, 1960) and spectral responses to visible and polarized light in different brain regions (McCann & Arnett, 1972); responses of photoreceptor cells to lights flicking at different frequencies (Ruck, 1961), and the attraction to inflorescences (Brodie *et al.*, 2015), color cues (Brodie *et al.*, 2015; McFadden & Hans, 2019), and color traps for the control and study of population densities (Public Health Monograph, 1955; Hutchinson, 2000).

Having in mind the ecological, medical, and forensic importance of *L. sericata* and the lack of information about color attraction in Colombian populations, we determined the spectral and threshold sensitivity of compound eyes in local males and females. We complemented the electrophysiological information with behavioral results under laboratory conditions to establish the attraction of untrained males and females to LED light stimuli at different intensities and wavelengths.

Materials and methods

Insects

We attracted *L. sericata* wild males and females between 9:00 and 15:00 hours using 250 g of liver from cows and captured them with entomological nets in El Jaboque wetland (4°44'16.12" N, 74°8'55.79" W), west from Bogotá. We identified the flies with the taxonomical keys of **Beverley** (1991) and **Amat** (2008).

All the insects evaluated were reared from the individuals collected in the field, and maintained at 24 ± 2 °C, $75 \pm 10\%$ relative humidity, and a 12:00/12:00 (light/darkness) photoperiod in an insect colony at Universidad de los Andes. Flies were fed with fresh chicken liver, fruit-flavored sweets, and cotton dipped in water. Fresh chickens' liver was used as oviposition substrate; 1 to 6 days after emergence, adults were used in all behavioral and electrophysiological experiments.

Electrophysiological experiments

Flies were immobilized inside a 10 μ l micropipette tip cut at 2.5 cm to expose only their heads. Heads were fixed ventrally in paraffin wax to the micropipette tip. We used black paint to cover the ocelli and the left eye in all the flies. Then, the insects were located in a metallic box painted in black (18 x 18 x 15 cm) to avoid exposition to external light. This metallic box was also fixed inside a Faraday cage to reduce electrical interference. All recordings were done between 9:00 and 16:00 hours at 20 ± 3 °C and 45% relative humidity.

Indifferent tungsten electrodes sharpened electrolytically were inserted in the vertex while recording electrodes were located close to the equatorial region of the right compound eye. To ensure the electrical connection between the recording electrode and the surface of the compound eye, we used a drop of conductive gel (Signagel®, Parker).

Electrical signals were digitalized at a sampling rate of 20 kHz with a PowerLab/8SP (ADInstruments) and the LabChart 7 software. DC electrical signals were recorded from the compound eye at a range of 2 mV with a 10 Hz filter. Stimuli signals were recorded as mentioned above but in a 5 V range.

We used the PowerLab/8SP stimulator function to control light stimuli start and end. Eight unidirectional 5 mm diameter LEDs at different wavelengths were used in the experiments (**Table 1**). LEDs (400, 450, 510, 530, 580, 600, 640, and 900 nm) were controlled with an independent electrical circuit, and their spectral emission was measured with a spectrophotometer (Ocean Optics USB4000-UV-VIS) and the Spectrasuite software. LEDs intensity was measured with a radiometer (ILT1400 International Light Technologies) at a 10 cm distance, i.e., the distance between the LED and flies' compound eyes.

Sensitivity thresholds were determined by measuring the electrophysiological response in four flies of each sex stimulated with a 450 nm LED at 0.09, 28.4, 52.9, 180, and 376 μ W/cm² intensities.

Spectral sensitivities were determined in five flies of each sex adapted to darkness, yellow, or white light conditions. LEDs at 28.4 μ W/cm² located inside the metallic box at 5.0 cm of the dorsal part of flies' heads were used for selective adaptations to yellow and white light conditions (**Table 1**). Before the experiments, flies were adapted selectively for 20 min, after which they were stimulated with ten 300 ms light flashes (**Figure 1**) at 5 s interpulse intervals. In addition, a time of adaptation of 5 min was allowed between each of the different wavelengths tested.

We measured ten "on-response" (**Figure 1B**) ERG components in *L. sericata* adults' compound eyes, obtaining a mean for each wavelength tested. The data were normalized with the following formula:

$$(DV \times 100) / DV_{\max}$$

where DV is the mean value for the "on-response" components and DV_{\max} is the highest voltage difference measured "on-response" in all tested wavelengths. A "relative response" ranging between 0 and 100 was then obtained.

Table 1. Spectral emission and intensity of the LEDs used in the electrophysiological and behavioral experiments in untrained *Lucilia sericata* adults from Colombia

LED type	Color	Wavelength		Intensity ($\mu\text{W}/\text{cm}^2$)
		Peak (nm)	Range (nm)	
Unidirectional, 5 mm	Violet	400	380-420	28.4*
	Blue	450	430-500	
	Dark green	510	480-550	
	Light green	530	500-580	
	Yellow	580	550-620	
	Orange	600	560-630	
	Red	640	610-670	
	Infrared***	900	830-?	
1 W	Yellow	588	560-620	0.34**
	Red	630	580-640	0.15**
	Blue	460	440-520	0.034**
	White	450 and 530-560	420-730	28.4*

*Electrophysiological experiments, **Behavioral experiments, *** Light intensity was not measured.

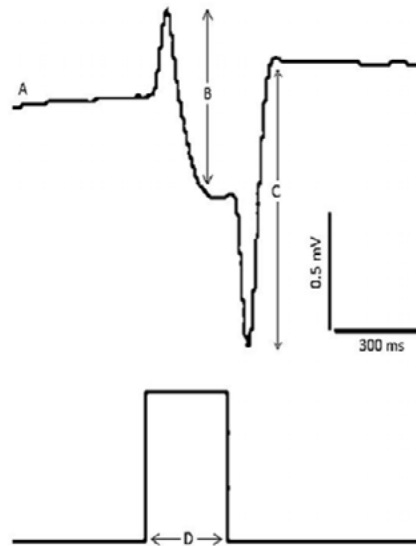


Figure 1. Electretinogram (ERG) response in wild untrained adults of *Lucilia sericata* from Colombia. Upper trace: Biphasic male ERG response showing changes in voltage: (A) Resting potential. (B) “On-response” and (C) “Off-response”. Lower trace: Characteristics of the stimulus in amplitude and duration (D).

Behavioral experiments

All behavioral experiments were done between 9:00 and 16:00 hours in a dark room at 23 ± 1 °C and $75 \pm 10\%$ relative humidity. We used a two-sided light tunnel made from 60 mm diameter PVC tubes modified from **Diclaro et al.** (2012) (**Figure 2**). The vertical tube was 9 cm long and the two horizontal ones were 35 cm. The two horizontal arms ended in two styrofoam boxes of 40 L. Inside the boxes, a transparent plastic trap captured all flies attracted to one of the three 1 W LEDs (white, blue, or red) located at the bottom of the

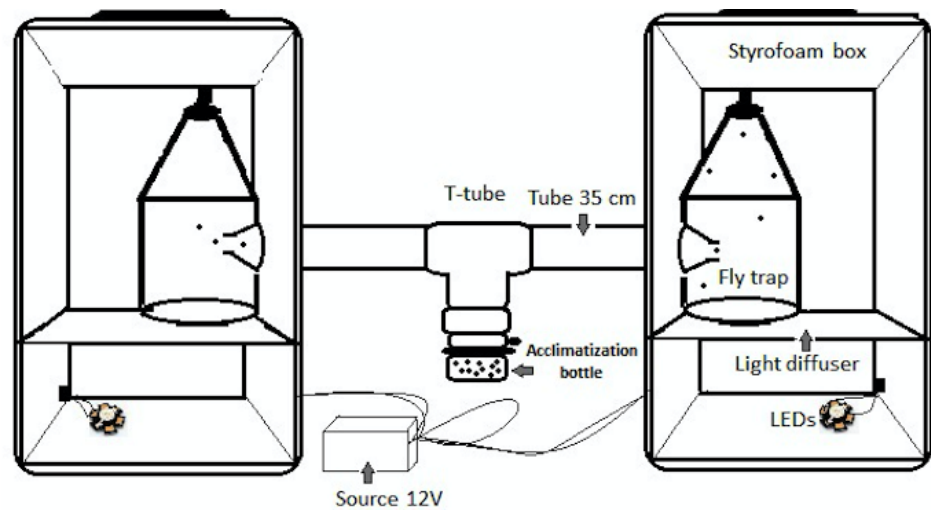


Figure 2. Experimental arena showing the two-sided light tunnel used to test the behavioral responses of wild untrained *Lucilia sericata* from Colombia in response to light stimulation. The two-sided light tunnel (PVC tubes) consisted of an acclimatization acrylic bottle and two styrofoam boxes. Inside each styrofoam box, a light source (LEDs), an acrylic light diffuser, and a transparent plastic trap to capture flies were placed. A 12 V electrical source was connected to LEDs located on both sides.

box as light stimuli. An acrylic sheet (Ajoover L026100-122-75) at 12 cm from the LEDs was used as a light diffuser to provide homogeneous illumination (**Figure 2**). Outside the boxes, electrical circuits helped to control the intensity and the duration of the light stimuli with a 12 V source (**Figure 2**).

An acclimatization acrylic bottle containing the flies to be tested was connected to the vertical arm with a rotating plate (**Figure 2**). Prior to the experiment, flies were counted and separated by sex in groups of 50. After an hour of acclimatization in the acrylic bottle, flies were allowed to move freely for 30 min. After, the flies captured inside each trap were counted to establish the number of flies behaviorally attracted to each LED light source.

The intensity of the lights inside the styrofoam boxes was measured with a radiometer (ILT1400, International Light Technologies) located at the decision point of the two-sided light tunnel. We tested three light intensities. 0.34, 0.15, and 0.034 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$, in the following combinations: white-darkness, blue-darkness, red-darkness, blue-white, blue-red, and white-red. Four replicates of each intensity and combination of lights were tested with *L. sericata* adults.

Statistical analysis

Statistical differences between males and females were determined with a U-Mann Whitney test after evaluating data normality with a Shapiro-Wilk test. Differences in the electrophysiological responses were also compared with a U-Mann Whitney test. Finally, we analyzed the behavioral experiment data with binomial tests and compared the decisions by sex with a Fisher test using SPSS and R software (**R Core Team, 2013**).

Results

Electrophysiological experiments

A typical ERG response obtained after stimulation with light sources in dark-adapted adults of *L. sericata* is shown in **Figure 1**. Independently of the light adaptation or wavelength stimulation, a first phase (“on-response” in **Figure 1B**) was obtained in all cases after a short latency followed by an “off-response” after the stimulus (**Figure 1C**).

The comparison of the spectral curves obtained from males and females under dark conditions or yellow and white selective adaptation showed always the same pattern of responses allowing us to combine the data from individuals of both sexes in each adaptation condition.

After combining the data, the spectral sensitivity of the compound eyes selectively adapted to darkness; white or yellow light conditions showed differences in the normalized responses in some of the wavelengths tested here but, in general, two peaks of response were observed, one at blue (450 nm) with an overlap in the standard deviations of the measurements obtained, and the other at green (510 - 530 nm) with higher normalized responses, especially in those adults tested with an adaptation to darkness.

Interestingly, our experiments with *L. sericata* showed that selective adaptation to white and yellow lights increased the normalized responses to violet lights (400 nm) compared with flies adapted to darkness (Figure 3). Additionally, we also found that with yellow and white light selective adaptations, sensitivity to 450 and 900 nm stimuli was higher than for those eyes adapted to darkness (Figure 3).

It is worth highlighting that for wavelengths (400, 580, and 600) different from the two main peaks in blue and green lights, all normalized responses were lower than 60%, even in individuals adapted to darkness (Figure 3). As expected, the lowest sensitivity was detected near the infrared (900 nm) wavelengths (Figure 3).

Dual-choice behavioral experiments

Behavioral experiments testing color lights against dark conditions individually showed that blue, white, and red lights always attracted significantly more *L. sericata* individuals independently of stimuli intensity (Figure 4, first three pairs of graphics). The only exception observed was red light facing darkness in males; the lowest intensity tested in those conditions ($0.034 \mu\text{W}/\text{cm}^2$) showed no statistically significant differences in the attraction (Figure 4). In general, the results of attraction to LED lights with blue, white, and red colors in *L. sericata* individuals of both sexes in Colombia were similar

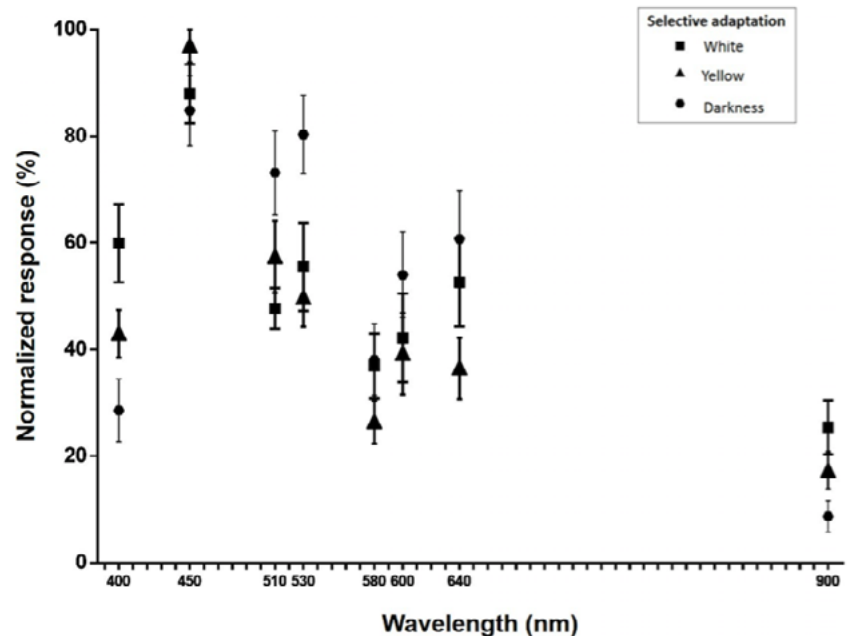


Figure 3. Whole-eye ERG threshold response curves obtained from wild untrained *Lucilia sericata* from Colombia. Values of the normalized “on-response” obtained after stimulation with the different wavelengths tested and with flies adapted to darkness (dots), yellow (triangles), or white (squares) lights.

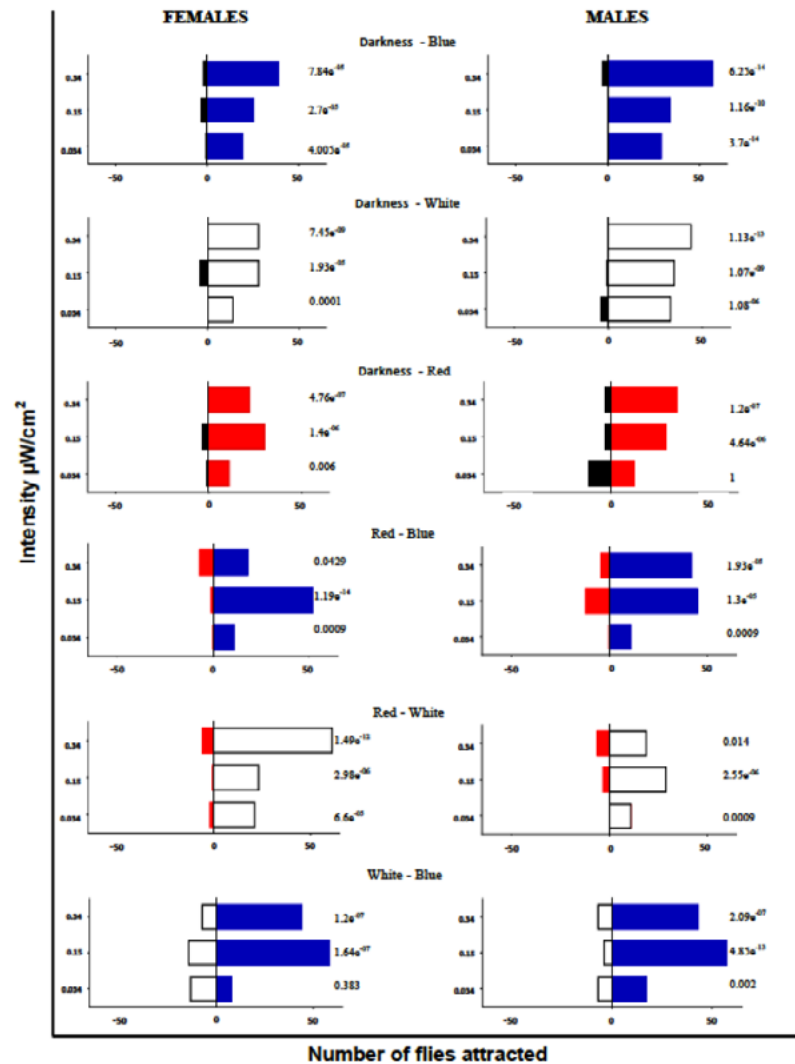


Figure 4. Effect of light colors on the attraction of wild untrained *Lucilia sericata* from Colombia tested in the two-sided light tunnel. Binomial bar charts show the number of females and males attracted after facing lights with different wavelengths (colors of the bars) and intensities (y-axis). p values of the binomial tests are shown to the right of each experiment.

(**Figure 4**). Likewise, when red or white lights were faced against blue LEDs, the blue wavelengths always attracted more individuals regardless of their sexes (**Figure 4**). These results were especially evident with the highest intensities tested (0.34 and 0.15 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$). However, when the red and white lights competed, it was clear that no matter the intensity, the white lights attracted more individuals than the red wavelengths (**Figure 4**). The results in **figure 4** confirmed the positive phototactic response of *L. sericata* to blue lights followed by white and red lights in that order.

The Fisher test comparing the effect of light intensities on attraction showed differences between sexes, especially at 0.034 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ intensities in dark vs. red ($p = 0.0268$) and white vs. blue ($p = 0.0007$) experiments (**Figure 4**).

Discussion

From an electrophysiological point of view, the waveform of the ERG in *L. sericata* adults from Colombia (**Figure 1**) was similar to those reported for other Diptera like *Musca*

domestica, *Drosophila melanogaster*, *Lucilia caesar*, *Arachnocampa luminosa* and *Calliphora erythrocephala* (Autrum, 1950; Naka & Kuwabara, 1959; Yinon, 1970; Heisenberg, 1971; Kugel, 1977; Meyer & Eguchi, 1984; Babrekar *et al.*, 2004).

Experiments done with *D. melanogaster* showed that the biphasic response in the ERG originated in the retina and the neuropiles in the optic lobe (Naka & Kuwabara, 1959; Heisenberg, 1971). Additionally, the biphasic response observed here is characteristic of diurnal insects and follows the relation proposed by Autrum (1950). For fast-flying insects like flies, an increase in potassium conductance and the ensuing increase in the velocity of photoreceptor response has been demonstrated by Laughlin & Weckström (1993). This velocity increase in the responses results in an improvement in the performance of the sensory receptors and a better temporal resolution (Laughlin & Weckström, 1993).

Spectral sensitivity of Lucila sericata compound eyes in Colombia

Lucila sericata adults' dark-adapted eyes showed two response peaks, one at blue (450 nm) and the other at green (510 - 530 nm) (Figure 3). Both peaks had been previously reported for other insects, including flies (Kirchner *et al.*, 2005; van der Kooi *et al.*, 2021).

Selective adaptation of individuals to white light has served to reduce photoreceptor sensitivity to stimulation in all visible light wavelengths and to increase the response of sensory cells to wavelengths outside the visible range. Consequently, this selective adaptation has been used previously to observe the presence of UV receptors in insects (Kirchner *et al.*, 2005). As expected, our experiments showed that selective adaptation to white and yellow lights produced an increase in the relative response to violet (400 nm) and near-infrared (900 nm) lights in *L. sericata* (Figure 3). The lowest values in sensitivity observed at near-infrared wavelengths (Figure 3) are explained by insects' inability to detect wavelengths in the infrared range (van der Kooi *et al.*, 2021), which is why these wavelengths have been used to monitor insect populations under natural conditions (Rydmer *et al.*, 2022). Although technical limitations in our experimental setup did not allow us to stimulate with UV lights and, therefore, we were unable to detect the presence of UV receptors, it is expected that stimulation with UV lights should attract *L. sericata* adults, especially if we consider that UV receptors have been previously reported in *L. sericata* (McCann & Arnett, 1972) and other Diptera (Allan *et al.*, 1987; Briscoe & Chittka, 2001; Diclaro *et al.*, 2012; van der Kooi *et al.*, 2021) and that behavioral experiments in other *L. sericata* populations have shown attraction to these wavelengths (Brodie *et al.*, 2015).

On the other hand, selective adaptation to yellow wavelengths has shown reduced responses below 500 nm (Kirchner *et al.*, 2005). In our experiments, the selective adaptation to yellow lights allowed us to detect responses to a peak in the blue-violet range in *L. sericata* (Figure 3).

Using electrophysiological studies, we confirmed the presence of two photoreceptors, one for blue (450 nm) and the other for green (510-530 nm) in *L. sericata* from Colombia. The sensitivity observed in the violet range (400 nm) after selective adaptation experiments (Figure 3) and the results obtained previously for *L. sericata* and other insects (McCann & Arnett, 1972; Allan *et al.*, 1987; Briscoe & Chittka, 2001; Diclaro *et al.*, 2012; Lunau, 2014; McFadden & Hans, 2019; van der Kooi *et al.*, 2021; López-Reyes *et al.*, 2022; McNeill *et al.*, 2016; Ortiz *et al.*, 2023) suggest that in Colombia, *L. sericata* adults' compound eyes would have trichromacy.

Besides, the ranges of sensitivity measured for *L. sericata* adults from Colombia are similar to those reported for other populations (McFadden & Hans, 2019) and also for other diurnal and nocturnal insects with the presence of receptors to blue, green, and UV, like *Euglossa dilemma* (Dexheimer *et al.*, 2023), *Rhodnius prolixus* (Ortiz *et al.*, 2023), *Myzus persicae* (Kirchner *et al.*, 2005), *Glossina* sp (Steverding & Troscianko, 2004) and *Arachnocampa luminosa* (Meyer & Eguchi, 1984).

Two-sided light tunnel behavioral responses in *Lucilia sericata* from Colombia

Behavioral responses showed by *L. sericata* in the two-sided light tunnel confirmed the main electrophysiological results mentioned above. Untrained adults faced against darkness vs. lights of different wavelengths were always attracted by the lights, independently of the wavelength (**Figure 4**).

We found no behavioral differences between males and females regarding their attraction to LED lights with different wavelengths and intensities (**Figure 4**), which we expected, especially bearing in mind that only a few flies possess sexually dimorphic structures that are only visually displayed during courtship (**Lunau, 2014**). If we set aside the importance of colors during courtship and mating in flies and try to focus on other ecological roles of color vision: foraging, feeding, or navigation to find shelter, we should delve into the variability of visual environments and fly species' different sensory systems.

In our experiments we found that blue lights were the most attractive for flies; however, behavioral experiments done in other *L. sericata* populations testing additional wavelengths in UV emissions or reflecting on objects have shown that yellow or purple lights are more attractive than blue light stimuli (**Brodie et al., 2015; McFadden & Hans, 2019**). Although we never tested UV, yellow, or even purple lights behaviorally, our electrophysiological results with purple lights predict sensitivity to lower wavelengths, suggesting the possibility of UV detection even (**Figure 3**).

However, when lights at different wavelengths were faced, attraction to blue and white lights was always stronger (**Figure 4**). These responses can be explained because the white and blue LEDs used in the experiments (**Table 1**) presented mainly emission peaks in the wavelengths where *L. sericata* showed the highest spectral sensitivity (450-530 nm) (**Figure 3**).

In some behavioral studies with Diptera and Hymenoptera, attraction to blue lights has also been highlighted (**Zablocka, 1972; Fukushi, 1989; Cilek, 2003; Steverding & Troscianko, 2004; Geden, 2006; Diclaro et al., 2012; Hsua & Cheng, 2012**). However, in beetles and other *L. sericata* populations, the attraction to LED lights in the yellow (585 nm) and green (570 nm) is higher compared with blue (472 nm) or white (420-775 nm) (**Otálora-Luna & Dickens, 2010; Brodie et al., 2015**). These results underline the importance of testing color preferences in different orders of insects without extrapolating results from one order to the others.

In **figure 4**, we can also observe an attraction to red wavelengths (640 nm). Intracellular experiments have shown that these wavelengths are outside *L. sericata*'s range of detection (**McCann & Arnett, 1972**). However, our ERG results showed that the relative response of sensitivity to red stimulation ranged between 40% and 60% (**Figure 3**). Such relative response of the photoreceptors measured in our ERGs may explain the behavioral attraction to red LEDs in our and other behavioral experiments (**Brodie et al., 2015**). Attraction to red lights has been reported in other insects even without electrophysiological evidence of photoreceptors in that range of wavelengths (**Allan et al., 1987**).

Lucilia sericata and its visual interaction with diurnal natural environments

Diurnal natural environments are very complex, always changing with heterogeneous visual signals from the reflectance spectrum, the forest geometry, the weather, the time of the day, and the ambient light (**Endler, 1993**). Thus, direct (light of the sun) and diffuse (light reflected from all other natural sources) lights include white, blue, green, and infrared wavelengths (**Endler, 1993**).

In flies and plants ecological interactions, flies have been frequently observed visiting yellow (*Eristalis tenax* or *Episyrphus balteatus*) or white flowers, as well as blue (*Rhingia campestris*, *Volucella bombylans* or *Bombylius fuliginosus*) and red floral colors (**Lunau, 2014**). Flower colors also affect flies' landing, proboscis extension, and oviposition (**Lunau, 2014**). Attraction to plant inflorescences with a mixture of yellow and white colors to obtain nutrients and facilitate their ovary maturation has also been observed in *L. sericata* (**Brodie et al., 2015**).

However, since *L. sericata* has a reduced capacity to fly in darkness (Wooldridge *et al.*, 2007) and is rarely found indoors or in the forest during day hours (Smith *et al.*, 2002), and it is commonly found infesting carrion in open pasture environments, it is clear that the high attraction observed here to blue emissions responds to the detection of shadow areas that are important as resting places to hide between leaves and natural objects reflecting yellow and green wavelengths at different intensities (Steverding & Troscianko, 2004; Kelder & Osorio, 2010; Artamonov, 2012). Under natural conditions, *L. sericata* adults have been found to be attracted significantly to black, blue, white, green, and yellow stimuli (Wall *et al.*, 1992; Hall *et al.*, 1995; Wall & Smith, 1996; Brodie *et al.*, 2015), probably used as a source of information on additional food supplies (Lunau, 2014).

Flies are well known to be largely visually oriented animals (Lunau, 2014). In the case of *L. sericata*, the importance of this feature for mate-seeking under natural direct light conditions and reflected light flashes with blue and green spectral components has been shown when flies are wing beating at 178 Hz, which adds to the absence of mate-seeking behaviors on cloudy days when these light flashes are absent (Eichorn *et al.*, 2017). Again, to detect these flashes, the presence of the blue and green peaks reported in our electrophysiological experiments in *L. sericata*'s compound eyes (Figure 3) is very important to explain the behaviors observed under natural conditions.

Worldwide, traps to capture *Lucilia* species have been developed by using synthetic odor baits to attract and capture flies (Hutchinson, 2000; Hall *et al.*, 2003) and reduce damage to the industry (Urech *et al.*, 2009). Although traps with synthetic attractants are recommended to control flies' populations, their ecological value as a strategy in entomological surveillance or adult collection to breed populations under laboratory conditions is in doubt. This highlights the utility of our results regarding LED lights with different colors to develop light traps or to improve pan traps (Shrestha *et al.*, 2019) that, together with citizen science (Barahona-Segovia & Barcelo, 2021), can be used in the surveillance of Colombian *L. sericata* and other flies populations to track their presence and abundance in different ecosystems. We require more physiological studies in Colombian insect populations to develop better and more efficient traps for different purposes.

Acknowledgments

We want to thank the Faculty of Sciences at Universidad de los Andes for funding the research through Program INV-2021-128-2303; Laura Ospina for helping us with the statistical analysis, and the Kumangi entomological group at Universidad Distrital Francisco José de Caldas in Bogotá for the confirmation of the taxonomical identification of the flies.

Conflicts interests

The authors declare no conflicts of interest.

Authors' contributions

AGC: Project approach, methodology design, experiments, results analysis, and preparation of the manuscript. JM: Project approach, methodology design, and preparation of the manuscript. Both authors read and approved the final version of the manuscript.

References

- Allan, S.A., Day, J.F., Edman, J.D. (1987). Visual ecology of biting flies. *Annual Review Entomology*, 32, 297-317. <https://doi/pdf/10.1146/annurev.en.32.010187.001501>
- Amat, E. (2008). Illustrated key for identification to genera and species of blowflies (Diptera: Calliphoridae) of Colombia. *Caldasia*, 30, 231-244.
- Artamonov, S.D. (2012). Ecological characterization of Calliphoridae (Calliphoridae, Diptera: Insecta) of the Russian Far East. *Contemporary Problems of Ecology*, 5, 46-49. <https://doi.org/10.1134/S1995425512010067>

- Autrum, H.** (1950). Die Belichtungspotentiale und das sehen der Insekten (Untersuchungen an *Calliphora* und *Dixippus*). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, *32*, 176-227. <https://doi.org/10.1007/BF00344524>
- Autrum, H.** (1958). Electrophysiological analysis of the visual systems in insects. *Experimental Cell Research*, *14*, 426-39.
- Autrum, H., Galxwitz, U.** (1951). Zur Analyse der Belichtungs potentiale des Insektenauges. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, *33*, 407-435. <https://doi.org/10.1007/BF00339234>
- Babrekar, A.A., Kulkarni, G.R., Nath, B.B., Vidyasagar, P.B.** (2004). Extracellular electrical activity from the photoreceptors of midge. *Journal of Biosciences*, *29*, 349-353. <https://doi.org/10.1007/BF02702617>
- Barahona-Segovia, R.M., Barceló, M.** (2021). From classical collections to citizen science: Change in the distribution of the invasive blowfly *Chrysomya albiceps* (Wiedemann, 1819) in Chile. *BioInvasions Records*, *10*, 45-56. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.1.06>
- Beverley, A.H.** (1991). Morphological characters to identify adult *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) and *L. cuprina* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae). *New Zealand Journal of Zoology*, *18*, 413-420. <https://doi.org/10.1080/03014223.1991.10422847>
- Borst, A.** (2009). *Drosophila's* view on insect vision. *Current Biology*, *13*, 36-47. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.001>
- Briscoe, A., Chittka, L.** (2001). The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology*, *46*, 471-510. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471>
- Brodie, B.S., Smith, M.A., Lawrence, J., Gries, G.** (2015). Effects of floral scent, color and pollen on foraging decisions and oocyte development of common green bottle flies. *PLoS ONE*, *10*, e0145055. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145055>
- Church, J.C.T., Courtenay, M.** (2002). Maggot debridement therapy for chronic wounds. *International Journal of Lower Extremity Wounds*, *1*, 129-134. <https://doi.org/10.1177/1534734602001002008>
- Cilek, J.E.** (2003). Attraction of colored plasticized corrugated boards to adult stable flies, *Stomoxys calcitrans* (Diptera: Muscidae). *Florida Entomologist*, *86*, 420-423. <https://doi.org/10.1653/0015-4040>
- Cresscitelli, F., Jahn, T.L.** (1939). The electrical response of the dark adapted grasshopper eye to various intensities of illumination and to different qualities of light. *Journal of Cellular Physiology*, *18*, 105-111. <https://doi.org/10.1002/jcp.1030130111>
- Dexheimer, A.F., Outomuro, D., Dunlap, A.S., Morehouse, N.I.** (2023). Spectral sensitivities of the orchid bee *Euglossa dilemma*. *Journal of Insect Physiology*, *144*, 104464. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2022.104464>
- Diclaro, J.W., Cohnstaedt, L.W., Pereira, R.M., Allan, S.A., Koehler, P.G.** (2012). Behavioral and physiological response of *Musca domestica* to colored visual targets. *Journal of Medical Entomology*, *49*, 94-100. <https://doi.org/10.1603/ME10257>
- Döring, T.F., Chittka, L.** (2007). Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions*, *1*, 3-16. <https://doi.org/10.1007/s11829-006-9000-1>
- Douglass, J.K., Strausfeld, N.J.** (1996). Visual motion-detection circuits in flies: Parallel direction- and non-direction-sensitive pathways between the medulla and lobula plate. *The Journal of Neuroscience*, *16*, 4551-4562. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-15-04551>
- Eichorn, C., Hrabar, M., van Ryn, E.C., Brodie, B.S., Blake, A.J., Gries, G.** (2017). How flies are flirting on the fly. *BMC Biology*, *15*, 2. <https://doi.org/10.1186/s12915-016-0342-6>
- Endler, J.A.** (1993). The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, *63*, 1-27. <https://doi.org/10.2307/2937121>
- Figueroa, L., Linhares, A.** (2002). Sinantropía de los Calliphoridae (Diptera) de Valdivia. Chile. *Neotropical Entomology*, *31*, 233-239. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000200009>
- Fukushi, T.** (1989). Learning and discrimination of coloured papers in the walking blowfly, *Lucilia cuprina*. *Journal of Comparative Physiology A*, *166*, 57-54. <https://doi.org/10.1007/BF00190210>
- Geden, C.J.** (2006). Visual targets for capture and management of house flies, *Musca domestica* L. *Journal of Vector Ecology*, *31*, 152-157. <https://doi.org/10.3376/1081-1710>
- Goldsmith, H.T.** (1965). Do flies have a red receptor? *The Journal of General Physiology*, *49*, 265-287. <https://doi.org/10.1085/jgp.49.2.265>
- Goodman, L.J.** (1960). The landing responses of insects. I. The landing response of the fly, *Lucilia sericata*, and other Calliphorinae. *Journal of Experimental Biology*, *1*, 854-878. <https://doi.org/10.1242/jeb.37.4.854>

- Graczyk, T. K., Knight, R., Tamang, L.** (2005). Mechanical transmission of human protozoan parasites by insects. *Clinical Microbiology Reviews*, 18, 128-132. <https://doi.org/10.1128/CMR.18.1.128-132>
- Hall, M.J.R., Farkas, R., Kelemen, F., Hosier, M.J., El-Khoga, J.M.** (1995). Orientation of agents of wound myiasis to hosts and artificial stimuli in Hungary. *Medical and Veterinary Entomology*, 9, 77-84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.1995.tb00120.x>
- Hall, M.J.R., Hutchinson, R.A., Frakas, R., Adams, Z.J.O., Wyatt, N.P.** (2003). A comparison of Lucitrap® and sticky targets for sampling the blowfly *Lucilia sericata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 17, 280-287. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.2003.00440.x>
- Heisenberg, M.** (1971). Separation of receptor and lamina potentials in the electroretinogram normal and mutant *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology*, 55, 85-100. <https://doi.org/10.1242/jeb.55.1.85>
- Hutchinson, R.A.** (2000). Some behavioural responses of *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) (Diptera: Calliphoridae) to three odour baits using sticky boards and electrified screens. *Journal of Applied Dipterology*, 7, 233-240.
- Hsua, P.S., Cheng, E.Y.** (2012). The critical cue in pattern discrimination for the honeybee: Color or form? *Journal of Insect Physiology*, 7, 934-940. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.04.009>
- Kelver, A., Osorio, D.** (2010). From spectral information to animal colour vision: Experiments and concepts. *Proceedings the Royal Society B*, 277, 1617-1625. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2118>
- Kirchner, S.M., Döring, T.F., Saucke, H.** (2005). Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 51, 1255-1260. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.07.002>
- Kugel, M.** (1977). The time course of the electroretinogram of compound eyes in insects and its dependence on special recording conditions. *Journal of Experimental Biology*, 71, 1-6. <https://doi.org/10.1242/jeb.71.1.1>
- Laughlin, S.B., Weckström, M.** (1993). Fast and slow photoreceptors- a comparative study of the functional diversity of coding and conductances in the Diptera. *Journal of Comparative Physiology A*, 172, 593-609. <https://doi.org/10.1007/BF00213682>
- Lopez-Reyes, K., Armstrong, K.F., van Tol, R.W.H.M., Teulon, D.A.J., Bok, M.J.** (2022). Colour vision in thrips (Thysanoptera). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377, 20210282. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0282>
- Lunau, K.** (2014). Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. *Journal of Comparative Physiology A*, 200, 497-512. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0895-1>
- McCann, G.D., Arnett, D.W.** (1972). Spectral and polarization sensitivity of the dipteran visual system. *The Journal of General Physiology*, 59, 534-558. <https://doi.org/10.1085/jgp.59.5.534>
- McFadden, K., Hans, K.** (2019). Foraging behavior of female Blow flies (Diptera: Calliphoridae) based on visual cues. *Instars: A Journal of Student Research*, 5. <https://instars-ojs-tamu.tdl.org/instars/article/view/297>
- McNeill, C.A., Allan, S.A., Koehler, P.G., Pereira, R.M., Weeks, E.N.I.** (2016). Vision in the common bed bug *Cimex lectularius* L. (Hemiptera: Cimicidae): Eye morphology and spectral sensitivity. *Medical and Veterinary Entomology*, 30, 426-434. <https://doi.org/10.1111/mve.12195>
- Meyer, R.V., Eguchi, E.** (1984). Thoughts on the possible function and origin of bioluminescence in the New Zealand glowworm *Arachnocampa luminosa* (Diptera: Keroplatidae), based on electrophysiological recordings of spectral responses from the eyes of male adults. *New Zealand Entomologist*, 8, 111-118. <https://doi.org/10.1080/00779962.1984.9722483>
- Naka, K., Kuwabara, M.** (1959). Electrical response from the compound eye of *Lucilia*. *Journal of Insect Physiology*, 3, 41-49. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(59\)90057-5](https://doi.org/10.1016/0022-1910(59)90057-5)
- Ortiz, M.I., Hincapié-Peñaloza, E., Molina, J.** (2023). Electrophysiological detection of visible wavelengths of artificial lights inducing take-off in adults of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Triatominae). *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo*, 65, e25. <https://doi.org/10.1590/S1678-9946202365025>
- Otálora-Luna, F., Dickens, J.C.** (2010). Spectral preference and temporal modulation of photic orientation by Colorado potato beetle on a servosphere. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 138, 93-103. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2010.01081.x>
- Peitsch, D., Fietz, A., Hertel, H., De Souza, J., Ventura, D.F., Menzel, R.** (1992). The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based color vision. *Journal of Comparative Physiology A*, 170, 23-40. <https://doi.org/10.1007/BF00190398>

- Public Health Monograph.** (1955). Appraising Fly Control Programs 70, 137-1138.
- Rydhmer, K., Bick, E., Still, L., Strand, A., Luciano, R., Helmreich, S., Beck, B.D., Gronne, C., Malmros, L., Poulsen, K., Elbaek, F., Brydegaard, M., Lemmich, J., Nikolajsen, T.** (2022). Automating insect monitoring using unsupervised near-infrared sensors. *Scientific Reports*, 12, 2603. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06439-6>
- Ruck P.** (1961). Photoreceptor cell response and flicker fusion frequency in the compound eye of the fly, *Lucilia sericata* (Meigen). *The Biological Bulletin*, 120, 375-383. <https://doi.org/10.2307/1539540>
- R Core Team.** (2013). A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Saigusa, K., Matsumasa, M., Yashima, Y., Takamiya, M., Aoki, Y.** (2009). Practical applications of molecular biological species identification of forensically important flies. *Legal Medicine*, 11, 344-347. <https://doi.org/10.1016/j.legalmed.2009.01.026>
- Sanes, J.R., Zipursky, S.L.** (2010). Design principles of insect and vertebrate visual systems. *Neuron*, 66, 15-36. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.01.018>
- Shrestha, M., García, J.E., Chua, J.H.J., Howard, S.R., Tschulin, T., Dorin, A., Nielsen, A., Dyer, A.G.** (2019). Fluorescent pan traps affect the capture rate of insect orders in different ways. *Insects*, 10, 40. <https://doi.org/10.3390/insects10020040>
- Smith, K.** (1986). A manual of forensic entomology. London: The Trustees of the British Museum.
- Smith, K.E., Howard, J.J., Wall, R.** (2002). Contrasting responses to objects orientation and illumination by the blowflies *Chrysomya chloropyga* and *Lucilia sericata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102, 183-189. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2002.00938.x>
- Sotiraki, S., Hall J.R.** (2012). A review of comparative aspects of myiasis in goats and sheep in Europe. *Small Ruminant Research*, 103, 75-83. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2011.10.021>
- Stavenga, D.G.** (2002). Colour in the eyes of insects. *Journal of Comparative Physiology A*, 188, 337-348. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0307-9>
- Stavenga, D.G., Arikawa, K.** (2006). Evolution of color and vision of butterflies. *Arthropod Structure & Development*, 35, 307-318. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.08.011>
- Steverding, D., Troscianko, T.** (2004). On the role of blue shadows in the visual behavior of the tsetse flies. *Proceedings of Royal Society B*, 271, 16-17. <https://doi.org/10.1603/ME10257>
- Urech, R., Green, P.E., Rice, M.J., Brown, G.W., Webb, P., Jordan, D., Wingett, M., Mayer, D.G., Butler, L., Joshua, E., Evans, I., Toohey, L., Dadour, I.R.** (2009). Suppression of populations of Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae), with a novel blowfly trap. *Australian Journal of Entomology*, 48, 182-188. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2009.00701.x>
- van der Kooi, C.J., Stavenga, D.G., Arikawa, K., Belusic, G., Kelber, A.** (2021). Evolution of insect color vision: From spectral sensitivity to visual ecology. *Annual Review of Entomology*, 66, 435-461. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>
- Wall, R., Green, C.H., French, N., Morgan, K.L.** (1992). Development of an attractive target for the sheep blowfly *Lucilia sericata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 6, 67-74. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.1992.tb00038.x>
- Wall, R., Smith, K.E.** (1996). Colour discrimination by the sheep blowfly *Lucilia sericata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 10, 235-240. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.1996.tb00736.x>
- Wooldridge, J., Scrase, L., Wall, R.** (2007). Flight activity of the blowflies, *Calliphora vomitoria* and *Lucilia sericata*, in the dark. *Forensic Science International*, 172, 94-97. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2006.12.011>
- Yilmaz, A., Spaethe, J.** (2022). Colour vision in ants (Formicidae, Hymenoptera). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377, 20210291. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0291>
- Yinon, U.** (1970). Similarity of the electroretinogram in insects. *Journal Insect Physiology*, 16, 221-225. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(70\)90163-0](https://doi.org/10.1016/0022-1910(70)90163-0)
- Zablocka, T.** (1972). Photopositive responses of *Musca domestica* and *Lucilia sp.* to monochromatic lights. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 32, 55-64.

Artículo original

Variabilidad fenotípica en la población de la jaiba invasora *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) en el margen continental del Caribe colombiano

Phenotypic variability in the population of the invasive crab *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) in the continental margin of the Colombian Caribbean

✉ Nelson Alejandro Lozano-Mendoza*, ✉ Andrés Merchán-Cepeda,
✉ Néstor Hernando Campos-Campos

Cecimar, Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe, Santa Marta

Resumen

Las especies invasoras representan una amenaza para la mayoría de los ecosistemas en el mundo, sin embargo, los organismos que son capaces de establecerse en áreas diferentes a su zona de origen cuentan con estrategias de historia de vida que les permiten ser exitosas en la colonización. En Colombia se ha reportado un número elevado de especies invasoras, entre las que se encuentran crustáceos como la jaiba espinosa *Charybdis hellerii*, originaria del Indo-Pacífico, pero llegada a nuestras costas desde el mar Mediterráneo presuntamente en embarcaciones de comercio. Actualmente este cangrejo se ha reportado desde la zona de la alta Guajira hasta el Golfo de Morrosquillo, lo que evidencia su éxito al ser capaz de soportar las diversas condiciones del Caribe colombiano. En el presente estudio se evaluó la variabilidad fenotípica mediante morfometría geométrica, comparando y analizando el caparazón de ejemplares recolectados en diferentes localidades del nororiente y la parte central de la costa Caribe colombiana (La Guajira, Ciénaga Grande de Santa Marta, Santa Marta, Córdoba, Sucre). Con el estudio de esta estructura no se pudo observar dimorfismo sexual, pero sí se estableció (ANOVA; $p < 0,5$; $p = 7,58 \times 10^{-12}$) la variabilidad fenotípica entre los diferentes sitios de muestreo. En la localidad de La Guajira se obtuvieron los ejemplares con las mayores tallas, lo cual se atribuye, principalmente, a los fenómenos de surgencia y a la naturaleza hidrográfica que presenta esta zona. En cuanto a la forma, se determinó que los individuos localizados en esta zona costera tenían diferencias significativas con los del resto de lugares muestreados en el estudio. Este es un primer panorama del estado de esta especie invasora en el territorio colombiano y de cómo se ha adaptado al nuevo medio debido a su plasticidad fenotípica.

Palabras clave: Especie invasora; *Charybdis hellerii*; Morfometría geométrica; Caribe colombiano; Crustáceos.

Abstract

Invasive species are a threat to ecosystems in the world; however, the organisms that survive in areas outside their place of origin have life-history strategies that allow them to colonize successfully. A large number of invasive species have been reported in Colombia, including crustaceans such as the spiny hands crab *Charybdis hellerii*, native to the Indo-Pacific but introduced in our Caribbean coasts from the Mediterranean Sea, presumably by commercial vessels. Currently, this crab has been reported from the upper Guajira to the Gulf of Morrosquillo, evidencing its success in withstanding the diverse conditions of the Colombian Caribbean. Here, we estimated the phenotypic variability using geometric morphometry to compare and analyze the shell of specimens collected in different localities in La Guajira, Ciénaga Grande de Santa Marta, Santa Marta, Córdoba, and Sucre, in

Citación: Lozano-Mendoza NA, Merchán-Cepeda A, Campos-Campos NH. Variabilidad fenotípica en la población de la jaiba invasora *Charybdis hellerii* (Milne-Edwards, 1867) (Decapoda: Portunidae) en el margen continental del Caribe colombiano. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)604-618, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefy.1909>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Nelson Alejandro Lozano Mendoza; nelozanom@unal.edu.co

Recibido: 23 de abril de 2023

Aceptado: 25 de agosto de 2023

Publicado en línea: 20 de septiembre de 2023



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

the northeast and southwest of the Colombian Caribbean coast. By observing this structure, it was impossible to establish sexual dimorphism; however, we found evidence (ANOVA; $p < 0,05$; $p = 7,58 \times 10^{-12}$) indicating phenotypic differences between the various test sites. The largest specimens were found in La Guajira mainly due to upwelling phenomena and the hydrographic nature of this area. Regarding their shape, the individuals collected in this locality significantly differed from those collected in the other sampled sites. Our study is the first overview of the status of this invasive species in Colombian territory and how it has been able to adapt due to its phenotypic plasticity.

Keywords: Invasive species; *Charybdis hellerii*; Geometric morphometrics; Colombian Caribbean; Crustacea.

Introducción

Las especies invasoras resultan ser un problema cuando se habla del equilibrio en un ecosistema. Los principales atributos que se ven afectados con su presencia son la riqueza y la abundancia, ya que en muchas ocasiones generan daños irreversibles en las poblaciones autóctonas (Rubinoff *et al.*, 2010). Los medios por los cuales los organismos logran trasladarse a grandes distancias son principalmente de naturaleza antrópica, como se ha podido deducir en los peces (Cavaleri *et al.*, 2006; Albanis & Hixon, 2008), los crustáceos (Becerra & Jiménez, 1989; Campos & Turkay, 1989; Álvarez-León & Gutiérrez-Bonilla, 2007; Global Invasive Species Database-GISD, 2008) y los moluscos (Becerra & Jiménez, 1989; Díaz-Merlano & Puyana-Hegeus, 1994), entre otros. Estas especies pueden convertirse en grandes depredadoras de las especies locales, así como en competidoras ventajosas en la consecución de recursos, al no tener depredadores que regulen su población (Holland, 2000).

La jaiba espinosa *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) es un crustáceo decápodo perteneciente a la familia Portunidae, caracterizada principalmente por presentar dos apéndices modificados a manera de remos. Posee un caparazón con superficie dorsal desnuda y seis dientes agudos terminados en puntas negras en el margen anterolateral (GISD, 2013). Esta especie es originaria de las aguas del Indo-Pacífico y se distribuye desde las costas del Mar Mediterráneo oriental hasta el Mar Rojo (Lemaitre, 1995). En el Atlántico occidental se la ha declarado como especie exótica (Morán & Atencio, 2006) y se ha reportado en varios lugares de Colombia (Campos & Turkay, 1989), Cuba (Gómez & Martínez-Iglesias, 1990), Florida (Lemaitre, 1995), Venezuela (Hernández & Bolaños, 1995) y Brasil (Mantelatto & García, 2001), lo que demuestra su capacidad para establecerse con éxito a lo largo de la costa del Atlántico americano. Esta especie puede competir potencialmente con cangrejos braquiuros nativos (*Callinectes* spp.) y modificar las comunidades bentónicas, lo que la convierte en una especie invasora en las aguas del Caribe colombiano (Gracia *et al.*, 2011). En ello ha tenido éxito principalmente por características como su vida larval promedio de 44 días, lo que facilita su dispersión; su crecimiento y maduración rápidos, aproximadamente de un año; la producción múltiple de crías en corto tiempo (12 meses aproximadamente), y la capacidad de almacenar esperma; su dieta generalista (carnívora), lo que permite un amplio espectro en su alimentación, y, por último, su capacidad para medrar en una gran variedad de sustratos: suelos arenosos, litorales rocosos, bancos de algas, raíces de mangle, corales vivos o muelles (Dineen *et al.*, 2001). Lo anterior se relaciona con el hecho de que las especies generalistas tienen mayor plasticidad fenotípica que las especialistas (Cañas-Hoyos *et al.*, 2014), lo que les permite presentar variaciones morfológicas en sus diferentes poblaciones con base en su historia de vida.

En Colombia sólo se tiene el registro de la especie, pero se desconoce el alcance que ha tenido a lo largo de la franja costera. Se tiene información acerca del establecimiento y posible expansión de poblaciones de esta especie en Venezuela y Brasil, y se ha llegado a la conclusión de que, debido a sus características biológicas, puede ser altamente competitiva y podría desplazar a especies nativas de interés comercial como *Callinectes sapidus* (Morán & Atencio, 2006; Sant'Anna *et al.*, 2012; Bernadochi *et al.*, 2012; Sant'Anna *et al.*, 2015). Se compara, además, la magnitud del daño que podría generar si se sigue extendiendo en el Caribe con el ocurrido en Norteamérica por la acción de la especie

Carcinus maenas (Torchin *et al.*, 2001). Para aclarar si los procesos de adaptación de las poblaciones establecidas en el Caribe colombiano son similares, resulta útil la morfometría geométrica (Cadrin, 2000; Jaramillo, 2011).

La morfometría geométrica se ha utilizado en varias especies de crustáceos para estudiar estructuras como el caparazón en *Maguimithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818) (Martínez-Campos *et al.*, 2016) y *Licarsinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Rufino *et al.*, 2004), los própodos en *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Marochi *et al.*, 2015) y la placa esternal en *Panulirus argus* (Laitrelle, 1804) (Bolaños-Cubillos *et al.*, 2016). En general, se sabe que la fluctuación de las condiciones ambientales a las que los organismos son sometidos en sus primeras etapas de vida induce la variabilidad fenotípica, pues los cambios más importantes del fenotipo ocurren en estas etapas tempranas. A ello se suma el estrés ocasionado por la variación de factores ambientales, así que los organismos con condiciones estables pueden llegar a tener mayores tallas que aquellos que se encuentren en áreas de variación constante (Giménez, 2006).

Con el fin de esclarecer si esta especie está sometida a diferentes condiciones ambientales que generen algún tipo de cambio en su morfología –lo que es plausible por la alta diversidad de hábitats en el territorio nacional–, nos propusimos aquí determinar la existencia de diferenciación fenotípica en la población de *C. hellerii* establecida entre el nororiente y la parte central del Caribe continental de Colombia.

Metodología y área de estudio

Área de estudio

Se establecieron cinco (5) localidades de muestreo: La Guajira (Guamachito) (GA), Santa Marta (zonas costeras entre el aeropuerto Simón Bolívar y Ciénaga) (SA), Ciénaga Grande de Santa Marta (boca de la Barra) (CG), Sucre (Tolú y Coveñas) (SU) y Córdoba (San Antero) (CO) (Figura 1).

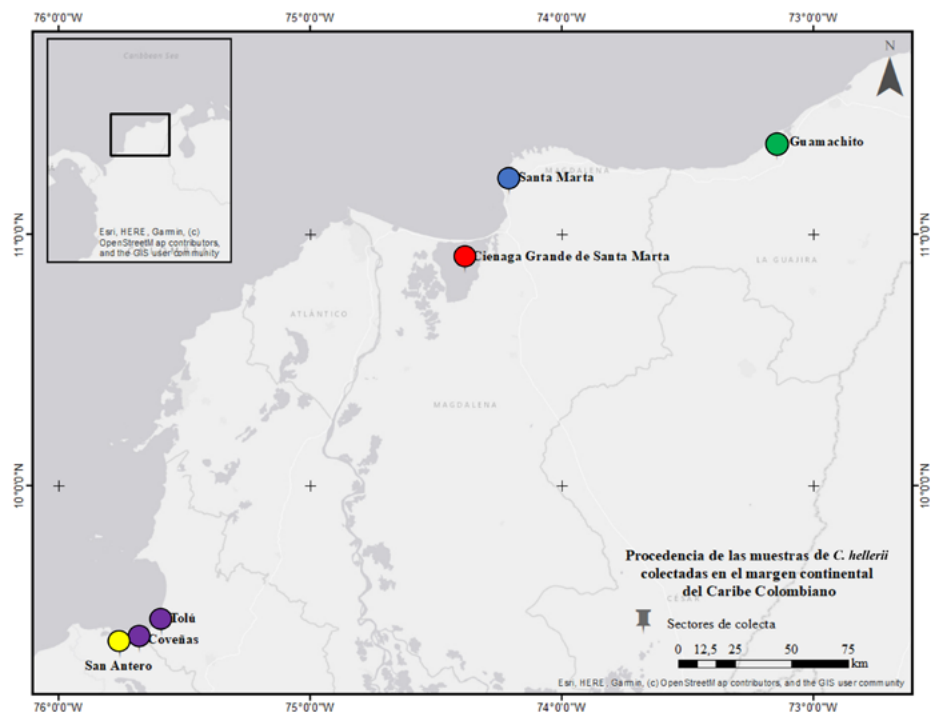


Figura 1. Sitios de muestreo a lo largo del margen continental del Caribe colombiano. (Mapa por Nariño, 2020). Grupos de arriba abajo: verde-La Guajira (GA), azul-Santa Marta (SA), rojo-Ciénaga (CG), púrpura-Sucre (Su) y amarillo-Córdoba (CO)

Los departamentos de La Guajira y Magdalena tienen influencia de la masa de agua subtropical sumergida, que se encuentra a una profundidad medida entre 100 y 200 m, con una temperatura promedio de 19-25 °C (Fajardo, 1979). En la zona de La Guajira se presenta el fenómeno de surgencia con intensidad variable y constante a lo largo del año por acción del viento, lo que ocasiona movimientos ascendentes de agua subsuperficial rica en nutrientes y oxígeno (Álvarez-León *et al.*, 1995).

La localidad seleccionada en Bolívar se agrupó con la Ciénaga Grande de Santa Marta y el río Magdalena como una sola región (Ricaurte-Villota & Bastidas-Salamanca, 2017), la cual se caracteriza por presentar aportes provenientes del río Magdalena, lo que condiciona que haya sectores con baja salinidad. Sin embargo, la región del Magdalena se ve influenciada por la presencia de los vientos alisios del NE, lo que genera el fenómeno de surgencia temporal en los sitios de Ciénaga Grande y Santa Marta entre los meses de diciembre y abril (Márquez, 1982).

En la parte central del Caribe colombiano, dentro del Golfo de Morrosquillo, la temperatura se mantiene entre los 26,8 y 31,5 °C. En esta zona hay vertimientos constantes de materia orgánica y agua dulce del río Sinú que son bajos en comparación con los aportes de las aguas continentales que recibe la parte nororiental del Caribe colombiano. El río Sinú tiene un caudal promedio de 400 m³/seg, con un máximo de 800 m³/seg y un mínimo de 100 m³/seg, según se trate de los periodos de lluvia y sequía (Robertson, 1989). Según Molina *et al.* (1994), el 80 % del lecho marino del Golfo de Morrosquillo está cubierto por material calcáreo procedente de la destrucción de zonas arrecifales. Sin embargo, el porcentaje de material calcáreo disminuye al acercarse a las costas, debido a que el aporte de aguas continentales provenientes de los ríos Sinú, Pechelin y la ciénaga de la caimaneran, afecta el desarrollo coralino.

Fase de campo

Las muestras se recolectaron en el marco de la tesis de doctorado denominada “Mecanismos de invasión en ecosistemas marinos. Caso: *Charybdis hellerii* en el mar Caribe colombiano”, y se encuentran almacenadas en el Museo de Historia Natural Marina de Colombia “Makuriwa” del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, bajo los códigos de catálogo que van desde el 73029 hasta el 73121. Los muestreos se hicieron durante los años 2018 y 2019 a lo largo del margen continental del Caribe colombiano en diferentes estaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Número de imágenes recolectadas a partir de las muestras de *C. hellerii* preservadas en alcohol. Datos según lugar de procedencia y categorías evidenciables (macho-hembra)

	Lugar	Machos	Hembras	Total	Captura	Catálogo
La Guajira (GA)	Guamachito	72	0	72	Trasmallo, redes de encierro	73029-73025-73121
Ciénaga grande de Santa Marta (CG)	CGSM	22	9	31	Nasa, atarraya, changa	73046-73082
Santa Marta (SA)	Marino Costero	22	3	25	Changa, red de encierro, manual	73083-73112
Sucre (SU)	Coveñas	12	8	20	Manual	73040-73041
	Tolú	8	3	11	Manual	73038-73039
Córdoba (CO)	San Antero	14	8	22	Manual	73042-73043
	Total	150	31	181		

Fase de laboratorio

Se tomaron registros fotográficos del caparazón de cada individuo del estudio. Se diseñó un montaje para el escáner EBSON V850 Pro, adecuando el vidrio con papel cartulina de color verde y una escala de 5 cm para poder tomar las imágenes de los individuos. Los ejemplares se colocaron sobre el dorso en el escáner para digitalizar el contorno de la superficie del caparazón y luego se procedió a tomar la imagen en un total de 181 individuos. Los organismos fueron sexados y clasificados como adultos teniendo en cuenta la forma del abdomen y lo reportado por **Dineen et al.** (2001) y **Mantelatto & García** (2001).

Prueba de error

Esta se hizo *a priori* con 50 imágenes seleccionadas al azar para medir la precisión de los puntos y así evitar errores del investigador que generaran una falsa variabilidad (**Tabla 2**). Esta comprobación se hizo mediante un análisis de Procrustes, comparando los promedios cuadrados (MS) de los individuos y el error obtenido.

Análisis morfométricos

Estos se realizaron con el programa MorphoJ (**Bookstein**, 1991) a partir de la estructura escaneada. Se posicionaron los puntos de referencia (LM) con el programa tpsDig232 y se obtuvieron 12, 11 en el margen anterolateral derecho de los organismos y uno en la parte posterior central (**Figura 2**) para evitar la duplicación de puntos y los problemas de *software* asociados con la redundancia por simetría (**Rufino et al.**, 2004; **Silva et al.**, 2010); después, se hizo un análisis generalizado de Procrustes (AGP) en MorphoJ.

Tabla 2. Resultados del análisis de Procrustes efectuado para la prueba de error

Tamaño del centroide					
Efecto	SS	MS	df	F	P(parama)
Individuo	80,338737	1,709335	47	54483,5	<.0001
Error 1 (investigador)	0,001506	0,000031	48		
Forma					
Efecto	SS	MS	df	F	P(parama)
Individuo	0,07275666	7,74E-05	940	54,97	<.0001
Error 1 (Investigador)	0,0013518	1,408E-06	960		

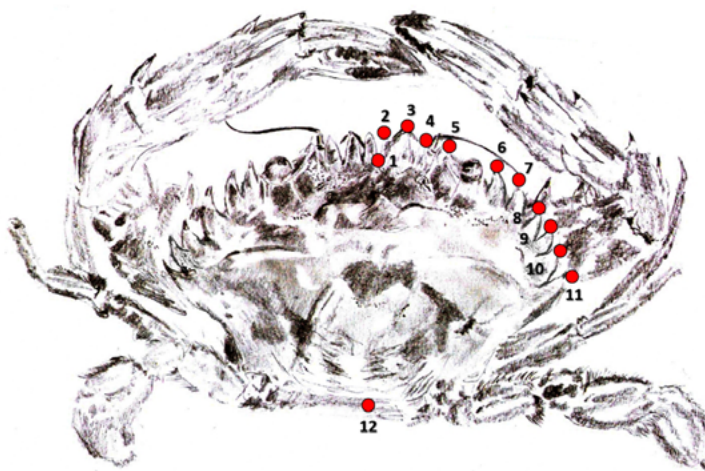


Figura 2. Esquema de la distribución de puntos de referencia sobre la parte dorsal del caparazón de *C. hellerii* (Ilustración por Mora, 2021)

Efecto alométrico y dimorfismo sexual

Se comprobó y corrigió el efecto alométrico con el programa COV (Dujardin & Dujardin, 2019) según lo propuesto por Huxley (1932), usando las deformaciones parciales (RW) y los tamaños centroides (Cs). Se recalculó la matriz de distancias euclidianas sobre 1.000 permutaciones ajustada a la corrección de Bonferroni y se compararon los valores de significación para determinar la existencia de dimorfismo.

Diferencias de tamaño

Se calcularon las diferencias de tamaño mediante el análisis de los tamaños centroides. Se aplicó una prueba de Shapiro-Wilks ($p < 0,05$; $p = 0,81$) para supuestos de normalidad en los residuales y una prueba de Barlett ($p < 0,05$; $p = 0,06$) para evaluar la homocedasticidad usando el programa R Project. Dado que se cumplieron ambos supuestos, se optó por realizar un ANOVA de una vía y una prueba *post hoc* de Tukey para determinar las diferencias específicas entre lugares.

Diferencias de conformación

Mediante un análisis de componentes principales (ACP) se determinó si existía algún tipo de agrupación relacionado con los puntos anatómicos de referencia (PAR).

Resultados

Efecto alométrico y dimorfismo sexual

Se comprobó la presencia del efecto alométrico y se corrigió (λ Wilks 0,9297; F:120; 862,9; $p = 0,687$). Las distancias euclidianas después de aplicar la corrección al efecto alométrico (Bonferroni: 1.000 permutaciones; $p = 0,05$; $p < 0,0024$) evidenciaron que no existían diferencias entre machos y hembras de una misma localidad.

Diferencias de tamaño

Hubo diferencias significativas entre los grupos en cuanto a los tamaños de Cs (ANOVA; $p < 0,05$; $p = 7,58 \times 10^{-12}$), en tanto que en la prueba de comparaciones múltiples de Tukey hubo diferencias significativas entre algunas de las comparaciones pareadas (Figura 3), lo que dejó en claro que las muestras recolectadas en La Guajira (GA) y en el sector de Santa

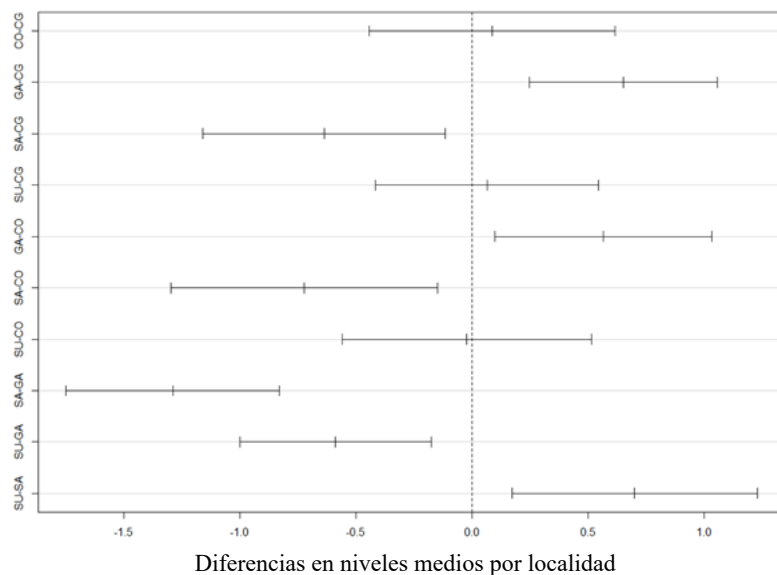


Figura 3. Intervalos de confianza para pruebas pareadas de Tukey. Los intervalos que no contienen el 0.0 se consideran estadísticamente diferentes. CO: Córdoba; SA: Santa Marta; GA: La Guajira; SU: Sucre y CG: Ciénaga

Marta (SA) eran diferentes al resto. Al no haberse determinado el dimorfismo sexual, los análisis se realizaron agrupando todos los individuos y teniendo en cuenta sólo su lugar de procedencia (**Figura 4**). El tamaño promedio de Cs en la localidad de La Guajira (GA) fue de 5,10 cm, siendo el mayor en comparación con el resto (**Tabla 3**); los individuos con las menores tallas se recolectaron en Santa Marta (SA).

Diferencias en conformación (forma) por localidades

Análisis de componentes principales (ACP): este evidenció un solapamiento entre todos los grupos al discriminar mediante este factor (**Figura 5**). Dentro de los análisis, el ACP arrojó que los tres primeros componentes principales explican el 64,97% de la varianza acumulada. De forma general, se pudo observar una dispersión amplia entre los organismos de cada localidad. Sin embargo, se mantuvo un patrón de agrupación indicativo de semejanzas entre localidades.

Análisis canónico de varianza (ACV): este se hizo para la totalidad de los datos (**Figura 6**) utilizando la variable discriminante de localidad, debido a que en una primera instancia no fue posible observar las diferencias en el ACP. Se recurrió a una prueba de 10.000 permutaciones para distancias pareadas y se calcularon las distancias de

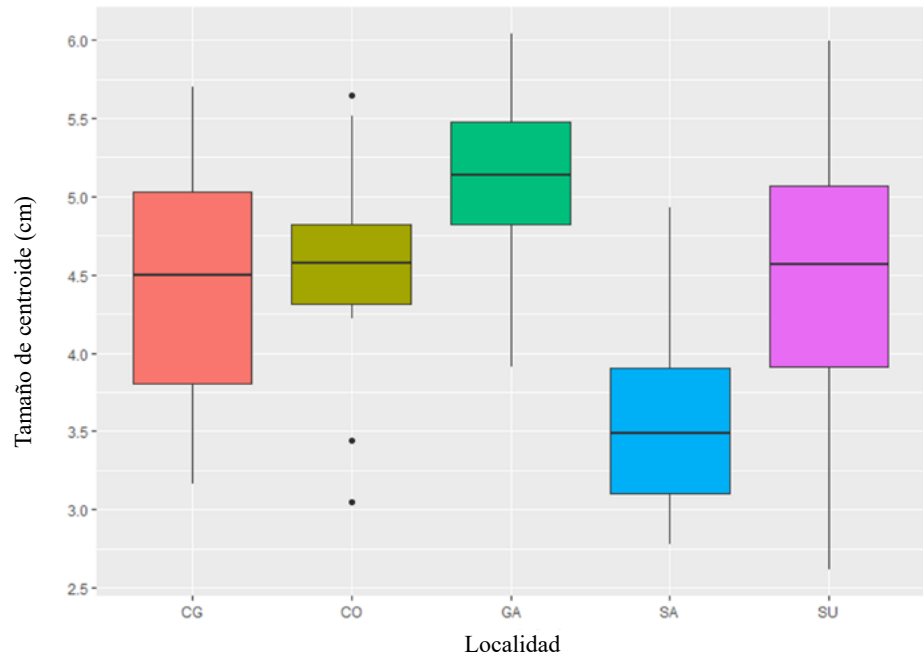


Figura 4. Distribución del tamaño de centroides entre localidades. CG: Ciénaga; CO: Córdoba; GA: La Guajira; SA: Santa Marta; SU: Sucre

Tabla 3. Tendencia central y dispersión en los tamaños de centroides de las diferentes localidades del estudio. CG: Ciénaga; GA: La Guajira; CO: Córdoba; SA: Santa Marta; SU: Sucre

Localidad	n	Media (cm)	Mediana	DS
GA	72	5,10	5,13	0,48
CG	31	4,45	4,49	0,74
CO	22	4,53	4,57	0,62
SA	25	3,63	3,48	0,57
SU	31	4,51	4,56	0,92

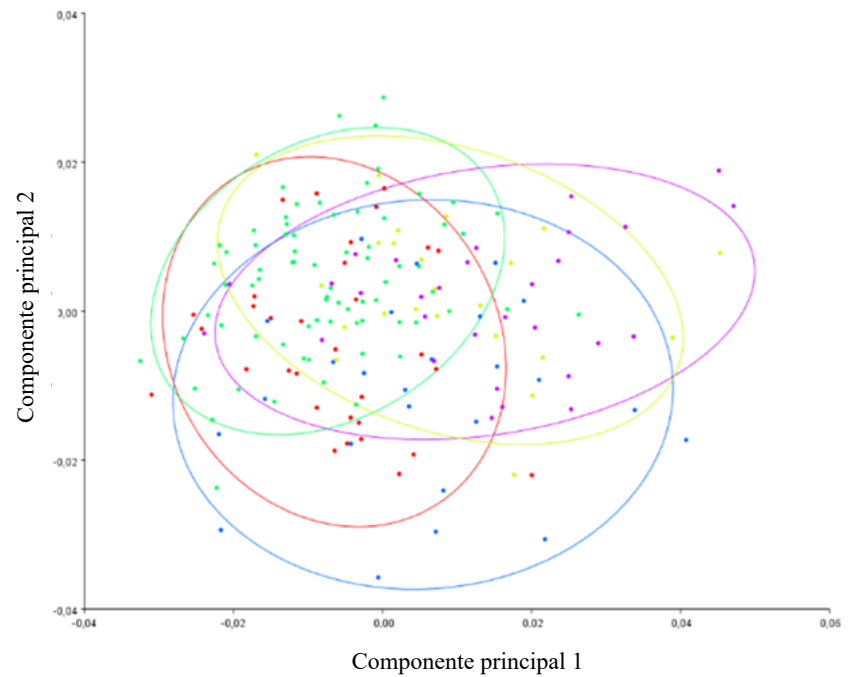


Figura 5. Resultado del ACP con frecuencias promedio, discriminado por localidades. CG: Ciénaga; CO: Córdoba; GA: La Guajira; SA: Santa Marta; SU: Sucre

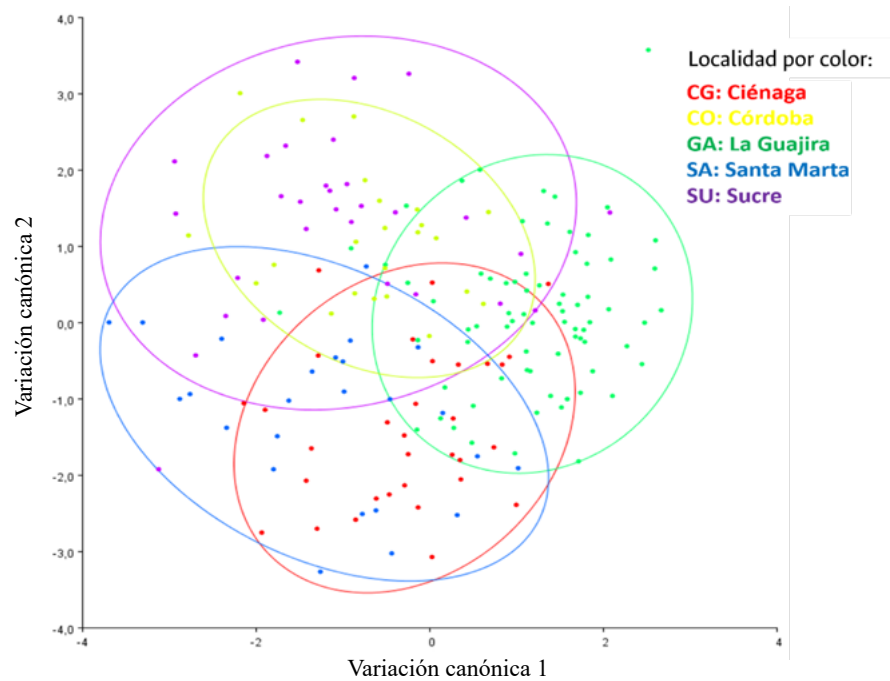


Figura 6. Análisis canónico de varianza discriminado por localidades

Mahalanobis (**Tabla 4**), lo que permitió observar la cercanía entre las formas por localidad. En términos generales, se apreció que las localidades presentaban una alta dispersión, aunque la localidad CO está dentro de la SU, mientras que el resto de las localidades presentaron diferencias marcadas.

Las distancias de Mahalanobis arrojaron valores que señalan diferencias significativas en cuanto a la forma entre todas las localidades. El análisis mostró que las mayores distancias se presentaron entre las localidades CG y SU y las menores entre las localidades CG y SA. Las gráficas de deformaciones parciales evidenciaron la variación del caparazón por localidad (**Figura 7**).

El árbol UPGMA (**Figura 8**) basado en las distancias de Mahalanobis mostró dos ramas principales que generaron *clusters* conformados por las localidades CG y SA, CO y SU, en tanto que GA aparece relacionada con estas últimas, aunque emparejada en un nivel diferente.

Tabla 4. Distancias de Mahalanobis calculadas con el test de permutaciones (10.000) para distancias pareadas. CG: Ciénaga; CO: Córdoba; GA: Guajira; SA: Santa Marta y SU: Sucre

Distancias de Mahalanobis				
	CG	CO	GA	SA
CO	2,6778 ^{<.0001}			
GA	2,2413 ^{<.0001}	2,4615 ^{<.0001}		
SA	1,6732 ^{0.0092}	2,8816 ^{<.0001}	2,792 ^{<.0001}	
SU	2,9822 ^{<.0001}	1,7857 ^{0.0034}	2,592 ^{<.0001}	2,6287 ^{<.0001}

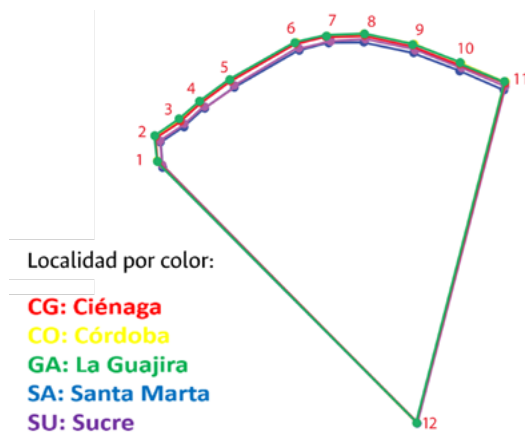


Figura 7. Formas promedio entre localidades. Todas las distancias presentaron significación elevada después de la corrección por tamaño ($p < 0,0001$)

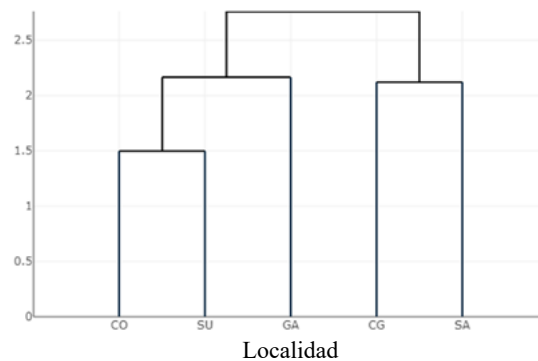


Figura 8. Árbol UPGMA de distancias euclidianas entre localidades. Las distancias presentaron una alta significación estadística (10.000 permutaciones) indicando diferencias significativas entre localidades.

Discusión

Los resultados de nuestro estudio demostraron que el análisis de la forma del caparazón permitió comprobar la variación fenotípica de los individuos de *C. hellerii* recolectados en las diferentes localidades costeras del Caribe colombiano. Los análisis mostraron que el sexo no es un factor significativo en cuanto a tamaño y forma; el uso del caparazón como estructura de estudio no permitió demostrar la existencia de dimorfismo sexual, es decir que la variabilidad debe atribuirse a otro factor, por ejemplo el lugar de procedencia. En otros estudios sobre crustáceos, se ha demostrado que esta estructura permite detectar el dimorfismo sexual, es el caso del cangrejo *H. pudibundus* (Marochi *et al.*, 2015). El caparazón es una estructura rígida que usualmente no permite ver diferencias entre sexos a simple vista, sin embargo, con la morfometría clásica se puede determinar el dimorfismo sexual mediante las medidas de largo y ancho del caparazón en especies como *M. spinosissimus* (Baeza *et al.*, 2012) y *Pinixxia trasversalis* (H. Milne Edwards & Lucas, 1842) (Baeza, 1999).

Un análisis detenido de los lugares de procedencia permitió agrupar la heterogeneidad ambiental en tres sectores: las localidades de La Guajira (GA), Magdalena (SA y CG) y la cuenca central del Caribe colombiano (SU y CO). Al estudiar la variable de tamaño, se determinó que en La Guajira se encontraron los individuos con las mayores tallas del estudio ($5,10 \pm 0,48$ cm), lo que se relacionaría con características de la localidad como la surgencia constante (Álvarez-León *et al.*, 1995), lo que trae consigo un aporte rico de nutrientes, oxígeno y temperaturas bajas. Las temperaturas frías se registran en la zona costera del departamento, donde es posible encontrar la jaiba, y existen registros que evidencian estas condiciones en zonas cercanas a la localidad de muestreo, como lo han reportado Paramo *et al.* (2011) en el sector de Riohacha. Ya se ha documentado la influencia marcada de las temperaturas bajas en el crecimiento de los crustáceos (Bacardit, 1986; Martínez-Campos *et al.*, 2016), que se ven afectados especialmente durante sus etapas larvales, pues tardan en alcanzar su madurez sexual y emplean la energía para el crecimiento de sus tejidos (Hartnoll, 1978). Las temperaturas costeras tienden a aumentar por el aporte de las aguas continentales de escorrentía y los ríos (Ruíz-Ochoa, 2011), pero debido a la hidrografía característica del departamento de La Guajira y al fenómeno de surgencia constante, las temperaturas superficiales pueden llegar a estar por debajo de los 24 °C en promedio en los primeros 200 a 600 km a partir de la línea de la costa (Páramo *et al.*, 2011), lo que facilitaría a los individuos alcanzar tallas mayores. Este fenómeno de crecimiento asociado a aguas con temperaturas bajas se ha podido evidenciar en otros organismos como los peces (Páramo *et al.*, 2009), los moluscos (Gracia *et al.*, 2013), y los equinodermos y crustáceos (Gómez-Lemos & García, 2017). En este último grupo se destacan los cangrejos *Chasmocarcinus cylindricus* (Rathbun, 1901) y *Achelus spinicarpus* (Stimpson, 1871), que alcanzan mayores tallas a mayor profundidad, así como menores densidades poblacionales y temperatura.

Por su parte, la cuenca central del Caribe colombiano experimenta cambios de temperatura en sus zonas costeras con el aumento en el caudal de ríos como el Sinú, lo que puede llegar a elevar la temperatura del agua hasta los 30 °C (Ruíz-Ochoa, 2011), debido a que se genera una termohalina superficial que impide la mezcla de aguas verticales, en tanto que la absorción de la radiación solar se presenta en una capa superficial delgada. Las cinco localidades del estudio presentaron diferencias significativas con respecto a la forma, sin embargo, el UPGMA agrupó a CO-SU y CG-SA, probablemente por la cercanía geográfica de los sitios de muestreo, los cuales tienen el mismo régimen climático, por lo que los individuos están sometidos a condiciones homogéneas. La localidad de GA se agrupó en cercanía con el *cluster* de CO-SU, no con el de CG-SA, lo que se explicaría por la estabilidad que estas zonas mantienen con relación a sus parámetros físicos de temperatura y salinidad a lo largo del año, en contraste con la enorme fluctuación de tales factores en la zona del Magdalena, lo que tendría un impacto más marcado en los individuos de esta zona.

Los organismos capturados en la localidad de SA tuvieron las tallas más bajas del estudio, lo que se explicaría, primero, por la temperatura registrada en las aguas cercanas a la costa de Santa Marta, con un promedio en superficie de $27,08 \pm 1,49$ °C y un rango a lo largo del año entre 24,9 y 30,8 °C (Mancera-Pineda *et al.*, 2013), por lo que los organismos de esta zona pueden estar sometidos a un estrés fisiológico constante que afectaría su crecimiento. En sus primeras etapas de muda estos organismos son sensibles al estrés osmótico y a la variación de la temperatura en el agua, lo que reduce la tasa de asimilación de energía y la conversión de tejido para el crecimiento (Anger, 2003). En cuanto a las tallas registradas en el estudio, su rango fue amplio en SU y CG, lo que se asocia con la influencia directa de la ciénaga de la Caimanera y la Ciénaga Grande de Santa Marta, respectivamente, pues se ha registrado que los portúnidos utilizan estos cuerpos estuarinos como sitio de levante (Valencia-Cuellar & Campos, 1995).

Experimentos *ex-situ* han demostrado, además, que el metabolismo se ve alterado considerablemente con el aumento de la temperatura. Brunna da Silva *et al.* (2020) encontraron que las especies de cangrejos semiterrestres *Leptuca uruguayensis* y *L. leptodactylia* se ven afectadas directamente por el aumento de temperatura, que las afecta reduciendo su índice hepatosomático, lo que obliga a los organismos a aumentar el consumo de energía interna de reserva, incrementando el consumo de oxígeno y ajustando la tasa metabólica mediante mecanismos compensatorios para regular el estrés térmico, lo que en últimas genera un déficit en el crecimiento de los organismos, ya que la energía se utiliza más en los procesos de regulación fisiológica que en los de crecimiento. En ambientes marinos las temperaturas altas causan también efectos adversos en el uso energético de los organismos; en experimentos *ex-situ* con el cangrejo *Petrolisthes cincptipes* se encontró que la variabilidad de la temperatura y el pH generó un fenómeno conocido como depresión metabólica (Paganini *et al.*, 2014), mecanismo usado por los cangrejos para reducir el daño oxidativo, en otras palabras, para ahorrar energía; los autores concluyeron que los fenómenos de acidificación oceánica y calentamiento global podrían llevar a los organismos a respuestas metabólicas para reducir el uso de la energía, con consecuencias de tipo ecológico, específicamente en la reproducción, el comportamiento y el crecimiento. Las variaciones ambientales pueden explicar también las diferencias en la conformación del caparazón de *C. hellerii*, como se pudo comprobar en el cangrejo *M. spinosissimus* (Martínez-Campos *et al.*, 2016); además, el componente antropogénico es capaz de modificar el desarrollo ontogénico en invertebrados durante los procesos larvales de asentamiento, dispersión y adaptación (Pechenick, 1999; Anger, 2003), e, incluso, en su etapa adulta (Bigatti *et al.*, 2008).

Es relevante, asimismo, considerar que cuando una especie invasora arriba a otros territorios, usualmente son pocos los individuos provenientes de la población original, por lo que es posible suponer que sólo una parte de la información genética se establece y que se genera un proceso demográfico de cuello de botella. En el caso de *C. hellerii*, no se tiene información con respecto a su conectividad genética en el Caribe, por lo que actualmente los patrones de variabilidad fenotípica reflejarían diferencias en las condiciones ambientales locales (Silva *et al.*, 2010).

La plasticidad fenotípica se define como un mecanismo evolutivo que modula las diferencias heredadas en cada individuo (Hollander *et al.*, 2006) y puede ser una estrategia adaptativa utilizada en ambientes cambiantes que permite que las poblaciones se mantengan (Schlichting, 1986; Cañas-Hoyos *et al.*, 2014). En el caso de los crustáceos establecidos en la costa, se ha reportado que presentan plasticidad en zonas geográficas restringidas (Brian, 2005; Todd *et al.*, 2006; Deli *et al.*, 2014), lo que evidenciaría que las poblaciones de estos organismos presentan dicho mecanismo evolutivo; teniendo en cuenta la extensión y la heterogeneidad de la costa del Caribe colombiano, así como las estrategias de historia de vida con las que cuenta la especie (Dineen *et al.*, 2001) —puntualmente su capacidad de utilizar una gran variedad de sustratos— no es extraño que presente una variabilidad notoria. Además, sus estrategias de historia de vida, es decir, una alta fecundidad, con la producción múltiple de crías en poco tiempo; la capacidad de almacenar esperma, y,

finalmente, una dieta generalista (carnívora), le permiten un crecimiento acelerado y una rápida maduración, estimada en 12 meses aproximadamente. Todo ello permite suponer que la especie, reportada en 1989, pudo experimentar variabilidad fenotípica, lo que explicaría su éxito para expandirse y establecerse en el Caribe colombiano.

Conclusiones

El cangrejo *C. hellerii* es una especie invasora con marcada variabilidad fenotípica, lo que posiblemente ayudó a ampliar su distribución y facilitó su establecimiento en diferentes localidades. Se encontraron diferencias significativas en el tamaño y la forma del caparazón entre individuos de *C. hellerii* a lo largo del margen continental del Caribe colombiano, destacándose la localidad GA por el mayor tamaño de los ejemplares. En todas las localidades hubo diferencias significativas en la forma, lo que explicaría que la variabilidad fenotípica está relacionada con la heterogeneidad ambiental en el Caribe colombiano. En cuanto a la estructura, el margen anterolateral del caparazón no permitió evidenciar el dimorfismo sexual en la especie, dato que podría hacer parte de la línea de base para futuros estudios con esta estructura. Los resultados son congruentes con lo encontrado por otros autores que señalan que los organismos de tallas mayores suelen encontrarse en zonas con menores temperaturas.

Agradecimientos

Al CECIMAR de la Universidad Nacional de Colombia - sede Caribe y a su personal administrativo y docente por el apoyo al desarrollo y ejecución del presente proyecto. Al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR, y especialmente al Museo de Historia Natural Marina de Colombia – MAKURIWA, por permitirnos depositar las muestras en la colección de referencia de crustáceos y el posterior acceso a esta para el desarrollo del estudio. Al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación – Minciencias, por la beca de doctorado nacional 727 de 2015, y a COLFUTURO por el apoyo financiero a uno de los autores para el desarrollo del proyecto en el que se enmarca el presente estudio. A la comunidad de pescadores de los diferentes pueblos costeros del Caribe que apoyaron el proyecto con sus faenas de pesca.

Contribución de autores

AMC: desarrollo de la pregunta de investigación, recolección del material de la especie invasora *Charybdis hellerii*, ingreso del material a la colección de referencia de crustáceos del Museo de Historia Natural Marina de INVEMAR; NHCC: dirección de la investigación y apoyo en el proceso de redacción del artículo; NALM: aplicación de la metodología, resultados y redacción del documento.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- Anger, K. (2003). Salinity as a key parameter in the larval biology of decapods crustaceans. *Invertebrate reproduction and development*, 43, 29-45.
- Albanis, M., Hixon, M. (2008). Invasive Indo-Pacific lionfish (*Pterois volitans*) reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 367: 233-238.
- Álvarez-León, R., Aguilera-Quiñonez, J., Andrade-Amay, C., Nowak, P. (1995). Caracterización general de la zona de surgencia en La Guajira colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 19(75), 679-683.
- Álvarez-León, R., Gutiérrez-Bonilla, F. (2007). Situación de los invertebrados acuáticos introducidos y transplantados en Colombia: Antecedentes efectos y perspectivas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 31(121), 557-574.
- Bacardit, R. (1986). Larvas de Crustacea Decapoda del mar patagónico argentino, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfológicos, ecológicos y filogenéticos. Buenos Aires: Universidad de Buenos Aires. 203-211.

- Baeza, J. A.** (1999). Indicadores de monogamia en el cangrejo comensal *Pinnixa transversalis* (Milne Edwards & Lucas) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae): distribución poblacional, asociación macho-hembra y dimorfismo sexual. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 34(2), 303-313.
- Baeza, J. A., Anderson, J. R., Spadaro, A. J., Behringer, D. C.** (2012). Sexual Dimorphism, Allometry, and Size at First Maturity of the Caribbean King Crab, *Mithrax spinosissimus*, in the Florida Keys. *Journal of Shellfish Research*, 31(4), 909-916.
- Becerra, J., Jiménez, A.** (1989). Evaluación cualitativa de los organismos adherentes sobre sustrato elaborado por electrólisis en agua de mar en una zona del Caribe colombiano. Tesis Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Cartagena de Indias, 161-162.
- Bernadochi, L., Silvestri, F., Turra, A.** (2012). Composition and seasonal variation of brachyura and anomura (Crustacea, Decapoda) associated with brown mussel farms at Praia da Cocanha, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 55. 549-557.
- Bigatti, G., Primost, M., Cledón, M., Averbuj, A., Morriconi, E., Penchaszadeh, P.** (2008). Monitoreo de contaminación por Tributilestano (TBT) en puertos Patagónicos utilizando el fenómeno de IMPOSEX en moluscos como bioindicador. 1-10.
- Bookstein, F.L.** (1991). Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. *Cambridge University Press, Cambridge*. 250-307.
- Bolaños-Cubillos, N., Campo, N.H., Márquez, E.** (2016). Variación fenotípica de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Decapoda: Paniluridae) en el Caribe Suroccidental. *Revista Biología Tropical*. 64(3). 975-990. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v64i3.21124>.
- Brian, J.** (2005). Inter-population variability in the reproductive morphology of the shore crab (*Carcinus maenas*): evidence of endocrine disruption in a marine crustacean. *Marine Pollution Bulletin*. 50(4), 410-416.
- Brunna da Silva, V., Caio, M., A. Alessandra., Acosta, T.** (2020). Effects of temperature increase on the physiology and behavior of fiddler crabs. *Physiology and Behavior*. 215(2020), 1-9. DOI: 10.1016/j.physbeh.2019.112765
- Cadrin, S.** (2000). Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10(1), 91-112.
- Campos, N.H., Turkay, M.** (1989). On a record of *Charybdis hellerii* from the Caribbean coast of Colombia. *Senckenb. Maritime affairs*. 20(3-4), 119-123.
- Cañas-Hoyos, N., Márquez, E., Saldamando-Benumea, C.** (2014). Differentiation of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) Corn and Rice Strains from Central Colombia: A Wing Morphometric Approach. *Annals of the Entomological Society of America*. 107(3), 575-581.
- Cavaleri, L., Oliveira, M., Bertoncini, A., Rangel, C.** (2006). *Omobranchus punctatus* (Teleostei: Blenniidae), an exotic blenny in the Southwestern Atlantic. *Biological Invasions*. 8(4), 941-946.
- Deli, T., Said, K., Chatti, N.** (2014). Morphological differentiation among geographically close populations of the green crab *Carcinus aestuariinardo*, 1847 (Brachyura, Carcinidae) from the tunisian coast. *Crustaceana Journal*. (87) (3), 257-283.
- Díaz-Merlano, J., Puyana-Hegedus, M.** (1994). Moluscos del Caribe colombiano. Un catálogo ilustrado. COLCIENCIAS-Fundación Natura-INVEMAR. Santa Fe de Bogotá D. C. 26-291.
- Dineen, J., Clark, P., Hines, A., Reed, S., Walton, H.** (2001). Life history, larval description, and natural history of *Charybdis hellerii* (Decapoda, Brachyura, Portunidae), an invasive crab in the western Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*. 21(3), 774-805.
- Dujardin, S., Dujardin, J.P.** (2019). Geometric morphometrics in the cloud. *Journal of molecular epidemiology and evolutionary genetics in infectious diseases*. 70(1), 189-196. DOI: 10.1016/j.meegid.2019.02.018
- Fajardo, G.** (1979). Surgencia costera en las proximidades de la península colombiana de La Guajira. *Boletín Científico de la CIOH*. 2(1), 7-19.
- Giménez, L.** (2006). Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapods crustaceans. *Integrative and Comparative Biology*. 45(5), 615-622.
- GISD.** (2013). *Charybdis hellerii*. Consultado el 27 de noviembre de 2021 en: <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Charybdis+hellerii>
- GISD.** (2008). *Rhithropanopeus harrisi*. Consultado el 15 de noviembre de 2021 en: <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=19&fr=1&sts=sss>
- Gómez, O., Martínez-Iglesias, J.C.** (1990). Reciente hallazgo de la especie indo pacífica *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867) (Crustacea: Decapoda: Portunidae) en aguas cubanas. *Caribbean Journal of Science*. 26(1), 70-72. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0101-81752001000500034>

- Gómez-Lemos, L., García, C.** (2017). Variaciones adaptativas en la talla de la megafauna bentónica de fondos blandos tropicales en función de parámetros bióticos y abióticos. *Tropcal Biology*. 65(3), 1002-1021.
- Gracia, A., Cruz, N., Borrero, G., Báez, D., Santodomingo, N.** (2013). Invertebrados marinos asociados con las plataformas de gas en La Guajira (Caribe colombiano). *Boletín Investigaciones Marinas y Costeras*. 42(2), 361-386.
- Gracia, A., Medellín-Mora, J., Gil-Agudelo, D.L., Puentes, V.** (2011). Guía de las especies introducidas marinas y costeras de Colombia. INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales No. 23. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Bogotá, Colombia: 15-17.
- Hartnoll, R.** (1978). The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana Journal*. 34(3), 281-293.
- Hernández, G., Bolaños, J.** (1995). Additions to the anomuran and brachyuran fauna of northeastern Venezuela. *The Crustacean Society Summer Meeting*. 25-27.
- Hollander, J., Collyer, M., Adams, D., Johannesson, K.** (2006). Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life history. *Journal of Evolutive Biology*. 19(4), 1861-1872.
- Holland, B.** (2000). Genetics of marine invasions. *Hydrobiologia*. 420(2) 63-71.
- Huxley, J.** (1932). Problems of relative growth. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 273.
- Jaramillo, N.** (2011). Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo. Universidad de Antioquia. Grupo de Biología y Control de Enfermedades Infecciosas en Fronteras de investigación en enfermedades infecciosas. 29-87.
- Lemaitre, R.** (1995). *Charybdis hellerii* (Milne Edwards, 1867), a nonindigenous portunid crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura) discovered in the Indian River lagoon system in Florida. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 108(4), 643-648.
- Mancera-Pineda, E., Pinto, G., Vilardy, S.** (2013). Patrones de distribución estacional de masas de agua en la Bahía de Santa Marta, Caribe colombiano: importancia relativa del upwelling y outwelling. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*. 42(2), 329-360.
- Mantelatto, F., García.** (2001). "Biological aspects of the nonindigenous portunid crab (*Charybdis hellerii*) in the western tropical South Atlantic". *Bulletin of Marine Science*. 68(3), 469-477.
- Marochi, M., Trevisán, A., Gómez, F., Masunari, S.** (2015). Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus*. Iheringia. *Serie Zoología*. 106(1) 1-5. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016003>
- Martínez-Campos, B., Campos, N.H., Bermúdez-Tobón, A., Márquez, E.** (2016). Morfogeometría del caparazón del cangrejo *Damithrax spinosissimus* (Decapoda: Mithracidae) en tres islas del Caribe suroccidental. *Biología Tropical*. 64(1), 667-681.
- Márquez, G.** (1982). Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: generalidades. *Ecología Tropical*. 2(1), 5-18.
- Molina, A., Molina, C., Giraldo, L., Parra, C., Chevillot, P.** 1994. Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del golfo de Morrosquillo. *Boletín de la CIOH*. 1(1) 93-111.
- Morán, R., Atencio, M.** (2006). *Charybdis hellerii* (Crustacea: Decapoda: Portunidae), especie invasora en la Península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela*. *Revista Multiciencias*. 6 (2), 202-209.
- Paganini, A., Miller, N., Stillman, J.** (2014). Temperature and acidification variability reduce physiological performance in the intertidal zone porcelain crab *Petrolisthes cinctipes*. *The Journal of Experimental Biology*. 217 (22), 3974-3980.
- Paramo, J., Guillot-Illidge, L., Rodríguez, A.** (2009). Aspectos poblacionales y ecológicos de peces demersales de la zona norte del caribe colombiano en relación con el hábitat: una herramienta para identificar áreas marinas protegidas (AMPS) para el manejo pesquero. *Caldasia*. (31) (1), 123-144.
- Paramo, J., Correa, M., Nuñez, S.** (2011). Evidencias de desacople físico-biológico en el sistema de surgencia en La Guajira, Caribe colombiano. *Biología Marina y Oceanografía*. 46(3), 421-430.
- Pechenick, J.A.** (1999). Of the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, 177(1), 269-297.
- Ricaurte-Villota, Bastidas-Salamanca, M.L.** (2017). Regionalización oceanográfica: una visión dinámica del Caribe. *Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés* (INVEMAR). 106-123.
- Robertson, K.** (1989). Evolución reciente del delta del río Sinú, Colombia. *Bull. Inst. Geol. Bassin de Aquitaine, Bordeaux*, 45(1), 305-312.

- Rubinoff, D., Holland, B., Shibata, A., Russell, M., Wright, M.** (2010). Rapid Invasion Despite Lack of Genetic Variation in the Erythrina Gall Wasp (*Quadrastichus erythrinae* Kim). *Pacific Science*. 64(1). 23-31. DOI: DOI:10.2984/64.1.023
- Rufino, M., Abelló, P., Yule, A. B.** (2004). Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): An application of geometric morphometric analysis to crustaceans. *Italian Journal of Zoology*. 71(1) 79-83. DOI:10.1080/11250000409356554
- Ruiz-Ochoa, M.A.** (2011). Variabilidad de la Cuenca Colombia (Mar Caribe) asociada con El Niño Oscilación del Sur, vientos Alisios y procesos locales (Tesis Doctorado). Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. 25-27.
- Sant'Anna, B., Watanabe, T., Turra, A., Fernando, A.** (2012). Relative abundance and population biology of the non-indigenous crab *Charybdis hellerii* (Crustacea: Brachyura: Portunidae) in a southwestern Atlantic estuary-bay complex. *Aquatic Invasions*. 7(3), 347-356. DOI:10.3391/ai.2012.7.3.006
- Sant'Anna, B., Olinto, J., Mattar de Oliveira, M., Boss, H.** (2015). Diet and population biology of the invasive crab *Charybdis hellerii* in southwestern Atlantic waters arine. *Biology Research*. 11(8), 1-10. DOI:10.1080/17451000.2015.1024134
- Schlichting, C.D.** (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17(1), 667-693.
- Silva, I., Alves, M., Paula, J., Hawkins, S.** (2010). Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. *Scientia Marina*. 74(1), 435-444.
- Todd, P., Briers, R., Ladle, R., Middleton, F.** (2006). Phenotype-environment matching in the shore crab (*Carcinus maenas*). *Mar. Biol.*, 148, 1357-1367.
- Torchin, M., Lafferty, K., Kuris, A.** (2001). Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine invasions. *Biological Invasions*. 3(1), 333-345.
- Valencia-Cuellar, M., Campos, N.H.** (1995). Aspectos biológicos de la jaiba *Callinectes sapidus* y *Callinectes bocourti* de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *INVEMAR*. 19(75), 736-737.

Original article

Three new lobarioid lichens (lichenized Ascomycota: Peltigeraceae) from Colombia in memory of Enrique Forero

Tres nuevos líquenes lobarioides (Ascomycota liquenizados: Peltigeraceae) de Colombia en memoria de Enrique Forero

✉ Bibiana Moncada^{1,*}, ✉ Diego Rincón-Murillo², ✉ Robert Lücking³

¹Licenciatura en Biología, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia

²Programa de Biología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

³Botanischer Garten und Botanisches Museum, Freie Universität Berlin, Berlín, Alemania

Abstract

We describe three new species of lobarioid Peltigeraceae from Colombia in memory of our mentor, colleague, and friend, Enrique Forero González, who recently passed away. Enrique was an outstanding Colombian scientist known for his contributions to botany, plant conservation, and the design of science policy. The three new species belong to *Lobariella*, *Sticta*, and *Yoshimuriella*, the country's three most species-rich genera of lobarioid Peltigeraceae. *Lobariella foreroana* sp. nov., from the department of Nariño, is similar to *L. reticulata* in overall morphology, including the loosely attached thallus, but more delicate, with much narrower apically partly dissected lobes and methylglyophorate as additional secondary substance. *Sticta henrici* sp. nov., from Tolima, is similar to *S. granatensis* but deviates in the distinctly pilose apothecial margins. Finally, *Yoshimuriella enfogoa* sp. nov., from Cundinamarca, is similar to *Y. subcorrosa* but differs in the continuous lower tomentum and the phylogeny. The distinctiveness of these new species is based on the diagnostic morphological features supported by molecular data of the fungal ITS barcoding marker.

Keywords: *Lobariella*; New species; *Sticta*; *Yoshimuriella*.

Resumen

Describimos tres nuevas especies de Peltigeraceae lobarioides de Colombia en memoria de nuestro mentor, colega y amigo, el recién fallecido Prof. Dr. Enrique Forero González. Enrique fue uno de los científicos colombianos más destacados por sus aportes a la botánica, la conservación de plantas y el diseño de política científica en el país. Las tres nuevas especies pertenecen a *Lobariella*, *Sticta* y *Yoshimuriella*, respectivamente, los tres géneros de Peltigeraceae lobarioides más diversos en Colombia. *Lobariella foreroana*, de Nariño, es similar a *L. reticulata* en su morfología general, incluso el talo ligeramente adherido, pero en general es más delicado, con lóbulos mucho más estrechos, apicalmente parcialmente divididos y con giroforato de metilo como sustancia secundaria adicional. *Sticta henrici*, del Tolima, es similar a *S. granatensis*, pero se desvía en los márgenes apoteciales claramente pilosos. Por último, *Yoshimuriella enfogoa*, de Cundinamarca, es similar a *Y. subcorrosa*, pero difiere en el tomento inferior continuo y en la filogenia. La distinción de las nuevas especies se basa en características morfológicas diagnósticas respaldadas por datos moleculares del marcador de código de barras de hongos IS.

Palabras clave: *Lobariella*; Nuevas especies; *Sticta*; *Yoshimuriella*.

Introduction

In the most recent global ranking, Colombia is the world's third most biodiverse country, after Brazil and China (Butler, 2019). These listings are generally based on vascular plants and vertebrates, leaving aside the most speciose organisms, namely arthropods (especially insects) and fungi. The recently published *Catalogue of Fungi of Colombia* (de Almeida et al., 2022) is the first compilation of the country's fungi, listing 7,241 known species. In

Citation: Moncada B, Rincón-Murillo D, Lücking R. Three new lobarioid lichens (lichenized Ascomycota: Peltigeraceae) from Colombia in memory of Enrique Forero. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)619-640, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1978>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Corresponding autor:**

Bibiana Moncada;
lbmoncada@udistrital.edu.co

Received: August 29, 2023

Accepted: September 11, 2023

Published on line: September 20, 2023



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

a contextual assessment of the diversity of Colombian fungi, **Gaya et al.** (2022) estimated around 68,000 known insect species, by far the most diverse group in Colombia, followed by vascular plants, with 26,150 (**Bernal et al.**, 2016a,b, 2019; **Negrão et al.**, 2022). Fungi appear fourth on the list, closely after by vertebrates, with an updated 7,607 species. Lichens is the richest group of fungi from Colombia known so far, with 2,670 species, placing it ninth in the global ranking (**Moncada et al.**, 2022). However, about 3,600 species are expected to occur in Colombia (**Lücking et al.**, 2009), likely from understudied regions like Chocó, Orinoquia, and the Amazon. Indeed, in a thorough study of lichens from the Colombian Amazon housed in the herbarium of the *Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas* (SINCHI), **Lücking et al.** (2023) listed 666 species, increasing to 2,774 those registered for Colombia.

Peltigeraceae include the most conspicuous and spectacular macrolichens. Lobarioid species, previously separated in the Lobariaceae family and now classified as Lobarioideae subfamily within Peltigeraceae (**Kraichak et al.**, 2018; **Lücking**, 2019; **Lumbsch & Leavitt**, 2019), are particularly abundant and diverse in tropical montane ecosystems and temperate rain forests. In the tropical montane ecosystems of the Colombian northern Andes, macrolichen communities are dominated by the lobarioid genera *Sticta* (105 species), *Lobariella* (24), *Yoshimuriella* (9), *Pseudocyphellaria* (7), *Emmanuelia* (4), *Crocodia* (3), and *Podostictina* (1), listed in descending order of species richness, for a current total of 153 species (**Moncada & Forero**, 2006; **Moncada et al.**, 2013a, 2022; **Simon et al.**, 2020). These impressive numbers became evident only recently, with the advent of molecular phylogenetic approaches, revealing a great deal of hidden diversity in this group of lichens (**Moncada et al.**, 2013a, 2014; **Lücking et al.**, 2017; **Simon et al.**, 2020). For comparison, the last checklist published before the onset of molecular studies (**Sipman et al.**, 2008) listed only 60 species and infraspecific taxa corresponding to these genera, classified at the time in *Lobaria* s.lat., *Lobariella*, *Pseudocyphellaria* s.lat., and *Sticta*. However, the list of 153 species currently known will probably increase. Ongoing molecular phylogenetic approaches and collections reveal lobarioid Peltigeraceae species in Colombia new to science. In unpublished data sets curated by the authors, no less than 30 species of *Sticta*, 27 of *Lobariella*, and 15 of *Yoshimuriella* await formal description. Three of them are described here.

Materials and methods

The material for the present study was collected between 2012 and 2021 in Cundinamarca, Nariño, and Tolima. The specimens were studied at The Field Museum (Chicago, U.S.A.), the Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin, the Freie Universität Berlin, the Universidad del Tolima (Ibagué, Colombia), and the Universidad Distrital Francisco José de Caldas (Bogotá, Colombia) using standard techniques of light microscopy and thin-layer chromatography (**Orange et al.**, 2001). We used standardized templates optimized for morphological, anatomical, and chemical characters to describe each species (**Moncada & Lücking**, 2012; **Moncada et al.**, 2013a, b, 2015). Specimens are deposited in the cited herbaria.

New ITS sequences were generated via Sanger sequencing following previously published protocols (**Lücking et al.**, 2017). The sequences were then assembled with those selected from GenBank (**Table 1**), based on previous studies of the three genera (**Moncada et al.**, 2013a, 2014), except for the genus *Yoshimuriella*, whose sequences were mostly newly generated. After the initial assessment of their placement restricted to the clades containing the target species, sequences were aligned with MAFFT 7.294 using the --auto option (**Katoh & Standley**, 2013), and then manually corrected to finally obtain an alignment length of 550 bases for *Lobariella* (64 terminals), 555 for *Sticta* (31 terminals), and 601 for *Yoshimuriella* (58 terminals; Supplementary Files S1, S2, S3). The data sets were subjected to maximum likelihood search using RAXML 8.2.8 (**Stamatakis**, 2014), with non-parametric bootstrapping using 1,000 pseudoreplicates under the universal GTRGAMMA model.

Table 1. Specimens and sequence data used for the phylogenetic analyses. Newly generated sequences are indicated in boldface and include voucher information.

Genus	Species	Lab Code	GB Accession	Country	Voucher
<i>Lobariella</i>	<i>angustata</i>		KC011030	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>angustata</i>		KC011031	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>angustata</i>		KY769437	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>auriculata</i>		KY769449	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>auriculata</i>		KY769451	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>auriculata</i>		KY769456	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>botryoides</i>		KC011033	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>botryoides</i>		KY769439	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>botryoides</i>		KY769460	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>crenulata</i>		KC011034	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>crenulata</i>		KY769453	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>crenulata</i>		KY769454	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>discretopallida</i>		KC011043	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>discretopallida</i>		KC011044	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>discretopallida</i>		KC011046	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>flavomedullosa</i>		KY769440	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>flavomedullosa</i>		KY769441	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>flavomedullosa</i>		KY769442	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>flynniana</i>		KY769446	Hawaii	
<i>Lobariella</i>	<i>flynniana</i>		KY769447	Hawaii	
<i>Lobariella</i>	<i>foreroana</i>	MON1927	OR527238	Colombia	Moncada 7596
<i>Lobariella</i>	<i>nashii</i>		AF524902	México	
<i>Lobariella</i>	<i>pallida</i>		HQ650695	Costa Rica	
<i>Lobariella</i>	<i>pallida</i>		KC011039	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pallida</i>		KC011040	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pallida</i>		KC011044	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pallidocrenulata</i>		KC011050	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pallidocrenulata</i>		KC011054	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pallidocrenulata</i>		KC011055	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>parmelioides</i>		KC011056	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>parmelioides</i>		KC011057	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>parmelioides</i>		KC011058	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pseudocrenulata</i>		KC011061	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pseudocrenulata</i>		KY769436	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>pseudocrenulata</i>		KY769443	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>reticulata</i>		KC011062	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>reticulata</i>		KC011063	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>reticulata</i>		KY769458	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>robusta</i>		KY769467	Hawaii	

Genus	Species	Lab Code	GB Accession	Country	Voucher
<i>Lobariella</i>	<i>robusta</i>		KY769469	Hawaii	
<i>Lobariella</i>	<i>robusta</i>		KY769470	Hawaii	
<i>Lobariella</i>	<i>rugulosa</i>		KY769432	Costa Rica	
<i>Lobariella</i>	<i>rugulosa</i>		KY769433	Costa Rica	
<i>Lobariella</i>	<i>rugulosa</i>		KY769438	Costa Rica	
<i>Lobariella</i>	<i>sandwicensis</i>		KY769444	Hawaii	
<i>Lobariella</i>	<i>sandwicensis</i>		KY769445	Hawaii	
<i>Lobariella</i>	<i>sandwicensis</i>		KY769448	Hawaii	
<i>Lobariella</i>	<i>sipmanii</i>		KC011064	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>sipmanii</i>		KC011065	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>sipmanii</i>		KC011066	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>soredians</i>		KC011067	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>soredians</i>		KY769434	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>soredians</i>		KY769435	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>spathulifera</i>		KY769450	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>spathulifera</i>		KY769452	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>spathulifera</i>		KY777441	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>stenroosiae</i>		AF524922	Brazil	
<i>Lobariella</i>	<i>stenroosiae</i>		KY769430	Costa Rica	
<i>Lobariella</i>	<i>stenroosiae</i>		KY769431	Costa Rica	
<i>Lobariella</i>	<i>subcrenulata</i>		HQ650696	Costa Rica	
<i>Lobariella</i>	<i>subcrenulata</i>		KY769457	Colombia	
<i>Lobariella</i>	<i>subcrenulata</i>		KY769459	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>henrici</i>	MON7310	OR527233	Colombia	Rincón-Murillo 167
<i>Sticta</i>	<i>henrici</i>	MON7315a	OR527236	Colombia	Rincón-Murillo 166
<i>Sticta</i>	<i>henrici</i>	MON7315b	OR527237	Colombia	Rincón-Murillo 166
<i>Sticta</i>	<i>henrici</i> (cyanomorph)	MON7309	OR527232	Colombia	Rincón-Murillo 167
<i>Sticta</i>	<i>henrici</i> (cyanomorph)	MON7316a	OR527234	Colombia	Rincón-Murillo 166
<i>Sticta</i>	<i>henrici</i> (cyanomorph)	MON7316b	OR527235	Colombia	Rincón-Murillo 166
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i>		MG754195	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i>	MON7296	OR527228	Colombia	Rincón-Murillo 34
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i>	MON7298a	OR527226	Colombia	Rincón-Murillo 118
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i>	MON7298b	OR527227	Colombia	Rincón-Murillo 118
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i>	MON7332	OR527229	Colombia	Rincón-Murillo 35
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i>	MON7683	OR527225	Colombia	Moncada 13048
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i>	MON7698	OR527224	Colombia	Moncada 13049b
<i>Sticta</i>	<i>jaguirreana</i> (cyanomorph)	MON7697	OR527238	Colombia	Moncada 13049a

Genus	Species	Lab Code	GB Accession	Country	Voucher
<i>Sticta</i>	<i>lobarioides</i>		KC732555	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>lobarioides</i> (cyanomorph)		KC732634	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>macrothallina</i>		KC732655	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>macrothallina</i>		KC732656	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>macrothallina</i> (cyanomorph)		KC732629	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>maculofuliginosa</i>		KC732456	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>maculofuliginosa</i>		KC732514	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>maculofuliginosa</i>		KC732515	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>neopulmonarioides</i>		KC732630	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>neopulmonarioides</i>		KC732631	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>neopulmonarioides</i>		KC732633	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>pseudolobaria</i>		KC732650	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>pseudolobaria</i>		KC732653	Colombia	
<i>Sticta</i>	<i>pseudolobaria</i>	MON7676	OR527230	Colombia	Moncada 5273
<i>Sticta</i>	<i>pseudolobaria</i>	MON7696	OR527231	Colombia	Moncada 5295
<i>Sticta</i>	<i>pseudolobaria</i> (cyanomorph)		KC732649	Colombia	
<i>Sticta</i>	sp.		ON986539	Puerto Rico	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>corrosa</i>	MON1105	OR527211	Colombia	Lücking 35874
<i>Yoshimuriella</i>	<i>corrosa</i>	MON1110	OR527210	Colombia	Lücking 35872
<i>Yoshimuriella</i>	<i>corrosa</i>	MON1778	OR527212	Colombia	González 62
<i>Yoshimuriella</i>	<i>deplanata</i>	MON1121	OR527207	Colombia	Lücking s.n.
<i>Yoshimuriella</i>	<i>deplanata</i>	MON1797	OR527208	Colombia	Lücking 35826
<i>Yoshimuriella</i>	<i>deplanata</i>	MON3162	OR527209	Colombia	Coca 4902
<i>Yoshimuriella</i>	<i>dissecta</i>		AF524920	Guyana	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>dissecta</i>		AF524920	Guyana	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>dissecta</i>		AF524920	Guyana	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>enfogoa</i>	MON0822	OR527213	Colombia	Lücking 35325
<i>Yoshimuriella</i>	<i>enfogoa</i>	MON0824	OR527214	Colombia	Lücking 35354
<i>Yoshimuriella</i>	<i>enfogoa</i>	MON6020	OR527215	Colombia	Silano JS18-060
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i>		AF524915	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i>		AF524915	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i>		AF524915	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i>		AF524916	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i>		AF524917	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i>		AF524917	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i>		AF524918	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i> (cyanomorph)		AF524916	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>fendleri</i> (cyanomorph)		AF524918	Brazil	
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>fendleri</i>		AF524919	Guyana	

Genus	Species	Lab Code	GB Accession	Country	Voucher
<i>Yoshimuriella</i>	<i>peltigera</i>	MON1675	OR527217	Colombia	Silano 141
<i>Yoshimuriella</i>	<i>peltigera</i>	MON1676	OR527216	Colombia	Silano 142
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>peltigera</i>	MON1850	OR527221	Colombia	Moncada 7703
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>peltigera</i>	MON2089	OR527220	Colombia	Peláez 155
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>peltigera</i>	MON2261	OR527219	Colombia	Moncada 7589a
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>peltigera</i>	MON2263	OR527218	Colombia	Moncada 7587
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON1935	OR527177	Colombia	Moncada 7701
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON2489	OR527178	Colombia	Silano JSS P57a
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON5235	OR527180	Colombia	Rodríguez 692
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON5236	OR527176	Colombia	Rodríguez 705
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON5273	OR527183	Colombia	Rivera 11
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON5369	OR527182	Colombia	Rivera 108
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON5756	OR527181	Colombia	Moncada 11030
<i>Yoshimuriella</i>	aff. <i>scrobiculata</i>	MON5771	OR527179	Colombia	Moncada 11046
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subcorrosa</i>	MON6704	OR527185	México	Pérez 1302
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subcorrosa</i>	MON6708	OR527186	México	Pérez 1209
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subcorrosa</i>	MON6710	OR527188	México	Pérez 1247
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subcorrosa</i>	MON6724	OR527187	México	Pérez 1250
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subcorrosa</i>	MON6726	OR527184	México	Pérez 1235
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>		KC011029	Colombia	
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON0885	OR527200	Colombia	Moncada & Lücking 35273
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON0974	OR527189	Colombia	Moncada 4819
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON4456	OR527196	Colombia	Lücking 39465
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON4711	OR527201	Colombia	Moncada 10542
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5397	OR527202	Colombia	Lücking 35273
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5557	OR527197	Colombia	Patiño 62
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5750	OR527191	Colombia	Moncada 11024
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5755	OR527192	Colombia	Moncada 11029
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5767	OR527199	Colombia	Moncada 11042
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5794	OR527193	Colombia	Moncada 11068
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5801	OR527194	Colombia	Moncada 11075
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON5891	OR527195	Colombia	Moncada 10940
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON6119	OR527204	Colombia	Moncada 11498
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON6188	OR527198	Colombia	Moncada 11482
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON6307	OR527190	Colombia	Moncada 11789
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON7313	OR527203	Colombia	Rincón-Murillo 124
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON7426	OR527206	Colombia	Moncada 12388
<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	MON7430	OR527205	Colombia	Moncada 12394

Results and discussion

Taxonomy of the new species

Lobariella foreroana B. Moncada & Lücking sp. nov.

MycoBank MB 849914

GenBank accession for holotype ITS: OR527238

Figures 1-3

Type: COLOMBIA. Nariño, Pasto, Laguna de la Cocha. Corregimiento El Encano, vereda Santa Teresita, Reserva Natural El Encanto Andino, sendero al Páramo. 01°04'12.3" N, 77°07'38.1" W, 2811 m; Andean forest with transition to Azonal Paramo, on the branch of a shrub, associated with *Leptogium* and bryophytes; 24 October 2013, B. Moncada 7596 & R. Lücking (UDBC: C-0016982, holotype!; B: B 60 0300501, isotype!).

Diagnosis: Similar to *Lobariella reticulata* in overall morphology, including the loosely attached thallus, but with more delicate, much narrower lobes that apically often bear lobules; unlike *L. reticulata*, also with methyl-gyrophorate as an additional secondary metabolite.

Description: Thallus growing on branches of small shrubs, up to 5 cm across, loosely attached between and over bryophytes and other lichens. Green photobiont (*Symbiochloris*). Thallus outline is irregular, richly branched, with 3–5 ramifications for every 5 cm radius,

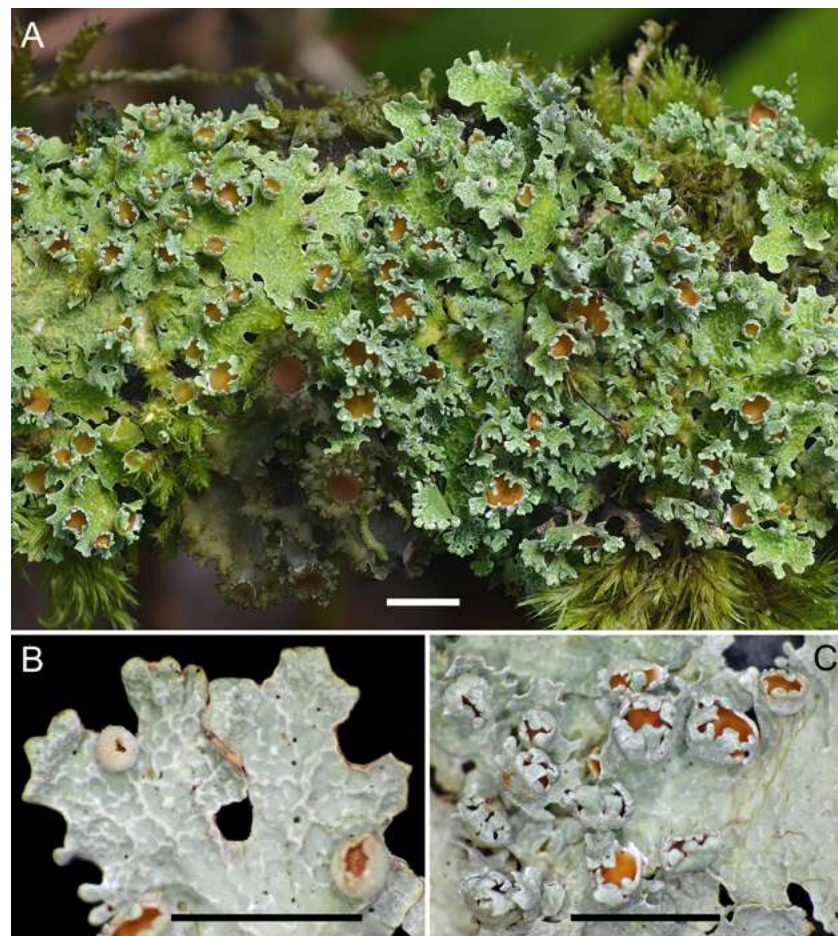


Figure 1. *Lobariella foreroana* B. Moncada & Lücking sp. nov. (holotype above, isotype below). A. Thallus in situ. B. Lobe tip showing reticulate pseudocyphellae and young apothecia. C. Lobe surface with marginally lobulate apothecia. Scale = 5 mm

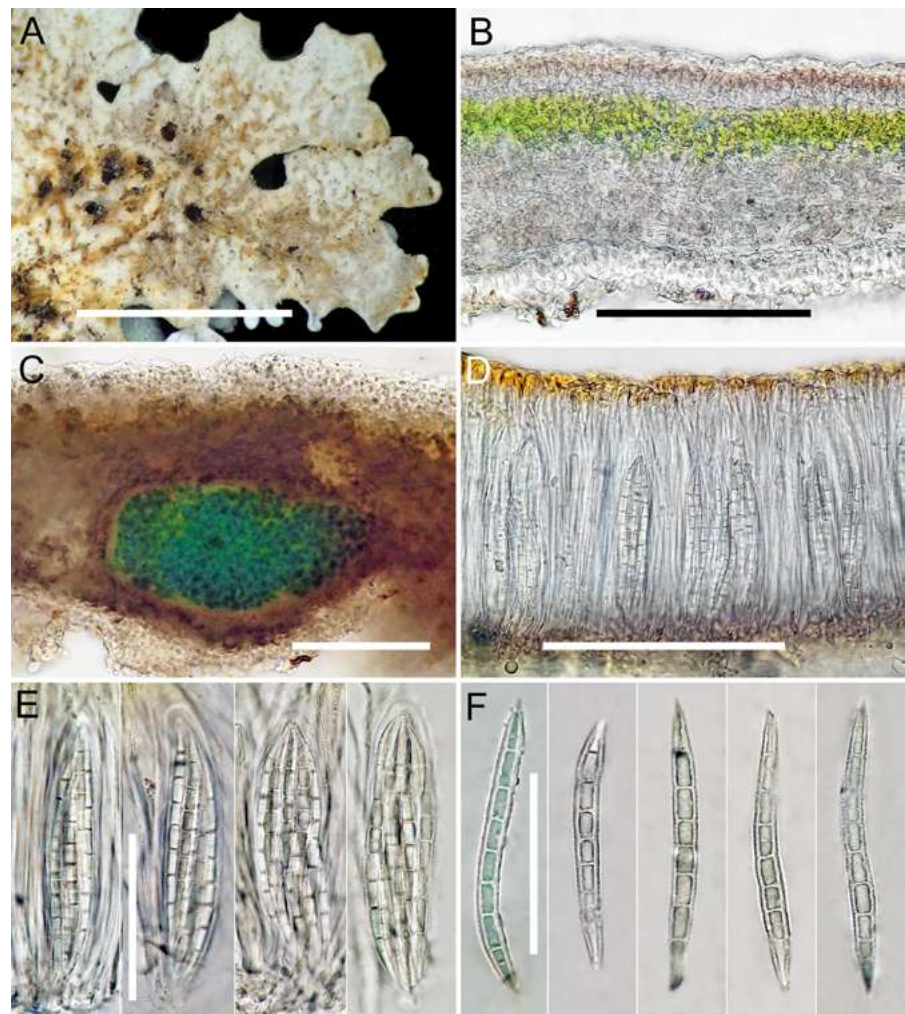


Figure 2. *Lobariella foreroana* B. Moncada & Lücking sp. nov. (isotype). **A.** Lobe underside showing tomentum. **B.** Section through thallus showing upper cortex, photobiont layer, medulla, and lower cortex. **C.** Section through thallus with internal cephalodium. **D.** Section of the hymenium with asci. **E.** Asci with ascospores. **F.** Ascospores. Scale in A = 5 mm, in B–C = 100 μ m, in D = 120 μ m, in E–F = 50 μ m

branching anisotomous. Lobes truncate, horizontal to somewhat ascending, evenly spaced, their apices partially dissected into narrow, elongate lobules; lobe internodes up to 1 cm long, 2–3(–5) mm wide; terminal lobules up to 1 mm long and 0.2–0.3 mm wide. Upper surface uneven, bright green when fresh, pale gray when dry and becoming pale yellowish gray in the herbarium, slightly shiny; surface glabrous, without papillae or pruina, but with abundant maculae across the lobe surface, more distinct towards the lobe margins and tips, dense towards the lobe tips (about 15–30 per mm^2), more scattered towards the center (about 5–10 per mm^2), irregular to elongate and forming a reticulate pattern towards the periphery, 0.1–0.5 mm long and about 0.1 mm wide, developing into pseudocyphellae only towards the center; pseudocyphellae sparse, visible as they elongate to linear pores, 0.1–0.5 mm long and 0.05–0.1 mm wide, eventually forming fine cracks in the thallus surface towards the center. Vegetative propagules are absent (not to be confused with the thallus lobes that are apically dissected into lobules). Compact medulla, cream-colored to whitish, K⁻, C⁺ pink-red, KC⁺ pink-red fading rapidly and forming a yellow color, P⁻. Lower surface undulated, whitish cream-colored. Primary lower tomentum dense but short,

whitish to cream-colored. Secondary lower tomentum is absent. Rhizines are scarce, up to 2 mm long, unbranched, whitish to cream-colored, covered with tomentum. Cyphellae and pseudocyphellae are absent (unlike the upper surface, which is pseudocyphellate). Cephalodia are not seen or not recognizable on the surface.

Upper cortex paraplectenchymatous, 20–25 μm thick, composed of (2–)3–4 cell layers; cells 5–10 μm diam., with cell walls around 1 μm thick and the lumina, 4–8 μm diam., covered by a hyaline epicortex. Algal layer 25–40 μm thick, with 3–5 μm diam cells; 50–130 μm thick medulla, composed of 2.5–3 μm thick hyphae encrusted with small crystals. Lower cortex paraplectenchymatous, 12–20 μm thick, composed of 1(–2) cell layers; cells, 6–10 μm diam., with cell walls about 2.5 μm thick. Internal cephalodia scattered, rounded to pear-shaped, up to 300 μm across; cyanobacterial photobiont in internal cephalodia not identified. Lower tomentum formed by individual unbranched septate, up to 50 μm long hyphae composed of globose cells 4–5 μm in diam. Rhizines are discrete, up to 0.5 mm long and 0.1 mm wide, unbranched, whitish to cream-coloured, apically sometimes darkened, composed of strongly agglutinated parallel hyphae covered with tomentum formed by short branches of the individual hyphae.

Apothecia abundant, cup-shaped, laminal to mostly submarginal, sessile, not constricted below, up to 3.5 mm in diam. and 500 μm high; disc orange(-brown), opaque; margin in section zeorine, proper margin indistinct, thalline margin thick, strongly prominent, conspicuously lobulate, greenish-grey; lobules (7–)10–20 per apothecium, spatulate to irregularly dissected and resembling the dissected thallus lobe tips. Proper excipulum in section composed of more or less parallel, partly branched hyphae with wide lumina resembling a prosoplectenchyma, 40–100 μm broad, colorless, laterally covered by a thalline layer; subhymenium 25–40 μm high, dirty-yellowish grey; hypothecium 25–40 μm high, pale yellowish. Hymenium 120–150 μm high, clear; epihymenium 10–15 μm high composed of strongly conglutinated hyphae, yellow-orange; asci narrowly clavate, 80–100 \times 18–25 μm . Eight ascospores per ascus, bundled, narrowly fusiform, 75–90 \times 5–6 μm , 7-septate, colorless, with somewhat thickened, minutely roughened wall.

Pycnidia are visible as dark, shallow warts, about 0.2 mm diam. and 0.2 mm high; ostiole brownish. Conidia were not observed.

Secondary chemistry: Chemosyndrome A1a (according to **Moncada *et al.***, 2013): cortex with pseudocyphellarin A (minor), K⁺ yellow; medulla with gyrophoric acid (major), methyl-gyrophorate (major to minor), and *Lobariella* unidentified 1 (major to trace), K⁻, C⁺ pink-red.

Etymology: The species is named after Enrique Forero's surname.

Ecology and distribution: This new species is known so far from a single collection found in a small reserve of well-preserved Andean forest at around 2,800 m altitude in the southern Colombian Andes. It was found growing epiphytic on a shrub rather close to the ground.

Remarks: *Lobariella foreroana* is characterized by the overall delicate thallus with lobes finely dissected apically into lobules; the apothecial margins are also finely dissected into lobules, together with the pale underside (**Figures 1,2**). Given the absence of isidia or phyllidia, the abundance of apothecia, and the chemistry, the new species comes closest to *L. crenulata* (Hook.) Yoshim., *L. pallida* (Hook.) B. Moncada & Lücking, *L. pallidocrenulata* B. Moncada & Lücking, *L. parmelioides* B. Moncada & Lücking, and *L. reticulata* B. Moncada & Lücking (**Moncada *et al.***, 2013a). Among these, *L. pallida* and *L. pallidocrenulata* differ in the much broader lobes (up to 20 mm) and *L. pallida* in the hypermaculate thallus. *Lobariella crenulata*, *L. parmelioides*, and *L. reticulata* also have broader lobes (5–10 mm) that do not become finely dissected. The first two also differ in the abundant pseudocyphellae, whereas *L. reticulata* lacks methyl-gyrophorate.

Phylogenetically, *L. foreroana* forms a separate clade close to the *L. pallida* complex, but this relationship is not supported. It is phylogenetically quite distinct from the other four phenotypically similar species discussed above (**Figure 3**).

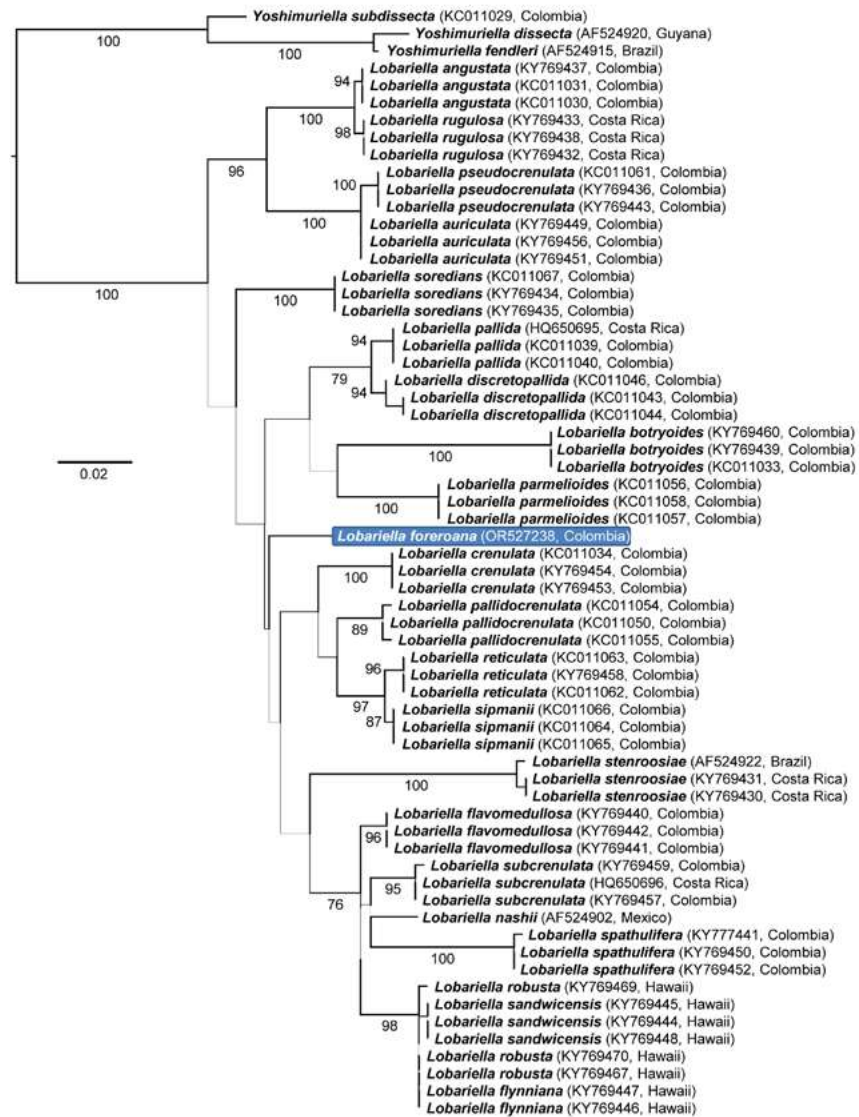


Figure 3. Phylogenetic position of *Lobariella foreroana* based on maximum likelihood analysis of the fungal ITS barcoding marker. Values below branches indicate bootstrap support equal to or greater than 70%.

Sticta henrici B.Moncada, D.Rincón & Lücking sp. nov.

Mycobank MB 849915

GenBank accession for holotype ITS: OR527234, OR527235, OR527236, OR527237

Figures 4-8

Type: COLOMBIA. Tolima: Eastern flank of the Colombian Cordillera Central, in the city of Ibagué, Cerro Machín volcano, located 17 km from the urban area, specifically in the rural sector between the Corregimiento of Tapias and Toche, which belongs to the city, on Finca La Secreta, 4°29'11" N, 75°22'54" W, at 2410 m alt., in a cloud forest dominated by the tree species *Hedyosmum bonplandianum*, *Weinmannia pubescens*, *Clusia multiflora*, and *Myrcia popayanensis*; 11 July 2021, D. Rincón-Murillo 166 (UDBC: C-0025000, holotype!; B: B 60 0300502, isotype!), D. Rincón-Murillo 167 (UDBC: C-0025001, B: B 60 0300503, paratypes!).

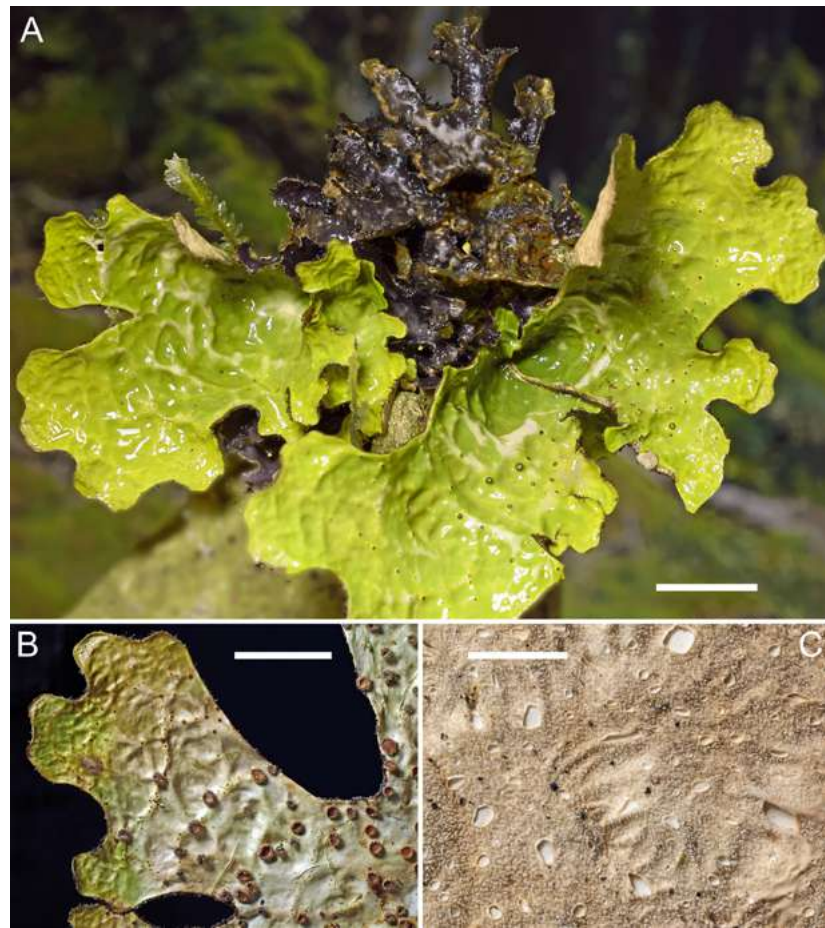


Figure 4. *Sticta henrici* B. Moncada, D. Rincón & Lücking sp. nov. (isotype; chloromorph). **A.** Thallus with chloromorph and cyanomorph. **B.** Lobe with apothecia. **C.** Thallus underside with tomentum and cyphellae. Scale in A–B = 10 mm, in C = 5 mm

Diagnosis: Similar to *Sticta granatensis* Nyl., but differing in the distinctly pilose apothecial margins.

Description (chloromorph): Thallus growing on tree bark, up to 30 cm across, loosely attached between and over bryophytes and other lichens; stipe absent. Primary photobiont green (*Symbiochloris*). Thallus rounded to irregular in outline, moderately branched, with 3–5 ramifications for every 5 cm radius, branching anisotomous to nearly dichotomous at the lobe tips. Lobes truncate, horizontal to somewhat ascending, disjunct to partially imbricate, plane to slightly involute along the margins, with their tips obtuse and their margins entire, not thickened; lobe internodes 10–20(–30) mm long, 10–20 mm broad, subcoriaceous, tough. Upper surface shallowly scrobiculate, bright green when fresh, yellowish green to light brownish in the herbarium, slightly shiny, with the margin of the same color; surface glabrous, with scattered papillae towards the lobe tips, without pruina, maculae absent or indistinct. Genuine cilia are absent, but tomentum darkens along the lobe margins and shortly projects from below resembling short and dense cilia. Vegetative propagules are absent. Medulla is compact, cream-colored, K–, C–, KC–, P–. Lower surface undulate, with areas of distinct, short ridges arranged parallel to the lobe orientation, cream-colored. Primary lower tomentum dense, thin, pubescent, cream-colored, darkening along the lobe margins. Secondary lower tomentum absent. Rhizines are sparse, clustered, simple, up to 3 mm long. Cyphellae abundant, 21–40 per cm²

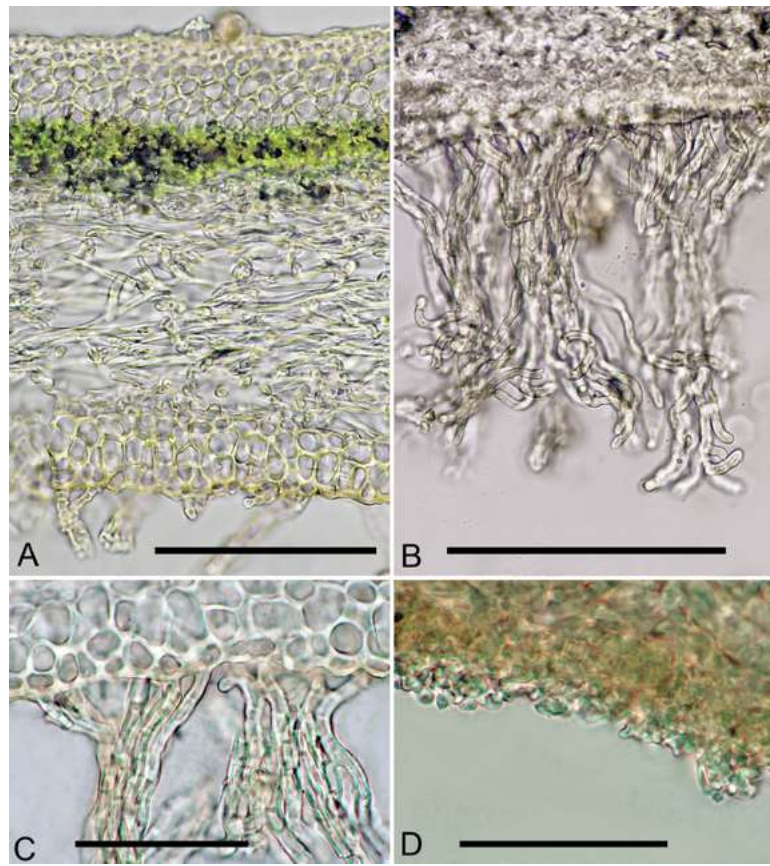


Figure 5. *Sticta henrici* B. Moncada, D. Rincón & Lüicking sp. nov. (isotype; chloromorph). **A.** Section through thallus showing upper cortex, photobiont layer, medulla, and lower cortex. **B–C.** Lower cortex with tomentum and rhizines. **D.** Surface of cyphellae membrane. Scale in A–B = 100 μ m, in C–D = 50 μ m

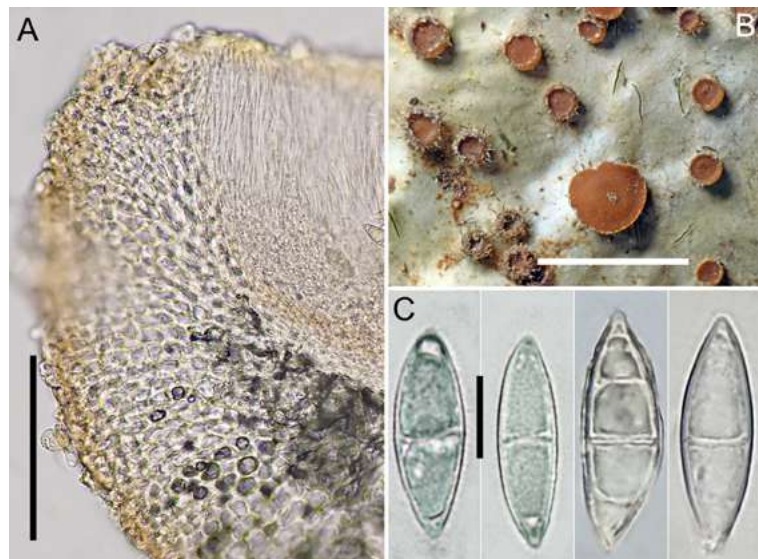


Figure 6. *Sticta henrici* B. Moncada, D. Rincón & Lüicking sp. nov. (isotype; chloromorph). **A.** Section through apothecial margin showing the proper excipulum. **B.** Thallus surface with apothecia. **C.** Ascospores. Scale in A = 100 μ m, in B = 5 mm, in C = 10 μ m

towards the thallus center and 61–100 per cm² towards the margin, dispersed, rounded to angular, shallowly urceolate with wide pore, immersed-erumpent, below the level of the tomentum, their margins slightly raised, darker cream-colored and not covered by tomentum; pore 1–2.5 mm in diam. towards the thallus center; basal membrane glabrous but appearing pruinose, cream-colored, K⁻, C⁻, KC⁻, P⁻.

Upper cortex paraplectenchymatous, 20–30 μm thick, composed of two different cell layers, the upper layer formed by a single layer of cells, 4–5 mm thick, with cell walls 1.5–2 μm thick and the lumina 1.5–2 μm in diam.; lower layer formed by 3–5 layers of cells; cells 4–7 μm diam., with the cell walls around 1 μm thick and the lumina 3–6 mm in diam. Algal layer 20–30 μm thick, with the cells 3–5 μm in diam. Medulla 120–160 μm thick, composed of 3–4 μm thick hyphae, without crystals. Lower cortex paraplectenchymatous, 15–25 μm thick, composed of 3–4 cell layers; cells 4–8 μm in diam., with the cell walls about 1 mm thick. Internal cephalodia not observed. Lower principal tomentum 100–150 μm long, composed of discrete, 30–50 μm broad fascicles of 13–20 hyphae, hyphae unbranched to occasionally branched, septate, with their tips free or often only loosely bundled. Lower secondary tomentum absent. Rhizines formed by conglutinate, brownish hyphae. Cavity of the cyphellae 100–150 μm deep; cells of the basal membrane without papillae but some with an irregularly protruding to subglobose shape resembling papillae.

Apothecia abundant, disc-shaped, laminal to submarginal, sessile, not constricted below, up to 3 mm in diam. and 500 μm high; disc orange to orange-brown, opaque; margin entire to slightly verrucose, distinctly pilose; in young apothecia darker grey-brown and with dense, darkened hairs; in mature apothecia, cream-colored and with scattered, pale hairs in section biatorine. Proper excipulum distinctly paraplectenchymatous, 70–100 μm broad, colorless but outermost layer orange; subhymenium 25–40 μm high, dirty yellowish gray; hypothecium 30–70 μm high, pale yellowish. Hymenium 120–140 μm high, clear; epihymenium up to 5 μm high, colorless to pale orange; asci narrowly clavate, 90–100 × 15–18 μm. Eight ascospores per ascus, irregularly biserial, broadly fusiform, 25–30 × 7–8 μm, for a long time remaining 1-septate but eventually becoming 3-septate, colorless.

Pycnidia are visible as brownish, immersed dots, about 0.05–0.1 mm diam. and 0.1 mm high; ostiole brownish. Conidia are bacilliform to narrowly dumbbell-shaped, 3–4 × 0.7–1 μm, colorless.

Secondary chemistry: No substances detected by TLC.

Description (cyanomorph): Primary photobiont cyanobacterial (*Nostoc*). Stipe absent. Thallus palmate to irregular, up to 10 cm diam., or individual cyanobacterial lobes emerging from green lobes, richly branched, with 10–20 ramifications for every 5 cm radius, branching anisotomous. Lobes truncate, horizontal to ascending, spaced apart to contiguous, somewhat involute, with their tips obtuse and their margins entire, not or slightly thickened; lobe internodes 2–5 mm long, 3–5 mm broad, subcoriaceous. Upper surface rugose to shallowly scrobiculate, bluish-green when fresh, light (bluish) gray in the herbarium, opaque, with the margin of the same color; surface glabrous, without papillae, without pruina, without true maculae, although paler spots are occasionally observed that are apparently caused by discoloration and not the absence of algae. Cilia abundant and dense, fasciculate to partly minutely squarrose, dark brown to blackish brown, up to 1 mm long. Vegetative propagules are absent. Medulla is compact, cream-colored, K⁻, C⁻, KC⁻, P⁻. Lower surface undulate, distinctly ridged, cream-colored to brownish. Primary lower tomentum dense, thin, fasciculate, light to medium brown. The secondary lower tomentum is absent. Rhizines are scattered, simple, up to 10 mm long. Cyphellae are abundant, 1–10 per cm² towards the thallus center and 21–40 per cm² towards the margin, dispersed, rounded to angular, shallowly urceolate with wide pore, immersed-erumpent, below the level of the tomentum, their margins slightly raised, brownish and not covered by tomentum; pore 0.5–2 mm diam. towards the thallus center; basal membrane glabrous but appearing pruinose, cream-colored, K⁻, C⁻, KC⁻, P⁻.

Apothecia were not observed.

Upper cortex paraplectenchymatous, 30–40 μm thick, composed of two different cell layers, the upper layer formed by a single layer of cells, 5–7 μm thick, with cell walls 1.5–2 μm thick and the lumina 2–3 μm in diam.; the lower layer formed by 3–4 cell layers; cells 5–10 μm in diam., with cell walls around 1 μm thick and the lumina 3–8 μm in diam. Algal layer 25–40 μm thick, with the cells 3–4 μm in diam., arranged in irregular clusters within a gelatinous matrix. Medulla 100–150 μm thick, composed of 3–4 μm broad hyphae, without crystals. Lower cortex paraplectenchymatous, 20–30 μm thick, composed of 3–4 cell layers; cells 4–8 μm diam., with the cell walls about 1 μm thick. Lower principal tomentum formed by hyphae unbranched to occasionally branched, septate, with their tips free or often only loosely bundled, hyphae 150–200 μm long in discrete 30–50 μm broad fascicles of 13–20 hyphae. The lower secondary tomentum is absent. Rhizines are formed by conglutinate, brownish hyphae. Cavity of the cyphellae 100–150 μm deep; cells of the basal membrane without papillae but some cells with irregularly protruding to subglobose shape resembling papillae.

Pycnidia were not observed.

Etymology: The epithet is based on the Latin *Henricus* of the name Enrique.

Ecology and distribution: This new species is known from two collections found in the Andean forest of the Cerro Machín volcano, between 2100 m and 2800 m altitude. It was found growing on the bark of *Myrcia popayanensis*, surrounded by dense mats of *Porotrichum* dendroid mosses and *Plagiochila* foliose liverworts. Remarkably, the species grew somewhat exposed to sulfur dioxide emitted by the fumaroles from the volcano.

Remarks: *Sticta henrici* is characterized by the weakly scrobiculate thallus with pilose apothecia and a pale underside with rather large cyphellae becoming angular (**Figure 4**). Its cyanomorph is quite robust with distinctly ciliate lobes but lacks vegetative propagules (**Figure 7**). The new species is part of a clade of several species forming conspicuous green-algal lichens (chloromorphs) associated with typically more delicate, foliose cyanomorphs (**Figure 8**). Other species in this clade include *S. jaguirreana* B. Moncada, A. Suárez & Lücking, *S. lobarioides* B. Moncada & Coca, *S. maculofuliginosa* B. Moncada & Lücking (only cyanomorph known), *S. neopulmonarioides* B. Moncada & Coca, and *S. pseudolobaria* B. Moncada & Coca (**Moncada & Lücking, 2012; Moncada et al., 2013b, 2015**). Within the clade, *S. henrici* is characterized by its shallowly scrobiculate surface, pilose apothecia, pale lower tomentum, and plane cyphellae becoming large and angular. In comparison, *S. lobarioides* forms narrower lobes with a faveolate (both morphs) and maculate (cyanomorph) surface, a sparse tomentum becoming dark brown, smaller cyphellae, and glabrous apothecial margins. *Sticta neopulmonarioides* differs from the new species in the same way as *S. lobarioides*, but additionally, it has very narrow, linear lobes, and the delicate cyanomorph bears phyllidia. *Sticta pseudopulmonaria* also deviates in the faveolate lobe surface, small cyphellae, and glabrous apothecial margins but agrees in the pale lower tomentum; its cyanomorph is similar to that of the new species in the conspicuous marginal, dark cilia but it differs by the presence of distinct maculae. The cyanomorphs of *S. jaguirreana* and *S. maculofuliginosa* differ from the cyanomorph of *S. henrici* primarily because of the formation of isidia.

Initial blast search of the ITS sequences of the new species suggested a potentially close relationship to a hitherto unnamed specimen from Puerto Rico (**Mercado-Díaz et al., 2020, 2023**); however, in the phylogeny, that specimen is distant within this clade (**Figure 8**).

Morphologically most similar to the new species is *Sticta granatensis* Nyl., also described from Colombia (**Nylander, 1874; Moncada, 2012**). It agrees in the scrobiculate (not faveolate) lobe surface, the pale lower tomentum, and the large, flat, angular cyphellae but has apothecia that are consistently glabrous.

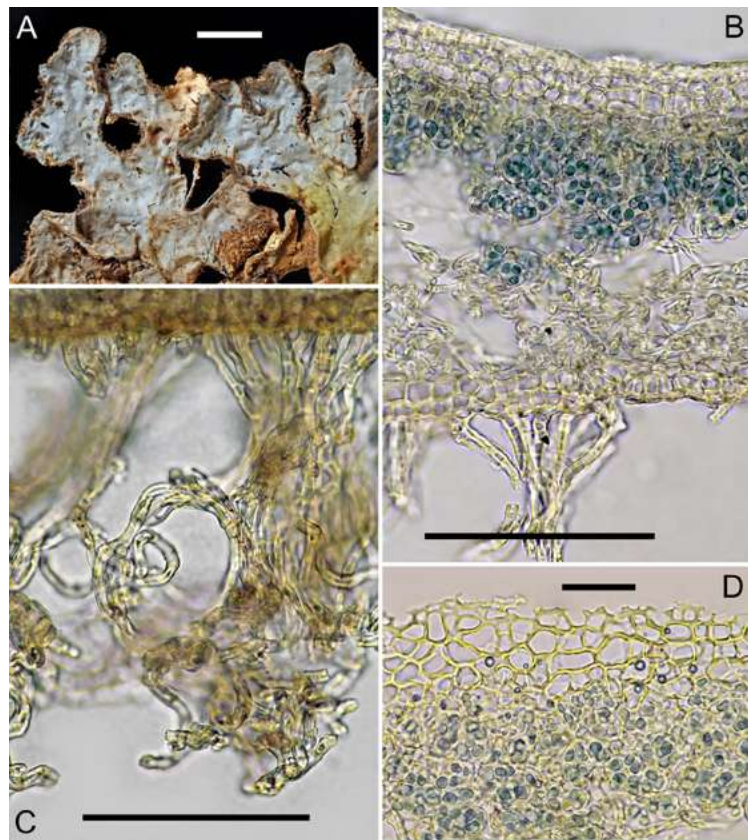


Figure 7. *Sticta henrici* B. Moncada, D. Rincón & Lücking sp. nov. (isotype; cyanomorph). **A.** Thallus lobes. **B.** Section through thallus showing upper cortex, photobiont layer, medulla, and lower cortex with tomentum. **C.** Lower tomentum. **D.** Upper cortex and photobiont layer. Scale in A = 5 mm, in B = 100 µm, in C = 30 µm, in D = 10 µm

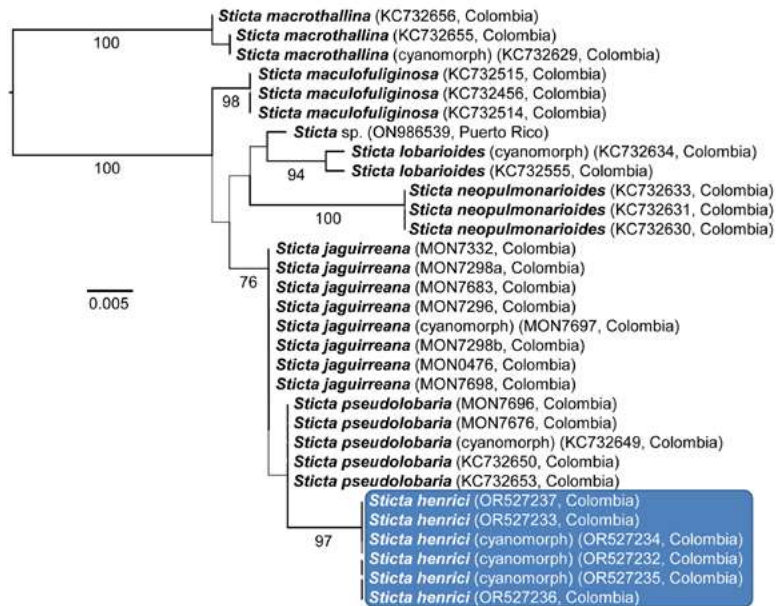


Figure 8. Phylogenetic position of *Sticta henrici* based on maximum likelihood analysis of the fungal ITS barcoding marker. Values below branches indicate bootstrap support equal to or greater than 70%.

Yoshimuriella enfogoa B. Moncada & Lücking sp. nov.

Mycobank MB 849916

GenBank accession for holotype ITS: OR527213

Figures 9-11

Type: COLOMBIA. Cundinamarca: Cordillera Oriental, Vertiente Occidental, Junín, Vereda Potreritos, 20 km ESE of Guasca, Bosques Peña de Santa Bárbara Natural Reserve, campground 200 m above a *finca*; 04°49' N, 73°45' W, 2500 m; exposed pasture bordering montane rain forest, with granitic rocks and fence walls and scattered shrubs and trees, on tree bark; 9 November 2012, R. Lücking 35325 & B. Moncada (UDBC: C-0010777, holotype!; B: B 60 0300504, F, isotypes!), R. Lücking 35354 & B. Moncada (UDBC: C-0010781, B: B 60 0300505, paratypes!). El Colegio, Predios CAR Calandaima, 4°31'26.4" N, 74°24'22.7" W, 2057 m; on tree bark; July 2018, J. S. Silano JS18-060 (UDBC: C-0025654, paratype!).

Diagnosis: Similar to *Yoshimuriella subcorrosa* but differing in the continuous lower tomentum and 30 substitutions and 16 indels of the fungal ITS barcoding marker (substitutions: 5× A→C; 1× A→G; 3× C→A; 2× C→G; 4× C→T; 2× G→A; 1× T→A; 8× T→C; 4× T→G).

Description: Thallus growing on tree bark, up to 20 cm across, loosely attached. Primary photobiont green (*Symbiochloris*). Thallus forming rather regular rosettes, moderately branched, with 3–5 ramifications for every 5 cm radius, branching anisotomous. Lobes truncate to rounded, contiguous to somewhat imbricate, plane, their apices incised; lobe internodes up to 1.5 cm long, 10–15 mm wide. The upper surface plane is bright green when fresh, pale grey when dry, becoming pale yellowish grey in the herbarium, and slightly shiny; surface glabrous, without papillae, pruina, or maculae. Phyllidia (resembling tiny lobules but differing in the absence of a lower tomentum) are abundant along the lobe margins and cracks in the thallus, sometimes also on the lamina, initially spatulate but soon becoming crenulate to branched with short to elongate-linear sections of thallus color but tips conspicuously darkened, up to 2 mm long and 1 mm broad, branches up to 0.3 mm broad. The medulla is compact, cream-colored to whitish, K⁺ yellowish, C⁺ pink-red. The lower surface is somewhat undulated, cream-colored. The primary lower tomentum is brown to dark brown, composed of dense but rather short hyphae, absent along a narrow, bare margin. The secondary lower tomentum is hard to discern from the primary tomentum. Rhizines are up to 1 mm long, unbranched, whitish to centrally dark brown to blackish brown, a few loosely scattered and growing isolated from one another but more frequently bundled into clusters of rhizines, especially towards the thallus center. Cyphellae and pseudocyphellae are absent. Cephalodia were not observed.

The upper cortex appears paraplectenchymatous, 40–60 μm thick, composed of 5–7 cell layers; the uppermost 1–2 layers with small, thick-walled cells in thick sections appearing orange-brown; cells 4–5 μm diam., with cell walls around 2 μm thick and the lumina 2–3 μm in diam., gradually transitioning into lower layers composed of 3–5 layers of larger, thin-walled cells; cells 4–6 μm diam., with cell walls around 1 μm thick and the lumina 3–5 μm in diam. Algal layer 30–40 μm thick, with the cells 3–5 μm in diam. Medulla 150–200 μm thick, composed of 2–3 μm thick hyphae encrusted with small crystals. The lower cortex is paraplectenchymatous, 20–40 μm thick, composed of 3–4 cell layers; cells 4–8 μm in diam., with cell walls about 1.5 μm thick. Internal cephalodia were not observed. The lower primary tomentum 200–300 μm long, formed by single hyphae or loose fascicles of 10–20 hyphae, hyphae unbranched or apically branched, septate and more or less constricted at the septa, with individual cells often subglobose, brown; the secondary tomentum 20–50 μm long, formed by single hyphae, hyphae unbranched rarely branched, septate and constricted at the septa with individual cells subglobose to globose and hyphae appearing moniliform, colorless to pale brown. Rhizines composed of agglutinated, brownish hyphae.

Apothecia were not observed.

Pycnidia were not observed.

Secondary chemistry: Gyrophoric acid; medulla K+ yellowish, C+ pink-red.

Etymology: The epithet is an acronym of the full name of Prof. Dr. Enrique Forero, **Enrique Forero Gonzáles**. It is to be considered an arbitrarily constructed epithet according to ICNafp Art. 23.2. and it is to be treated as adjective.

Ecology and distribution: *Yoshimuriella enfogoa* is known so far from two localities in montane rain forests in the Colombian Andes (Cundinamarca), growing on tree bark. One paratype (Silano JS18-060) was collected as part of an environmental impact assessment (Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca – CAR, *Proyecto “Diseño del embalse Calandaima – Contrato CAR No 1186 de 2014”*, EPAM S.A.).

Remarks: The material studied here was first wrongly identified as *Ricasolia tenuis* (Vain.) Stizenb., a distantly related species recently reclassified in the genus *Emmanuelia*, as *E. tenuis* (Vain.) Lücking, B. Moncada & Gumboski (Simon *et al.*, 2020). Both taxa exhibit heavily phyllidiate lobe margins and a uniform lower tomentum not forming a vein-like pattern (Figures 9, 10). To our surprise, the molecular data revealed that the examined specimens do not belong in *Emmanuelia* and are not related to *E. tenuis* but form a clade deeply nested within *Yoshimuriella* (Figure 11), which is a remarkable example of morphological homoplasy between these two genera. The phyllidia of *E. tenuis* are overall more delicate and more coralloid than those of *Y. enfogoa*, and the lower tomentum is comparatively thin.



Figure 9. *Yoshimuriella enfogoa* B. Moncada & Lücking (paratype; R. Lücking 35354 & B. Moncada). **A.** Thallus in situ. **B.** Thallus lobes enlarged in situ. **C.** Thallus surface enlarged in situ showing phyllidia. Scale in A–B = 20 mm, in C = 10 mm

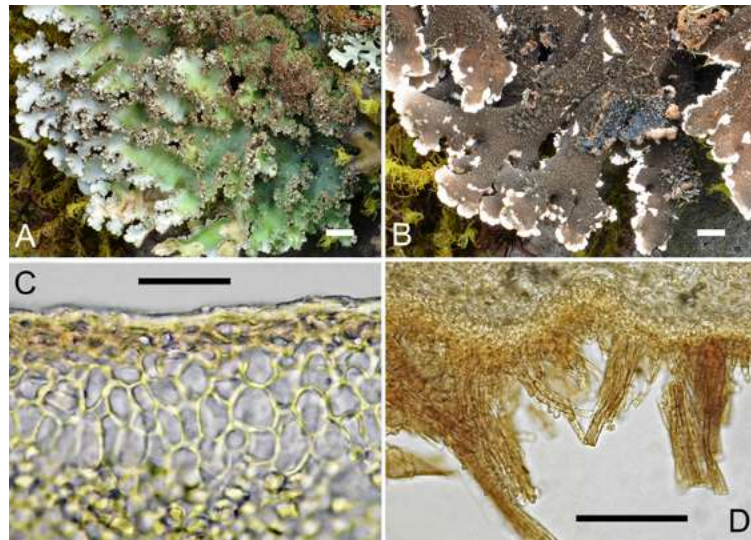


Figure 10. *Yoshimuriella enfogoa* B. Moncada & Lücking (holotype above; isotype below). **A.** Thallus in situ. **B.** Thallus underside in situ showing tomentum and scattered to clustered rhizines. **C.** Upper cortex. **D.** Lower tomentum with rhizines. Scale in A–B = 10 mm, in C = 10 µm, in D = 100 µm

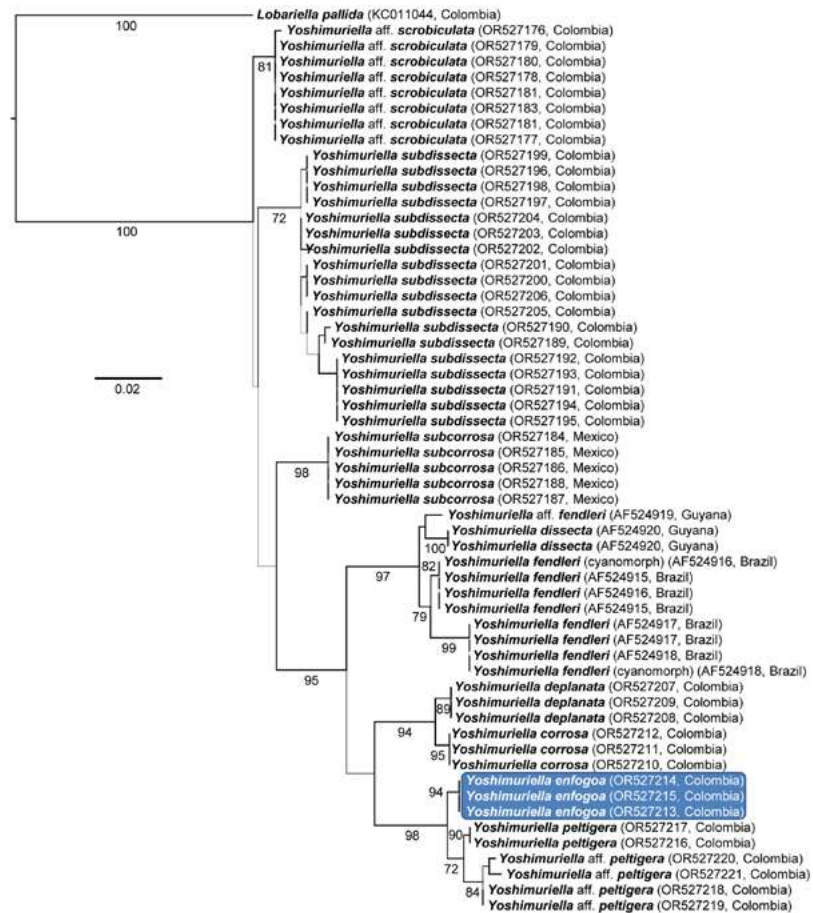


Figure 11. Phylogenetic position of *Yoshimuriella enfogoa* based on maximum likelihood analysis of the fungal ITS barcoding marker. Values below branches indicate bootstrap support equal to or greater than 70%.

Within *Yoshimuriella*, *Y. enfogoa* is characterized by the rather uniform lower tomentum combined with heavily phyllidiate lobe margins and the adnate, regularly rosette-forming thallus with contiguous lobes. Most other species of *Yoshimuriella* known and sequenced so far feature a tomentum forming a vein-like pattern (Yoshimura, 1969, 1998; Moncada *et al.*, 2013a). Also, their thallus is more loosely attached to the substrate, with their lobes usually more widely spaced. The only exception is *Y. subcorrosa* (Nyl.) B. Moncada & Lücking, originally described from Mexico and considered a putative Mexican endemic species by Yoshimura (1998). Indeed, this taxon is overall very similar to *Y. enfogoa*, including the abundant marginal phyllidia. The main difference is the continuous lower tomentum in *Y. enfogoa* vs. the typically lacunose lower tomentum in *Y. subcorrosa*, leaving numerous small, whitish interspaces that give the impression of a bad shave. Also, the two species are phylogenetically quite distinct, with *Y. enfogoa* closely related to the morphologically deviating *Y. peltigera* (Vain.) Lücking & B. Moncada (Figure 11), which supports the notion of *Y. subcorrosa* as a Mexican endemic and demonstrates the morphological convergence even within the genus *Yoshimuriella*.

Dedication

It is with great sadness that we dedicate these three new species (Figure S1) to our esteemed mentor, colleague, and friend, Prof. Dr. Enrique Forero González, who passed away recently. Enrique was one of the most outstanding Colombian botanists and specialists in plant families such as Connaraceae and Fabaceae. This past year, in 2022, Dr. Enrique Forero celebrated not only his 80th birthday but also the 50th anniversary of receiving his PhD degree in 1972 and the 25th anniversary of being introduced into the Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN) as full member in 1997.

Enrique Forero started his career as head of the Botany Section at Universidad Nacional de Colombia (1972–1977), head Curator of the National Herbarium of Colombia (1972), and first director of the graduate program in systematics (1981–1984). Afterwards, he increased his experience abroad and became Director of Research at the Missouri Botanical Garden (1986–1991) and Director of the Institute of Systematic Botany of the New York Botanical Garden (1992–1995). Upon his return to Colombia, he was Director of the Institute of Natural Sciences (1996) and Dean of the Faculty of Sciences at Universidad Nacional de Colombia (1996–2000), and from 2013 to 2022, he was President of the Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN).

Besides these achievements and appointments, Enrique Forero was also very active in networking: he participated in the creation of the Asociación Colombiana de Herbarios, the Asociación Latinoamericana de Botánica, and the Scientific Committee at the Red Latinoamericana de Botánica, acting two times as the President of the Asociación Latinoamericana de Botánica (1986–1990, 1998–2002). He was active in the IUCN, the IUCN-WWF Plants Advisory Group, and the Convention on International Traffic of Endangered Species of Flora and Fauna (CITES). While serving as President of the Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, he presided over the Colegio Máximo de las Academias de Colombia (2015–2017). Since May 2022, he was a member of the Council of the United Nations University, Chair of the Regional Focal Point for the Latin American and Caribbean Region, and Member of the ISC Committee for Freedom and Responsibility in Science.

Enrique Forero played a fundamental role in encouraging young researchers with advice and corrections. As supervisor of the Master's thesis of the first author of the present contribution, Enrique participated in the first monographic approach to lobaroid Peltigeraceae, genus *Pseudocyphellaria* s.lat., registered for Colombia (Moncada & Forero, 2006), and more recently, he contributed directly to the thesis of the second author focused on the taxonomy and ecology of the lichens on the Cerro Machín volcano (Rincón-Murillo *et al.*, in preparation). He also encouraged the dissemination of scientific knowledge through lectures and conferences.

Enrique Forero's passing is a deeply felt loss for the scientific community in Colombia and the world and to his students, colleagues, friends, and family. His work, achievements, and example will have a lasting impact on the standing of science in Colombia, influencing researchers at all career levels. His legacy will continue long into the future. Naming these three new lichen species after him is only a small token of appreciation.

Supplementary information

View the figure S1 and annexes S1, S2, and S3 in <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1978/3430>

Acknowledgments

Unless otherwise stated below, the specimens studied were collected under the permit of the first author (BM; Resolución 1342 del ANLA de 7 de Noviembre de 2014). BM thanks Rosa Emilia Pérez-Pérez for her support during the field trip to México, where the specimens of *Yoshimuriella subcorrosa* were gathered. DRM acknowledges the Corporación Autónoma Regional del Tolima (CORTOLIMA) logistic and financial support and the permit for collecting the *Sticta* specimens in the Cerro Machín area. DRM and BM warmly thank Mr. Genaro and his family for their hospitality, the access to their property, and guarding Cerro Machín volcano. We extend our appreciation to the families settled around the volcano for their support. BM and RL also thank the Castro Matabanchoy family for access to El Encanto Andino Reserve and the guided tour by Ms. Conchita, and Francisco Ortega for the company and MSc. Ayda Lucía Patiño for the help with logistics.

Author contributions

BM designed the study, collected the studied material, analyzed the specimens, performed the molecular laboratory work and the phylogenetic analyses, wrote the first manuscript draft, including descriptions, edited the draft, and approved the final version.

DRM collected the studied material, analyzed the specimens of *Sticta henrici*, revised and edited the draft, and approved the final version.

RL collected the studied material, analyzed the specimens, performed the phylogenetic analyses, wrote the first manuscript draft, including descriptions, revised and edited it, and approved the final version.

Conflicts of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Bernal, R., Gradstein, S. R., Celis, M. (ed) (2016a). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Vol. I: Líquenes a Lythraceae. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 993 pp.
- Bernal, R., Gradstein, S. R., Celis, M. (ed) (2016b). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Vol. II: Magnoliaceae a Zygophyllaceae – Especies introducidas y cultivadas. Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 1,556 pp.
- Bernal, R., Gradstein, S. R., Celis, M. (ed) (2019). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia* [Online version]. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Butler, R. (2019). *Countries with the highest biodiversity*. https://rainforests.mongabay.com/03highest_biodiversity.htm
- de Almeida, R., Lücking, R., Vasco-Palacios, A. M., Gaya, E., Diazgranados, M. (ed). *Catalogue of fungi of Colombia*. London: Kew Publishing, Royal Botanic Gardens Kew.
- Gaya, E., Motato-Vásquez, V., Lücking, R. (2022). Diversity of fungi of Colombia. In Almeida, R., Lücking, R., Vasco-Palacios, A. M., Gaya, E., Diazgranados, M. (ed). *Catalogue of the fungi of Colombia* (pp. 45-57). London: Kew Publishing, Royal Botanic Gardens Kew.

- Katoh, K., Standley, D. M.** (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, *30*, 772-780.
- Kraichak, E., Huang, J. P., Nelsen, M. P., Leavitt, S. D., Lumbsch, H. T.** (2018). A revised classification of orders and families in the two major subclasses of Lecanoromycetes (Ascomycota) based on a temporal approach. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *188*, 233-249.
- Lücking, R.** (2019). Stop the abuse of time! Strict temporal banding is not the future of rank-based classifications in fungi (including lichens) and other organisms. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *38*, 199-253.
- Lücking, R., Rivas Plata, E., Chaves, J. L., Umaña, L., Sipman, H. J. M.** (2009). How many tropical lichens are there... really? *Bibliotheca Lichenologica*, *100*, 399-418.
- Lücking, R., Moncada, B., McCune, B., Farkas, E., Goffinet, B., Parker, D., Chaves, J. L., Lőkös, L., Nelson, P. R., Spribille, T., Stenroos, S.** (2017). *Pseudocyphellaria crocata* (Ascomycota: Lobariaceae) in the Americas is revealed to be thirteen species, and none of them is *P. crocata*. *The Bryologist*, *120*, 441-500.
- Lücking, R., Álvaro-Alba, W. R., Moncada, B., Marín-Canchala, N. L., Tunjano, S. S., Cárdenas-López, D.** (2023). Lichens from the Colombian Amazon: 666 taxa including 28 new species and 157 new country records document an extraordinary diversity. *The Bryologist*, *126*, 242-303.
- Lumbsch, H. T., Leavitt, S. D.** (2019). Introduction of subfamily names for four clades in Cladoniaceae and Peltigeraceae (Lecanoromycetes). *Mycotaxon*, *134*, 271-273.
- Mercado-Díaz, J. A., Lücking, R., Moncada, B., Widhelm, T. J., Lumbsch, H. T.** (2020). Elucidating species richness in lichen fungi: The genus *Sticta* (Ascomycota: Peltigeraceae) in Puerto Rico. *Taxon*, *69*, 851-891.
- Mercado-Díaz, J. A., Lücking, R., Moncada, B., Campbell, K. C. S. E., Delnatte, C., Familia, L., Falcón-Hidalgo, B., Motito-Marín, A., Rivera-Queralt, Y., Widhelm, T. J., Lumbsch, H. T.** (2023). Species assemblages of insular Caribbean *Sticta* (lichenized Ascomycota: Peltigerales) over ecological and evolutionary time scales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *186*, 107830.
- Moncada, B.** (2012). *El género Sticta (Schreb.) Ach. en Colombia, taxonomía, ecogeografía e importancia*. Doctoral thesis, Universidad Nacional de Colombia.
- Moncada, B., Forero, E.** (2006). El género *Pseudocyphellaria* Vain. (Lobariaceae – Ascomycetes liquenzados) en Colombia. *Caldasia*, *28*, 197-215.
- Moncada, B., Lücking, R.** (2012). Ten new species of *Sticta* and counting: Colombia as a hot spot for unrecognized diversification in a conspicuous macrolichen genus. *Phytotaxa*, *74*, 1-29.
- Moncada, B., Lücking, R., Betancourt-Macuase, L.** (2013a). Phylogeny of the Lobariaceae (lichenized Ascomycota: Peltigerales), with a reappraisal of the genus *Lobariella*. *The Lichenologist*, *45*, 203-263.
- Moncada, B., Coca, L. F., Lücking, R.** (2013b). Neotropical members of *Sticta* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) forming photosymbiodemes, with the description of seven new species. *The Bryologist*, *116*, 169-200.
- Moncada, B., Lücking, R., Suárez, A.** (2014). Molecular phylogeny of the genus *Sticta* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) in Colombia. *Fungal Diversity*, *64*, 205-231.
- Moncada, B., Suárez, A., Lücking, R.** (2015). Nueve especies nuevas del género *Sticta* (Ascomycota liquenzados: Lobariaceae) del morfotipo *fuliginosa* sensu lato de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, *39*, 50-66
- Moncada, B., Coca, L. F., Díaz-Escandón, D., Jaramillo-Ciro, M., Simijaca-Salcedo, D., Soto-Medina, E., Lücking, R.** (2022). Diversity, ecogeography, and importance of lichens of Colombia. In Almeida, R., Lücking, R., Vasco-Palacios, A. M., Gaya, E., Diazgranados, M. (ed). *Catalogue of the fungi of Colombia* (pp. 77-91). Kew Publishing, Royal Botanic Gardens Kew.
- Negrão, R., Monro, A. K., Castellanos-Castro, C., Diazgranados, M.** (ed) (2022). *Catalogue of useful plants of Colombia*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens Kew.
- Nylander, W.** (1874). Animadversiones circa Spruce Lichenes Amazonicos et Andinos. *Flora*, *57*, 70-73.
- Orange, A., James, P. W., White, F. J.** (2001). *Microchemical methods for the identification of lichens*. Second Edition. British Lichen Society.

-
- Simon, A., Lücking, R., Moncada, B., Mercado-Díaz, J. A., Bungartz, F., Cáceres, M. E. S., Gumboski, E. L., Martins, S. M. A., Spielmann, A. A., Parker, D., Goffinet, B.** (2020). *Emmanuelia*, a new genus of lobarioid lichen-forming fungi (Ascomycota: Peltigerales): phylogeny and synopsis of accepted species. *Plant and Fungal Systematics*, 65, 76-94.
- Sipman, H. J. M., Hekking, W., Aguirre-C., J.** (2008). *Checklist of lichenized and lichenicolous fungi from Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. 242 pp.
- Stamatakis, A.** (2014). RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30, 1312-1313.
- Yoshimura, I.** (1969). Taxonomy of *Lobaria subdissecta* and its allies. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 32, 57-66.
- Yoshimura, I.** (1998). Vainio and *Lobaria*, old and modern concepts. In Marcelli, M. P., Ahti, T. (ed). *Recollecting Edvard August Vainio* (pp. 85-94). São Paulo: CETESB – Companhia de Tecnologia de Saneamento Ambiental, Estado de São Paulo.

Artículo original

Variación genética de los rasgos de crecimiento y las características de la madera en razas locales de *Gmelina arborea* Roxb. en el alto Magdalena, Colombia

Genetic variation of growth traits and wood characteristics among landraces of *Gmelina arborea* Roxb. in the upper Magdalena, Colombia

✉ Ana Milena López-Aguirre^{1,*}, ✉ Alonso Barrios-Trilleras²

¹ Doctorado en Planificación y Manejo Ambiental de Cuencas Hidrográficas, Facultad de Ingeniería Forestal; Grupo de investigación “Madera & Bosques”, Universidad del Tolima, Ibagué, Tolima, Colombia

² Grupo de investigación Madera & Bosques, Universidad del Tolima, Ibagué, Tolima, Colombia

Resumen

La selección de material genético superior a partir de los valores genéticos de los rasgos de interés económico es de importancia para la industria forestal, ya que así se promueve la maximización del potencial productivo de los bosques plantados. *Gmelina arborea* se ha adaptado a las condiciones ambientales del trópico americano y ha dado lugar a razas locales promisorias para los programas de reforestación comercial encaminados a la producción de madera aserrable. El objetivo del presente estudio fue evaluar mediante parámetros genéticos el desarrollo y adaptación de 16 razas locales de *G. arborea* en un ensayo de procedencias de nueve años establecido en condiciones de bosque seco tropical en el alto Magdalena, Colombia. Se evaluaron la sobrevivencia, los rasgos de crecimiento (diámetro, altura total y volumen) y las características de la madera (densidad verde, densidad básica y módulo de elasticidad dinámico). Se estimaron la heredabilidad en sentido amplio, las ganancias y las correlaciones genéticas de los rasgos de crecimiento y las características de la madera. Los rasgos con mayor heredabilidad media fueron el volumen individual ($H^2_p = 0,1158$) y el acumulado ($H^2_p = 0,1095$). La ganancia genética en volumen acumulado de las mejores dos razas locales comparada con la media del lote de control (raza 14) sería de 3,8 % para la raza 10 y de 3,5 % para la raza 11, ambas procedentes del departamento de Atlántico. El estudio reporta correlaciones genéticas negativas entre la densidad básica de la madera y los rasgos de crecimiento, especialmente el diámetro ($r_g = -0,694$) y el volumen individual ($r_g = -0,637$). Las razas locales con productividad superior encontradas en el estudio permitirían la ampliación de la base genética y el establecimiento de nuevas plantaciones de alto rendimiento en la región.

Palabras clave: Heredabilidad; Ganancia genética; Correlación genética; Mejoramiento genético forestal.

Abstract

The selection of superior genetic material based on the genetic values of traits of economic interest is of importance in the forest industry to maximize the productive potential of planted forests. *Gmelina arborea* has adapted to the environmental conditions of the American tropics, giving rise to promising landraces for commercial reforestation programs to produce sawn timber. Our objective here was to evaluate through genetic parameters the development and adaptation of 16 landraces of *G. arborea* in a nine-year provenance trial in tropical dry forest conditions in upper Magdalena, Colombia. The trial evaluated the survival, the growth traits (diameter, total height, and volume), and the wood characteristics (green and basic density and dynamic elasticity modulus). Broad-sense heritability, genetic gains, and genetic correlations were estimated for the growth traits and wood characteristics. The traits with the highest mean heritability were the individual ($H^2_p = 0.1158$) and cumulative volumes ($H^2_p = 0.1095$). Genetic gains in the cumulative volume of the best two landraces compared

Citación: López-Aguirre AM, Barrios-Trilleras A. Variación genética de los rasgos de crecimiento y las características de la madera en razas locales de *Gmelina arborea* Roxb. en el alto Magdalena, Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)641-653, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.1878>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**
Ana Milena López-Aguirre;
amlopeza@ut.edu.co

Recibido: 27 de febrero de 2023

Aceptado: 14 de septiembre de 2023

Publicado en línea: 20 de septiembre de 2023



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

with the mean of the control lot (landrace 14) would amount to 3.8 % for landrace 10 and 3.5 % for landrace 11, both from the Department of Atlántico. Negative genetic correlations were found between the basic wood density and the growth traits, especially in the diameter ($r_g = -0.694$) and the individual tree volume ($r_g = -0.637$). The landraces with superior productivity identified in the study would increase the genetic base and allow the establishment of new high-yield plantations in the region.

Keywords: Heritability; Genetic gain; Genetic correlation; Forest genetic improvement.

Introducción

Gmelina arborea Roxb. es una especie arbórea de la familia Lamiaceae (De Kok, 2012; Hernández *et al.*, 2013) originaria de hábitats desde húmedos a secos en India, Bangladesh, Sri Lanka, Myanmar, Tailandia y parte del continente asiático (Rojas *et al.*, 2004). La especie se ha introducido en muchos países de América Central y de Suramérica, incluida Colombia (Dvorak, 2004), donde se viene plantando desde 1980 a partir de material genético proveniente mayormente de semillas de un rodal semillero establecido en el suroccidente colombiano (Dvorak, 2004; Osorio, 2004). Actualmente, las plantaciones forestales de la especie cubren 21.024 ha, plantadas principalmente en la costa Atlántica y los valles interandinos por debajo de los 1.000 m de altitud (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural - MADR, 2022).

En Colombia *G. arborea* es la especie con las mayores tasas de crecimiento después de *Eucalyptus sp.* (Rodríguez *et al.*, 2011), con incrementos medios anuales entre 20 y 25 $m^3 ha^{-1} año^{-1}$ (Proexport, 2012) y valores máximos de hasta 35,5 $m^3 ha^{-1} año^{-1}$ (Flórez & Flórez, 2013). La especie se considera promisoría por su potencial para el establecimiento de plantaciones industriales en áreas con aptitud forestal ubicadas principalmente en el bosque seco tropical (Unidad de Planificación Rural Agropecuaria - UPRA, 2015). *G. arborea* se desarrolla mejor en sitios con una precipitación anual entre 1.750 y 2.300 mm y una estación seca definida de tres a cinco meses (Lamprecht, 1990).

La madera de *G. arborea* se caracteriza por ser moderadamente blanda y liviana, con una densidad básica de 400 $kg m^{-3}$ (Arévalo & Londoño, 2005); se usa principalmente para aserrío, construcciones livianas, muebles, ebanistería, molduras, pisos livianos, instrumentos musicales, guacales y chapas decorativas, tableros aglomerados y pulpa (Rojas *et al.*, 2004; Obregón, 2006; Aparicio & Abril, 2016).

La selección de material genético superior con base en los valores genéticos de rasgos de interés económico es de importancia para la industria forestal. Dicha selección se puede hacer a través de pruebas de procedencias y de progenies (Ipinza, 1998). La genética cuantitativa facilita la estimación de los valores genéticos que trascienden de generación en generación. Uno de los parámetros genéticos de mayor importancia es la heredabilidad (Zobel & Talbert, 1988), cuyos valores expresan el grado en que los progenitores transmiten las características a sus descendencias, lo que permite, asimismo, estimar los beneficios en los programas de selección (Ipinza, 1998).

En Colombia se han desarrollado pruebas de procedencia de *G. arborea* en el Suroccidente colombiano para evaluar procedencias de India, Myanmar y Tailandia y razas locales de Colombia y Costa Rica; los mejores resultados a los tres años de edad fueron obtenidos por una raza local de Costa Rica (Osorio, 2004), lo cual demuestra que la especie se ha adaptado a las condiciones medioambientales del trópico americano y ha dado lugar a razas locales promisorias para los programas de reforestación comercial.

En estudios previos se ha demostrado que *G. arborea* presenta respuestas significativas a la selección estricta de árboles superiores (plus) en términos de crecimiento, rectitud fustal y hábitos de ramificación, lográndose una primera generación de mejoramiento (Rojas *et al.*, 2004). Espitia *et al.* (2016) estimaron ganancias genéticas para árboles plus de *G. arborea* seleccionados en plantaciones de los departamentos de Córdoba y Magdalena de 5, 15, 36 y 34 % para el diámetro, la altura comercial, el volumen comercial y la calidad fustal, respectivamente. En los estudios de Balcorta & Vargas

(2004) se halló un diferencial de selección de 3,8 m en la altura, 4,5 cm en el diámetro y 0,056 m³ en el volumen mediante selección fenotípica. En ensayos de procedencias y progenies, **Hodge & Dvorak** (2004) reportan heredabilidades moderadas en la altura, el diámetro y el volumen, con valores de alrededor de 0,10 h².

El objetivo de este estudio fue evaluar mediante parámetros genéticos los rasgos de crecimiento y las características de la madera en el desarrollo y adaptación de 16 razas locales de *G. arborea* en un ensayo de procedencias establecido en condiciones de bosque seco tropical en el alto Magdalena. Los objetivos específicos fueron: i) determinar la heredabilidad y la ganancia genética de los rasgos de crecimiento y las características de la madera (densidad verde, densidad básica y módulo de elasticidad dinámico) para razas locales de *G. arborea* en el alto Magdalena; y ii) determinar las correlaciones genéticas entre los rasgos objeto de estudio.

Materiales y métodos

El estudio se hizo en el marco de un ensayo de procedencias ubicado en el municipio de Armero-Guayabal, Tolima, Colombia, en las coordenadas 5°00'5,79" de latitud norte y 74°54'27,26" de longitud oeste, a 280 m s.n.m., en una zona de vida de bosque seco tropical (bs-T) que se caracteriza por una temperatura promedio anual de 28,4 °C, una humedad relativa promedio de 71 %, 10 horas de brillo solar diarias, precipitación media anual de 1705,5 mm, con dos periodos de lluvia, uno en los meses de marzo a mayo, y el más fuerte en septiembre y noviembre, cuando se alcanza una precipitación de 300 mm.

El ensayo de procedencias se estableció en marzo de 2011 con plántulas producidas a partir de semillas de 16 razas locales de *G. arborea*. Las razas locales seleccionadas fueron dos fuentes semilleras localizadas en Costa Rica (razas 1 y 2) y catorce en Colombia (razas 3 a 16), estas últimas originarias de los departamentos de Magdalena (razas 3, 8, 12, y 13), Bolívar (razas 4, 5, 6, y 16), Atlántico (razas 10 y 11), César (raza 7), Córdoba (raza 9) y Tolima (razas 14 y 15). La raza local 14 corresponde al primer rodal comercial (posterior rodal semillero) de la especie en el alto Magdalena, establecido en 1997 a partir de semillas provenientes de la costa Atlántica, en tanto que la raza local 15 es una plantación establecida en el 2002 a partir de semillas del rodal semillero (raza 14). Por tal motivo, en el presente estudio la raza local 14 se utilizó como lote de control para efectos de comparación. Antes del establecimiento, el terreno fue preparado a través de arado y subsolado a 60 cm de profundidad sobre las líneas de siembra, lo que permite una mejor expresión del genotipo por la homogenización del terreno (**Rodríguez et al.**, 2011). En el ensayo se adoptó un distanciamiento de siembra de 3 × 3 metros correspondiente a un diseño de bloques completos al azar con 50 bloques, donde la unidad experimental es un árbol por parcela (16 razas × 50 bloques = 800 árboles).

Datos

El ensayo de procedencia se evaluó cuando los árboles tenían nueve años (marzo de 2020) midiendo los siguientes rasgos de crecimiento en todos ellos: diámetro a 1,3 m (d) en centímetros, medido con cinta diamétrica; altura total (h) en metros, medida desde la base hasta el ápice del árbol con un hipsómetro laser Nikon Forestry 550; el volumen total sin corteza (v) de cada árbol se determinó empleando el siguiente modelo predictor de volumen ajustado previamente para *G. arborea* por **López et al.** (2011):

$$v = 0.0228 + 0.000015 \times d^{2.1639} \times h^{1.0327}, \quad (1)$$

donde v es el volumen total sin corteza (m³), d es el diámetro a 1,3 m y h es la altura total.

A partir del conteo del número de árboles se determinó la sobrevivencia de cada raza local determinando el cociente entre el número de individuos vivos sobre el total de individuos plantados (número de repeticiones), lo que permitió observar las razas locales con mayor adaptabilidad a las condiciones ecológicas del área de estudio (**Vásquez**, 2001),

$$S_{\%} = \left(\frac{n_v}{n_p} \right) \times 100, \quad (2)$$

donde $S_{\%}$, n_v y n_b corresponden a la sobrevivencia expresada en porcentaje, número de árboles vivos y número de repeticiones (bloques), respectivamente.

Se obtuvo una estimación del volumen acumulado por hectárea (V_{ha}) (hasta los 9 años) expresado en $m^3 ha^{-1}$, considerando una densidad de plantación de 1,111 árboles ha^{-1} , y teniendo en cuenta la sobrevivencia de cada raza local en el momento de la medición, así:

$$V_{ha} = 1,111 \times \left(\frac{S_{\%}}{100} \right) \times v, \quad (3)$$

donde $S_{\%}$ es la sobrevivencia de la raza local y v el volumen total sin corteza.

Las características de la madera se midieron en una submuestra sistemática del 50 % del total de bloques en el ensayo (25 bloques). Se extrajeron tarugos de madera de 5,15 mm de diámetro con una profundidad de 6 a 7 cm utilizando un barreno de Pressler. Una vez extraídos los tarugos de madera, se dimensionaron a una longitud de 5 cm de corteza a médula y se pesaron con una balanza analítica (precisión de 0,001 g) realizando tres repeticiones para obtener el peso verde. Posteriormente, se midió el diámetro en cada extremo y en la mitad del tarugo. La densidad verde se estimó calculando geoméricamente el volumen del tarugo mediante la siguiente expresión:

$$\rho_v = \frac{P_v}{V_v}, \quad (4)$$

donde ρ_v es la densidad verde ($kg m^{-3}$), P_v el peso verde y V_v el volumen verde del tarugo.

Los tarugos de madera se secaron durante 24 horas a una temperatura de 103 °C hasta obtener un peso seco constante (P_s) en una balanza analítica. La densidad básica se determinó utilizando el método de máximo contenido de humedad con la fórmula propuesta por Smith (1954):

$$\rho_b = \frac{1000}{\frac{P_h - P_s}{P_s} + \frac{1}{\rho_r}}, \quad (5)$$

donde ρ_b es la densidad básica del tarugo ($kg m^{-3}$), P_h el peso de la muestra saturada, P_s el peso de la muestra anhidra y ρ_r la densidad de la pared celular seca ($\sim 1,53$).

El módulo de elasticidad dinámico (MOE_d) se estimó en los árboles en pie (no destructivamente) utilizando un cronómetro TreeSonic (Fakopp Enterprise Bt.), el cual consta de dos sondas, un transductor de inicio y otro de parada, un cronómetro portátil y un martillo. Las sondas del TreeSonic se insertaron en la albura (a través de la corteza y el cambium) en un ángulo de 45 grados y en la misma dirección longitudinal a 0,8 y 1,8 m de altura en el fuste (Figura 1). Una vez se aplicó el golpe de martillo en el transductor de inicio, el dispositivo midió el tiempo de propagación de la onda de esfuerzo (T_v) entre los transductores de inicio y de parada, distanciados 1 m (d) (Llana *et al.*, 2020). En el estudio se obtuvieron tres medidas de T_v y se promediaron para obtener una estimación del tiempo de vuelo en cada árbol. Mediante la relación d/T_v , se obtuvo la velocidad de propagación de la onda acústica (V). Posteriormente, el módulo de elasticidad dinámico se obtuvo con la relación $MOE_d = \rho_v \cdot V^2$, donde V es la velocidad de la onda acústica y ρ_v es la densidad verde promedio de la madera en cada individuo.

Análisis de datos

Los datos estadísticos descriptivos se calcularon empleando el programa Statistical Analysis System (SAS Institute Inc., 2009). Los componentes de varianza de los rasgos objeto de estudio se obtuvieron con el método de máxima verosimilitud restringida (REML) utilizando el programa Selegen REML/BLUP (Resende, 2014), aplicando el siguiente modelo lineal mixto:

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X}_r + \mathbf{Z}_g + e, \quad (6)$$

donde \mathbf{Y} es el vector de datos de rasgos de interés, r es el vector de los efectos de repetición (asumidos como fijos) sumados a la media general, g es el vector de los efectos genotípicos (asumidos como aleatorios), y e es el vector de residuos (aleatorios), en tanto que X y Z son matrices de incidencia para dichos efectos (Resende, 2002; 2006).



Figura 1. Esquema metodológico de la medición de MOE_d en árboles de *G. arborea* en pie

Heredabilidad

La heredabilidad en sentido amplio a nivel individual, que refleja los efectos genotípicos totales de las razas locales, se estimó como (Santos *et al.*, 2021):

$$H_i^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_f^2} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2} \tag{7}$$

y la heredabilidad media de las razas locales como

$$H_p^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2/r}, \tag{8}$$

donde H_i^2 y H_p^2 corresponden a la heredabilidad en sentido amplio individual y la media de las razas locales, respectivamente, σ_g^2 es la varianza entre razas locales, σ_e^2 es la varianza residual, σ_f^2 es la varianza fenotípica y r es el número de repeticiones.

Ganancia genética

La ganancia genética (ΔG) se calculó como el producto entre la heredabilidad en sentido amplio (H_p^2) y el diferencial de selección (S) (Zobel & Talbert, 1988), y este se determinó a partir de la diferencia entre el volumen acumulado medio de la raza local y el volumen acumulado medio del lote de control (raza local 14), empleando la siguiente expresión:

$$\Delta G = H_p^2 \times S, \tag{8}$$

donde H_p^2 es la heredabilidad media de las razas locales y S es el diferencial de selección.

Correlaciones genéticas

La correlación genética (r_g) entre los rasgos x e y fue calculada como

$$r_g = \frac{COV_{(xy)}}{\sqrt{\sigma_{(x)}^2 \times \sigma_{(y)}^2}}, \tag{9}$$

donde $COV_{(xy)}$, $\sigma_{(x)}^2$ y $\sigma_{(y)}^2$ corresponden a la covarianza y a las varianzas genéticas para los rasgos x e y . La significación de los coeficientes de correlación se evaluó empleando la prueba estadística *t-Student* (Llanos *et al.*, 2019).

Resultados y discusión

Descripción del ensayo

Se muestrearon 733 árboles de *G. arborea*, los cuales tenían diámetros de 2,7 a 51,5 cm ($21,4 \pm 6,6$ cm), con una altura total promedio de $21 \pm 4,3$ m y un volumen individual promedio de $0,349 \pm 0,252$ m³ árbol⁻¹. Asimismo, se muestrearon no destructivamente 342 árboles (47 %) para caracterizar la madera de la especie. La densidad verde fue, en promedio, de $939,67 \pm 114,3$ kg m⁻³, la densidad básica varió entre 338,2 y 534,7 kg m⁻³ (promedio de $431,3 \pm 32,2$ kg m⁻³) y el módulo de elasticidad dinámico entre 6,0 y 14,06 GPa (promedio de $9,35 \pm 1,37$ GPa) entre individuos (**Figura 2**).

Sobrevivencia

Las razas locales de *G. arborea* presentaron una alta sobrevivencia, con un valor medio de 91,6 % que osciló entre 86 y 98 % (**Figura 3, Tabla 1**). Como se muestra en la **figura 3**, diez razas locales superaron el promedio de sobrevivencia del ensayo. Estos valores demuestran que las razas locales de *G. arborea* evaluadas se adaptaron satisfactoriamente a las condiciones medioambientales del alto Magdalena, región que se destaca por presentar sitios con condiciones adecuadas que suplen en mayor medida los requerimientos para el desarrollo de la especie (**Rojas et al., 2004**): una altitud menor a 1.000 m s.n.m. (**Obregón, 2006; Barrios et al., 2021**); un régimen de precipitación anual con periodos secos (**Lamprecht, 1990**), y suelos con texturas francas o franco arcillosas (**Henri, 2001; Urrego, 2004**).

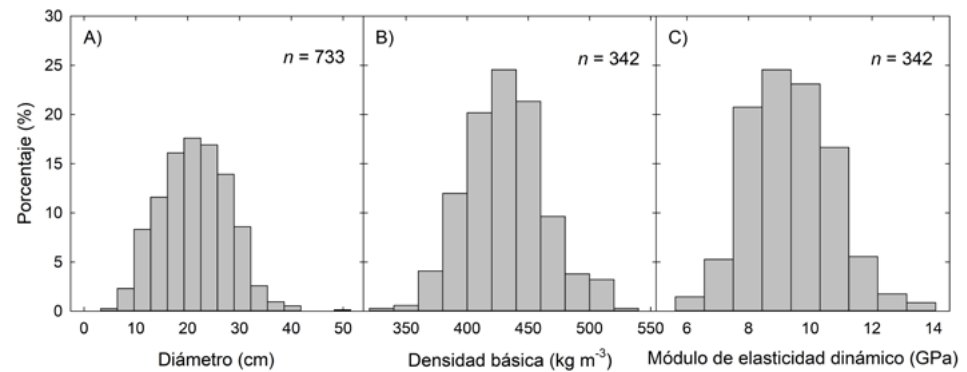


Figura 2. Variabilidad del diámetro, densidad básica y módulo de elasticidad dinámico de la madera en árboles de *G. arborea*

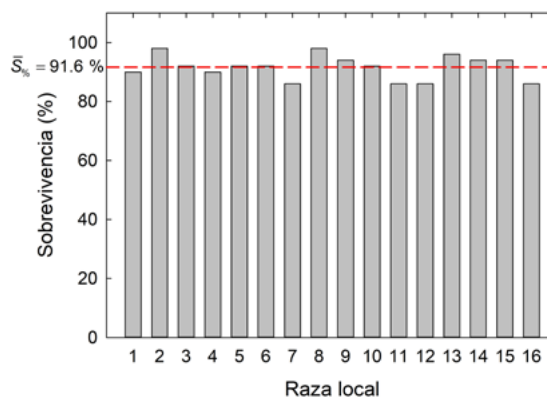


Figura 3. Sobrevivencia de 16 razas locales de *G. arborea* en el alto Magdalena. La sobrevivencia media se señala con una línea discontinua roja.

Tabla 1. Datos de estadística descriptiva para sobrevivencia, rasgos de crecimiento y características de la madera en 16 razas locales de *G. arborea* a los 9 años en el municipio de Armero-Guayabal, Tolima

Raza local	Sobrevivencia (%)	Diámetro (cm)	Altura total (m)	Volumen individual (m ³ árbol ⁻¹)	Volumen acumulado (m ³ ha ⁻¹)	Densidad verde (kg m ⁻³)	Densidad básica (kg m ⁻³)	Módulo de elasticidad (GPa)
1	90	20,9 ± 5,9 (45)	21,0 ± 3,8	0,322 ± 0,194	321,6 ± 194,1	956,1 ± 114,7 (20)	423,8 ± 32,8	9,56 ± 1,99
2	98	20,8 ± 6,3 (49)	20,8 ± 4,6	0,327 ± 0,229	356,2 ± 249,7	925,8 ± 119,9 (22)	433,2 ± 33,1	9,37 ± 1,26
3	92	21,3 ± 5,4 (46)	20,7 ± 3,6	0,321 ± 0,192	327,7 ± 196,6	961,0 ± 112,7 (23)	429,2 ± 33,6	9,61 ± 1,47
4	90	21,5 ± 6,2 (45)	21,1 ± 4,2	0,344 ± 0,223	343,8 ± 222,9	932,7 ± 102,6 (22)	429,0 ± 23,7	9,22 ± 1,18
5	92	21,4 ± 7,2 (46)	21,1 ± 4,5	0,360 ± 0,280	367,7 ± 286,7	941,6 ± 145,4 (20)	435,3 ± 36,4	9,54 ± 1,25
6	92	22,1 ± 6,8 (46)	21,6 ± 4,5	0,378 ± 0,269	385,9 ± 275,4	948,3 ± 119,7 (20)	427,6 ± 25,9	9,47 ± 1,12
7	86	20,8 ± 6,3 (43)	20,7 ± 4,2	0,321 ± 0,217	306,5 ± 207,3	916,1 ± 117,1 (22)	435,8 ± 36,1	9,07 ± 1,47
8	98	21,9 ± 6,7 (49)	21,3 ± 4,3	0,365 ± 0,244	397,7 ± 265,5	940,7 ± 103,6 (23)	434,5 ± 31,6	9,50 ± 1,34
9	94	22,3 ± 7,4 (47)	21,1 ± 4,5	0,383 ± 0,263	400,4 ± 275,0	987,2 ± 113,3 (23)	427,0 ± 24,0	9,67 ± 1,05
10	92	23,2 ± 6,5 (46)	22,1 ± 4,2	0,413 ± 0,261	422,5 ± 267,0	912,6 ± 89,3 (21)	424,8 ± 29,7	8,91 ± 1,13
11	86	22,7 ± 8,7 (43)	21,3 ± 4,6	0,432 ± 0,427	413,1 ± 408,1	927,8 ± 99,4 (20)	422,9 ± 32,3	9,66 ± 1,58
12	86	21,2 ± 6,2 (43)	21,5 ± 4,5	0,341 ± 0,219	325,6 ± 209,1	942,5 ± 120,2 (23)	437,7 ± 32,6	9,35 ± 1,37
13	96	19,5 ± 7,1 (48)	19,7 ± 4,6	0,294 ± 0,251	313,6 ± 267,8	933,7 ± 119,3 (20)	442,2 ± 34,7	8,67 ± 1,71
14	94	20,2 ± 6,0 (47)	20,7 ± 4,0	0,300 ± 0,214	313,6 ± 223,2	934,9 ± 117,0 (22)	438,1 ± 32,9	9,23 ± 1,47
15	94	21,5 ± 6,8 (47)	20,6 ± 4,2	0,347 ± 0,237	362,6 ± 247,7	941,8 ± 99,0 (20)	431,6 ± 41,5	9,29 ± 1,37
16	86	21,1 ± 6,4 (43)	21,1 ± 4,3	0,337 ± 0,225	322,3 ± 214,7	927,8 ± 141,3 (21)	427,0 ± 35,2	9,48 ± 1,03
N	733	733	733	733	733	342	342	342
Media ± DE	91,6 ± 4,1	21,4 ± 0,9	21 ± 0,5	0,349 ± 0,038	355,1 ± 38,9	938,9 ± 18,5	431,2 ± 5,7	9,34 ± 0,30
CV%	4,45	4,28	2,51	10,92	10,95	1,97	1,31	3,16

Nota: los valores para cada raza local corresponden a la media ± desviación estándar (DE) de cada rasgo y en paréntesis aparece el número de árboles muestreados (n). Además, se presenta el número de árboles totales muestreados (N), la media ± desviación estándar (DE) y el coeficiente de variación (CV%) entre razas locales.

Variabilidad de los rasgos de crecimiento y las características de la madera

Todos los rasgos analizados presentaron una baja variabilidad entre las razas locales (**Tabla 1**). El volumen individual y el acumulado fueron los rasgos con mayor variabilidad entre las razas locales, con coeficientes de variación de 10,9 %. Las características de la madera variaron poco en las razas locales, con coeficientes de variación menores a 3 % (**Tabla 1**). Esta baja variabilidad en las características de la madera se ha reportado tanto en especies latifoliadas como en coníferas (**Espinoza, 2003; Barrios et al., 2017; Escobar-Sandoval et al., 2018**).

En general, las razas locales de *G. arborea* presentaron un buen desarrollo, con 19,5 a 23,2 cm de diámetro y 19,7 a 22,1 m de altura total. El volumen acumulado a los nueve años varió entre 306,5 y 422,5 m³ ha⁻¹ (34 - 47 m³ ha⁻¹ año⁻¹), con una media de 355,1 m³ ha⁻¹ (39,5 m³ ha⁻¹ año⁻¹). Estos valores son mayores a los reportados en plantaciones operativas en Colombia. **Barrios et al. (2021)** reportaron volúmenes máximos de 202,1 m³ ha⁻¹ en plantaciones operativas con edad media de 8 años en varios sitios de Colombia. **Flórez & Flórez (2013)** reportaron en *G. arborea* incrementos medios anuales de 35,5 m³ ha⁻¹ año⁻¹ a edades tempranas en el Bajo Atrato, Chocó, Colombia.

La densidad básica de la madera osciló entre 422,9 y 442,0 kg m⁻³ (promedio de 431,2 kg m⁻³) en las razas locales evaluadas, lo que según **Arévalo & Londoño (2005)** cataloga la madera como moderadamente blanda y liviana. Los valores encontrados en el presente estudio resultaron similares a los reportados por **Lauridsen & Kjaer (2002)**,

quienes reportaron variaciones en la densidad entre 350 y 535 kg m⁻³, y por **Espinoza** (2004), quien encontró que la densidad básica de procedencias de *G. arborea* de 7 años de edad variaba entre 411 a 440 kg m⁻³ en un sitio en Venezuela. Sin embargo, los valores de densidad básica encontrados son menores a los reportados por **Moya & Tomazello** (2009), quienes obtuvieron densidades de 440 a 687 kg m⁻³ en árboles de *G. arborea* de uno hasta 12 años en Costa Rica. Asimismo, son menores a las reportados por **González** (2009), de 486 a 590 kg m⁻³, en árboles de 8 a 13 años en plantaciones sin manejo en la costa norte de Colombia.

El módulo de elasticidad dinámico presentó valores de 8,6 a 9,7 GPa en las razas locales. Los valores son ligeramente menores a los reportados por **Méndez** (2016) en árboles de *G. arborea* de 11 años en Costa Rica. Estos autores reportaron un módulo de elasticidad dinámico de 10,22 GPa. El módulo también concuerda con lo reportado por **González** (2009), de 9,8 a 11,9 GPa en árboles de 8 y 13 años que crecían en plantaciones sin manejo en la costa norte de Colombia.

Heredabilidad

La varianza residual o varianza dentro de las razas locales (σ_e^2) fue la mayor fuente de variación entre los rasgos evaluados en el ensayo, superior a la varianza genética (σ_g^2). Rasgos de crecimiento como el diámetro y la altura total presentaron heredabilidades bajas ($H_p^2 = 0,07$ y $0,04$, respectivamente), similares a las reportadas por **Hodge & Dvorak** (2004). En otras especies se han reportado valores de heredabilidad de 0,80 a 0,96 en la altura total de *Juglans regia* L. (**Díaz & Fernández**, 2001). De igual manera, **Mora** (2006) reportó valores de heredabilidad en altura total de 0,48 a 0,76 para *Eucalyptus sp.* Sin embargo, también se han reportado valores bajos de heredabilidad: para la altura total, **Pastrana et al.** (2012) reportaron una heredabilidad menor a 0,02 en *Acacia mangium*. Para la misma especie, **Pavlotzky & Murillo** (2013) reportaron heredabilidades altas, de 0,93, para el diámetro a los 4 años. Asimismo, **Mora** (2006) reportó heredabilidades en el diámetro de 0,26 a 0,39 para *Eucalyptus sp.* En cuanto al volumen, en *Tectona grandis* se han reportado valores de heredabilidad de 0,246 a una edad de 4,5 años (**Molina**, 2017). En estas especies latifoliadas se han reportado valores mayores a los estimados en nuestro estudio, lo que demuestra un mejor control genético en las variables evaluadas.

Debido a que las características cuantitativas (diámetro, altura total) que se midieron están relacionadas con el rendimiento (volumen individual y acumulado), se esperaría que estas también muestren valores bajos de heredabilidad. Sin embargo, en el estudio se destacaron los valores de heredabilidad en el volumen individual ($H_p^2 = 0,1158$) y el acumulado ($H_p^2 = 0,1095$). Las características de la madera también evidenciaron una baja variabilidad, lo que se tradujo en una baja heredabilidad, con valores de $H_p^2 \leq 0,038$ (**Tabla 2**). Los valores de heredabilidad obtenidos para los rasgos estudiados indican muy poco control genético, lo cual podría deberse a que en el estudio sólo se muestreó el 50 % de los

Tabla 2. Parámetros genéticos de los rasgos objeto de estudio en un ensayo de 16 razas locales de *G. arborea*

Parámetro	Diámetro	Altura total	Volumen individual	Volumen acumulado	Densidad verde	Densidad básica	Módulo de elasticidad
σ_g^2	0,0712	0,0169	0,0002	162,0293	12,8659	1,1791	0,0028
σ_e^2	44,4318	18,3304	0,0638	65897,2905	11799,8546	925,5123	1,7190
σ_f^2	44,5029	18,3473	0,0640	66059,3198	11812,7205	926,6913	1,7218
H_i^2	0,0016	0,0009	0,0026	0,0025	0,0011	0,0013	0,0016
H_p^2	0,0742	0,0442	0,1158	0,1095	0,0265	0,0309	0,0387

σ_g^2 : varianza genética, σ_e^2 : varianza residual, σ_f^2 : varianza fenotípica, H_i^2 : heredabilidad individual en sentido amplio, H_p^2 : heredabilidad media de razas locales asumiendo sobrevivencia completa

individuos del ensayo, y en estudios previos se ha reportado que el número de árboles por procedencia tiene un efecto importante en la estimación de parámetros genéticos como la heredabilidad (Escobar-Sandoval *et al.*, 2018).

Ganancia genética

En la **figura 4** se presenta la ganancia genética esperada para el volumen acumulado con respecto a la media del lote de control (raza 14). En general, 13 razas locales superaron el volumen acumulado del lote de control, con diferenciales de selección que iban desde 8,1 m³ ha⁻¹ hasta 108,9 m³ ha⁻¹. Las ganancias genéticas variaron entre 0,9 m³ ha⁻¹ (0,3 %) y 11,9 m³ ha⁻¹ (3,8 %). Se destacaron las razas locales 10 y 11, con ganancias de 11,9 (3,8 %) y 10,9 m³ ha⁻¹ (3,5 %) (**Figura 4**), ambas procedentes del departamento de Atlántico, municipios de Repelón (10) y Sabanalarga (11).

Correlaciones genéticas

En la **tabla 3** se presentan las correlaciones genéticas de los rasgos evaluados en las 16 razas locales de *G. arborea*. En la **figura 5** se muestra la relación entre los valores fenotípicos y genéticos del volumen acumulado (**Figura 5a**) y de la densidad básica (**Figura 5b**) con

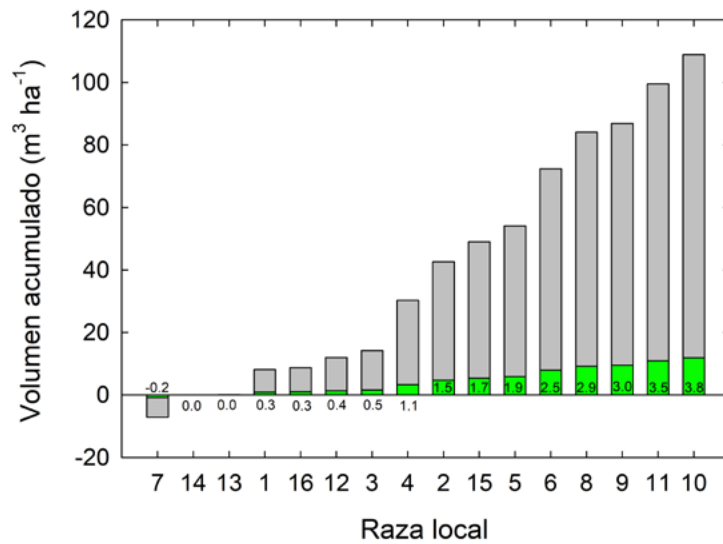


Figura 4. Ganancia en volumen por hectárea para razas locales de *G. arborea* en el alto Magdalena, Colombia. Las barras grises indican el diferencial de selección (S) y las verdes la ganancia genética esperada con respecto a la media del lote de control (raza 14). Los valores en cada barra indican la ganancia genética esperada en porcentaje.

Tabla 3. Coeficientes de correlación genética entre los rasgos de crecimiento y las características de la madera en razas locales de *G. arborea*

Rasgo	Altura total	Volumen individual	Volumen acumulado	Densidad verde	Densidad básica	Módulo de elasticidad
Diámetro	0,845**	0,945**	0,889**	0,050 ^{ns}	-0,694**	0,292 ^{ns}
Altura total		0,766**	0,671**	-0,142 ^{ns}	-0,518*	0,244 ^{ns}
Volumen individual			0,922**	-0,019 ^{ns}	-0,637**	0,278 ^{ns}
Volumen acumulado				0,041 ^{ns}	-0,506*	0,211 ^{ns}
Densidad verde					-0,126 ^{ns}	0,585*
Densidad básica						-0,450 ^{ns}

^{ns} no significativo; * significativo para $\alpha=0,05$; ** significativo para $\alpha=0,01$

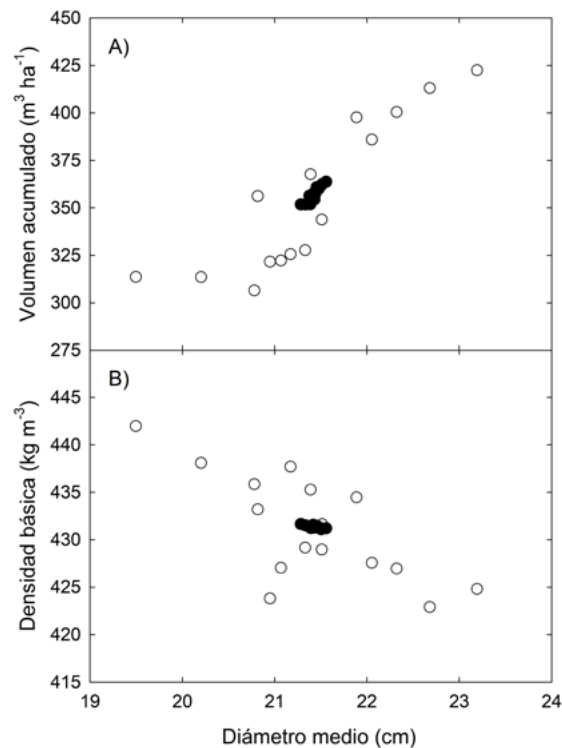


Figura 5. Relación entre el diámetro medio y el volumen acumulado a los 9 años (a) y la densidad básica de la madera (b). Los puntos sin relleno indican los valores fenotípicos y los puntos con relleno negro, los valores genéticos.

respecto al diámetro medio de las 16 razas locales de *G. arborea*. Dichos valores resaltan la gran variabilidad fenotípica de los individuos del ensayo, sin embargo, la variación genética en las tres variables fue muy baja. Como era de esperarse, el volumen individual y el acumulado presentaron correlaciones genéticas significativas y positivas con el diámetro y la altura total, lo que indica que los árboles de mayor tamaño presentan mayor volumen de madera (**Figura 5a**). Este resultado concuerda con lo descrito por **Llanos et al.** (2019) en un ensayo de progenies de *T. grandis* en Colombia.

Entre las características de la madera se observó una correlación genética positiva entre el módulo de elasticidad y la densidad verde ($r_g = 0,585$, $p < 0,05$), lo que era de esperarse, ya que este último rasgo es empleado en la fórmula de cálculo del módulo de elasticidad. La densidad básica no mostró correlación con la densidad verde ni con el módulo de elasticidad. En el análisis de correlación se encontraron correlaciones genéticas negativas entre la densidad básica y todos los rasgos de crecimiento, principalmente el diámetro ($r_g = -0,694$, $p < 0,01$) y el volumen individual ($r_g = -0,637$, $p < 0,01$). Este resultado concuerda con el obtenido por **Espinoza** (2003), quien reportó correlaciones genéticas negativas ($-0,92 \geq r_g \geq -0,30$) entre la gravedad específica de la madera y el diámetro en ensayos de procedencia de *G. arborea* en Venezuela. Este mismo comportamiento se mantiene al observar los valores fenotípicos medios para las razas (**Figura 5b**), comportamiento también descrito por **Moya & Tomazello** (2007), quienes encontraron correlaciones negativas ($r = -0,47$) entre la densidad de la madera y las tasas de crecimiento diamétrico en *G. arborea* en Costa Rica. La correlación negativa observada entre el diámetro medio y la densidad básica media de la madera de las razas locales se explicaría por la presencia de madera juvenil, dada la edad de los árboles en el momento de la evaluación (9 años), lo que podría cambiar a medida que los árboles formen madera madura (**Moya & Tomazello, 2009; Barrios et al., 2017**). Además, debido a que la densidad básica de la madera presentó

una baja variabilidad entre razas, con un CV% = 1,31 %, la correlación negativa observada no implica pérdidas importantes en la densidad de la madera con respecto a razas locales con mayores tasas de crecimiento.

Conclusiones

La heredabilidad de los rasgos de crecimiento y las características de la madera de *G. arborea* fue baja en este ensayo de razas locales en un sitio en el alto Magdalena. Los rasgos con mayor heredabilidad media fueron el volumen individual ($H^2_p = 0,1158$) y el acumulado ($H^2_p = 0,1095$). Las ganancias genéticas en el volumen acumulado serían de 3,8 % y 3,5 % con respecto a la media del lote de control (raza 14) para las mejores razas locales. El estudio permitió establecer que las dos mejores razas locales de *G. arborea* provienen del departamento de Atlántico, Colombia.

Se presentaron correlaciones genéticas altamente significativas entre el diámetro, la altura, el volumen de árbol individual y el volumen acumulado por hectárea ($p < 0,01$). En el estudio también se encontraron correlaciones genéticas significativas entre la densidad básica de la madera y los rasgos de crecimiento, especialmente el diámetro ($r_g = -0,694$) y el volumen individual ($r_g = -0,637$). Debido a que la densidad básica de la madera presentó una baja variabilidad entre razas, con un rango entre 423 y 442 kg m⁻³, dicha correlación no implica pérdidas importantes en la densidad de la madera con respecto a razas locales con mayores tasas de crecimiento. Sin embargo, es preciso adelantar nuevos estudios que incluyan más sitios de muestreo para determinar si esta relación negativa se mantiene en sitios con otras condiciones.

Agradecimientos

A la Vicerrectoría de Investigación-Creación, Innovación, Extensión y Proyección Social de la Universidad del Tolima por el apoyo financiero otorgado al estudio a través del Proyecto No. 170119.

Contribuciones de los autores

Los dos autores participaron en cada una de las fases y secciones del estudio y en todo lo relacionado con la recolección, manejo, procesamiento y análisis de los datos y la discusión de los resultados.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Aparicio, L., Abril, D.** (2016). *Calidad nutricional y producción de forraje de melina Gmelina arborea en bancos forrajeros en el piedemonte llanero*. Tesis de pregrado, Universidad de la Salle. <https://ciencia.lasalle.edu.co/zootecnia/52>
- Arévalo, R., Londoño, A.** (2005). *Manual para la identificación de maderas que se comercializan en el departamento del Tolima*. Universidad del Tolima.
- Balcorta, H., Vargas, J.** (2004). Variación fenotípica y selección de árboles en una plantación de melina (*Gmelina arborea* Linn., Roxb.) de tres años de edad. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 9(2), 13-19.
- Barrios, A., Trincado, G., Watt, M.S.** (2017). Wood properties of juvenile and mature wood of *Pinus radiata* D. Don trees growing on contrasting sites in Chile. *Forest Science*, 63(2), 184-191. <https://doi.org/10.5849/forsci.2016-060>
- Barrios, A., López, A., Báez, C.** (2021). Modelamiento de la productividad de *Gmelina arborea* Roxb. con base en variables biofísicas y de rodal. *Colombia Forestal*, 24(1), 71-87. <https://doi.org/10.14483/2256201X.15345>
- De Kok, R.** (2012). A revision of the genus *Gmelina* (Lamiaceae). *Kew Bulletin*, 67(3), 293-329. <https://doi.org/10.1007/s12225-012-9382-4>
- Díaz, R., Fernández, J.** (2009). *Evaluación de un ensayo de progenie de Juglans regia L. en Galicia*. Departamento de producción forestal. CIFA Lourizán.

- Dvorak, W.** (2004). World view of *Gmelina arborea*: opportunities and challenges. *New Forests*, 28, 111–126. <https://doi.org/10.1023/B:NEFO.0000040940.32574.22>
- Escobar-Sandoval, M.C., Vargas-Hernández, J.J., López-Upton, J., Espinosa-Zaragoza, S., Borja-de la Rosa, A.** (2018). Parámetros genéticos de calidad de madera, crecimiento y ramificación en *Pinus patula*. *Madera y Bosques*, 24, 2, e2421595.
- Espinoza, J.A.** (2003). *Genetic variation in wood density of Gmelina arborea planted on different sites in western Venezuela*. Tesis Doctoral, North Carolina State University.
- Espinoza, J.A.** (2004). Within-tree density gradients in *Gmelina arborea* in Venezuela. *New Forest*, 28, 309-317.
- Espitia, M., Murillo, O., Castillo, C.** (2016). Ganancia genética esperada en melina (*Gmelina arborea* Roxb.) en Córdoba (Colombia). *Revista Árvore*, 40(1), 71-80.
- Flórez, J. A., Flórez, O. R.** (2013). *Estudio del crecimiento de "Gmelina arborea" en los consejos comunitarios de Quiparadó y Domingodó (Chocó – Colombia)*. Tesis de maestría, Universidad de Manizales.
- González, H.** (2009). *Stand structure development effects on wood quality of melina (Gmelina arborea Roxb.)*. Ph.D. Thesis, University of Missouri.
- Henri, C.** (2001). Soil-site productivity of *Gmelina arborea*, *Eucalyptus urophylla* and *Eucalyptus grandis* forest plantations in western Venezuela. *Forest Ecology and Management*, 144, 255–264. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00390-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00390-X)
- Hernández, A., Rojas, A., Hine, A., Daquinta, M.** (2013). Multiplicación in vitro de *Gmelina arborea* Roxb. en sistemas de inmersión temporal. *Biotecnología Vegetal*, 13(3), 153-159.
- Hodge, G., Dvorak, W.** (2004). The CAMCORE international provenance/progeny trials of *Gmelina arborea*: genetic parameters and potential again. *New Forests*, 28(2), 147-166.
- Ipinza, R.** (1998). *Mejoramiento genético forestal*. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal – CONIF.
- Lamprecht, H.** (1990). *Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas-posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*. Eschborn: TZ-Verlag-Ges.
- Llana, D.F., Short, I., Harte, A.M.** (2020). Use of non-destructive test methods on Irish hardwood standing trees and small-diameter round timber for prediction of mechanical properties. *Annals of Forest Science*, 77, 62. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00957-x>
- Llanos, L.F., Barrios, A., López, A.M.** (2019). Variación genética en familias de polinización abierta de *Tectona grandis* L.f. en Colombia. *Colombia Forestal*, 22 (2), 30-43.
- Lauridsen, E.B., Kjaer, E.D.** (2002) Provenance research in *Gmelina arborea* Linn., Roxb. A summary of results from three decades of research and a discussion of how to use them. *International Forestry Review*, 4, 20-29.
- López, M., Barrios, A., Trincado, G., Nieto, V.** (2011). *Monitoreo y modelamiento del crecimiento para el manejo de plantaciones forestales comerciales*. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal – CONIF.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR).** (2022). Boletín estadístico forestal, marzo 2022. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR).
- Molina, F.** (2017). *Comportamiento de clones de teca (Tectona grandis Linn) a los 4.5 años en Upala, Zona Norte de Costa Rica*. Tesis de pregrado, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Mora, F.** (2006). Heredabilidad y valor genético (REM/BLUP) en genotipos de un eucalipto tolerante a la sequía en el Norte de Chile. *Ciencia Florestal*, (16) 2, 145-151.
- Moya, R., Tomazello, M.** (2007). Wood density and fiber dimensions of *Gmelina arborea* in fast growth trees in Costa Rica: relation to the growth rate. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 16(3), 267-276.
- Moya, R., Tomazello, M.** (2009). Wood density variation and tree ring demarcation in *Gmelina arborea* trees using x-ray densitometry. *CERNE*, 15(1), 92-100.
- Osorio, L.F.** (2004) Provenance results of *Gmelina arborea* in southwest Colombia at three years of age. *New Forests*, 28, 179-185. doi.org/10.1023/B:NEFO.0000040944.23096.08
- Obregón, C.** (2006). *Gmelina arborea*: versatilidad, renovación y productividad sostenible para el futuro. *Revista el mueble y la madera*, 50, 14-20.
- Pastrana, V., Espitia, C., Murillo, O.** (2012). Evaluación del potencial de mejoramiento genético en el crecimiento en altura de *Acacia mangium* Willd. *Acta Agronómica*, 61(2), 143-150.
- Pavlotzky, B., Murillo, O.** (2013). Ganancia genética esperada en *Acacia mangium* en San Carlos, zona Norte de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 10(24), 14-25.
- Resende, M.D.V.** (2002). Software Selegen-Reml/Blup. Embrapa Florestas.

- Resende, M.D.V.** (2006). O Software Selegen-Reml/Blup. Embrapa. Florestas.
- Resende, M.D.V.** (2014). Sistema estatístico e seleção genética computadorizada SELEGEN REML/BLUP. Embrapa Florestas.
- Proexport.** (2012). *Sector forestal en Colombia, Promoción de turismo, Inversión y exportaciones – PROEXPORT Colombia*. PROEXPORT.
- Rodríguez, J., Urueña, E., Borralho, N.** (2011). *Mejoramiento de semillas para incrementar las plantaciones de teca (*Tectona grandis* L.F.) y melina (*Gmelina arborea* Roxb) en el departamento del Tolima*. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal – CONIF.
- Rojas, F., Arias, D., Moya, R., Meza, A., Murillo, O., Arguedas, M.** (2004). *Manual para productores de melina, Gmelina arborea en Costa Rica*. Instituto Técnico de Costa Rica.
- Santos, W., Aguiar, A.V., Souza, B.M., Araujo, D., Machado, C., Moraes, M.L., Sebbenn, A.M., Freitas, M.L.** (2021). Performance and genetic variation in a provenance test of *Araucaria cunninghamii*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 56, e02170. <https://doi.org/10.1590/S1678-3921.pab2021.v56.02170>.
- Smith, M.D.** (1954). *Maximum moisture content method for determining specific gravity of small samples*. Madison WI.
- Stastical Analysis System Institute Inc. (SAS)** (2009). *SAS/STAT® 9.2 User's Guide, Second Edition*. SAS® Publishing.
- Unidad de Planificación Rural Agropecuaria – UPRA.** (2015). *Zonificación para plantaciones forestales con fines comerciales-Colombia, escala 1:100.000*. Memoria técnica. UPRA.
- Urrego, J.** (2004). Growth potential of *Gmelina arborea* at 3 years of age in Colombia. *New Forests*, 28, 269-276.
- Vásquez, A.** (2001). *Silvicultura de plantaciones forestales en Colombia*. Universidad del Tolima.
- Zobel, B., Talbert, J.** (1988). *Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales*. Limusa.

Original article

Poly(lactic acid): Synthesis, modification and applications in controlled drug delivery

Poli(ácido láctico): síntesis, modificación y aplicaciones en el transporte controlado de medicamentos

 Betty L. López-Osorio^{1,*},  Juliana Palacio-Betancur^{1,2}

¹ Grupo de Investigación Ciencia de los Materiales, Instituto de Química, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

² Escuela de Química, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Medellín, Colombia

Artículo de posesión como miembro correspondiente doctora Betty Lucy López

Abstract

Poly(lactic acid) (PLA) is the most promising biodegradable alternative to replace conventional petrochemical-based polymers in manufacturing high-performance materials. Here we review the main methods to obtain polylactic acid and briefly discuss its functionalization and application in the field of controlled drug release. We conducted a bibliographic search of scientific databases and summarized the results of the research carried out by our group. We show that the most commonly used PLA modifications in drug delivery systems are functionalization with glycolic acid (GA) and polyethylene glycol (PEG) through copolymerization or blending, where the use of compatibilizers is essential for good adhesion. Active vectorization is discussed as its choice depends on the size of the nanoparticle and the type of disease to be treated.

Keywords: PLA; PLGA; PLA-PEG; Nanoparticles; Copolymers; Controlled drug delivery.

Resumen

El poli(ácido láctico) (PLA) es la alternativa biodegradable más prometedora para reemplazar los polímeros convencionales de base petroquímica en la fabricación de materiales de alto rendimiento. El objetivo de esta revisión es reportar los principales métodos de obtención de ácido poliláctico y discutir brevemente su funcionalización y aplicación en el campo de la liberación controlada de fármacos. Se hizo una búsqueda bibliográfica en bases de datos científicas y se muestran los resultados de algunas investigaciones de nuestro Grupo de Ciencia de los Materiales. Las modificaciones de PLA más utilizadas para su aplicación en los sistemas de administración de fármacos son la funcionalización con ácido glicólico (GA) y el etilenglicol (PEG) por copolimerización o mezcla, en la que el uso de compatibilizadores es importante para lograr una buena adhesión. Se discute la vectorización pasiva y activa, cuya elección depende del tamaño de la nanopartícula y del tipo de enfermedad a tratar.

Palabras claves: PLA; PLGA; PLA-PEG; Nanopartículas; Copolímeros; Liberación controlada de drogas.

Introduction

A recent trend in the global polymer market is the increasing demand for polymers in numerous industries. However, these materials are highly resistant to extreme environmental conditions and their low degradability can lead to severe environmental contamination (Jem & Tan, 2020). In this context, it is necessary to promote the production of biodegradable polymers that can be decomposed by bacteria or other living microorganisms due to their potentially hydrolyzable ester bonds. The biodegradable polymers are a good alternative for replacing oil-based plastics and research in this field has been of growing interest in the

Citation: López-Osorio BL, Palacio-Betancur J. Poly(lactic acid): Synthesis, modification and applications in controlled drug delivery. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)654-667, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.1770>

Editor: Fernando Martínez Ortega

***Corresponding autor:**

Betty L. López-Osorio;
betty.lopez@udea.edu.co

Received: September 13, 2022

Accepted: July 27, 2023

Published on line: July 31, 2023



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

last decades. Biodegradable polymers are composed of plants starch, sugar, and cellulose, or produced by living organisms. Some of the most utilized are polylactic acid, poly(vinyl alcohol), cellulose, and starch (Singh *et al.*, 2021).

The conversion of the lactic acid monomer (LA) to poly(lactic acid) (PLA) is shown in **figure 1**. PLA is a biodegradable, biocompatible, recyclable, and compostable polymer made from renewables such as wheat, corn, and rice. The lactic acid obtained from fermentation is optically active, so there are three different PLA isomers types: L (+) or D (-) isomers, or a mix of them (Cunha *et al.*, 2022).

PLA structure consists of isomers mixture of D and L, just L, or just D, and belongs to the family of aliphatic polyesters. The structural base is 2-hydroxy propionic acid (lactic acid) (Garlotta, 2001; Jem & Tan, 2020; Rasal *et al.*, 2010). The microstructures of the four different PLA stereoisomers that depend on their tacticity are shown in **figure S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1770/93>. Heterotactic PLA is usually obtained from a racemic-lactide mixture of D-lactide and L-lactide, while syndiotactic PLA is obtained when meso-lactide is the raw material in the polymerization reaction (Montané *et al.*, 2020).

The mechanical properties of PLA may vary depending on the molecular weight of the polymer and the degree of crystallinity (tacticity). High-strength and high-modulus PLA is easily processed as a thermoplastic polymer. PLA is one of the few polymers whose stereochemical structure can easily be modified by polymerizing controlled D-lactide, L-lactide, or meso-lactide to form random or block stereo-copolymers (Figure S1, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1770/93>). The molecular weight is directly controlled by stoichiometry and the addition of hydroxylic compounds (i.e., lactic acid, water, alcohols) (DeStefano *et al.*, 2020; Garlotta, 2001).

The hydrolytic degradation of the polymer matrix is affected by its degree of crystallinity. It has been shown that highly crystalline PLA will take months, sometimes years, to hydrolyze fully to lactic acid, whereas an amorphous sample is degraded in weeks. PLA is degraded by simple hydrolysis of the ester bond (Figure 2). The degradation products of PLA are also non-toxic to humans and the environment (Garlotta, 2001; Jem & Tan, 2020; Rasal *et al.*, 2010).

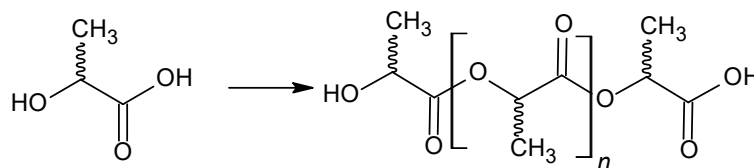


Figure 1. Scheme of lactic acid conversion into poly(lactic acid)

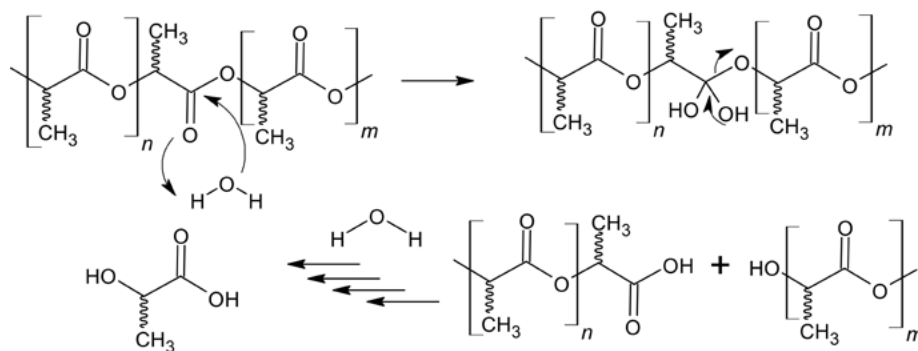


Figure 2. Hydrolytic mechanism of PLA degradation (Roberto *et al.*, 2019)

There are two degradation mechanisms depending on the synergic effects of reaction kinetics and transport phenomena. If the characteristic time of water penetration is lower than the hydrolysis time scale, homogeneous or bulk degradation occurs. In this situation, the entire matrix is almost uniformly subjected to hydrolysis reactions and the volume of the device remains approximately constant. In contrast, when the degradation rate is faster than water diffusion, heterogeneous or surface degradation takes place; thus, only the surface experiences the hydrolysis reaction, whereas the bulk remains unaffected (Ali *et al.*, 2023).

PLA is hydrophobic, so there is no dissolution, but the ester bonds break and cause chain scissions producing small oligomers that diffuse out of the PLA matrix (Figure S2, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1770/93>). The diffusion rate increases as molecular weight decreases. In *in vivo* environments, additional degradation is facilitated by enzymes. The degradation rate depends on several factors: hydrophilicity and amorphous structure of the polymer increase the degradation rate, while crystalline regions decrease it. Low pH favors the hydrolysis of the ester bond, whereas high pH can neutralize carboxyl end groups and enhance degradation. Additionally, plasticizers can promote water diffusion, enhancing the degradation rate (Casalini, 2017).

PLA thermal degradation occurs at temperatures above 200°C by hydrolysis, lactide reformation, oxidative main chain scission, and inter or intramolecular transesterification reactions (Figure 3). PLA presents its glass transition and melting temperature at around 55°C and 175°C, respectively (Garlotta, 2001; Li *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2019).

PLA synthesis

PLA is usually synthesized by direct polycondensation and ring-opening polymerization (Figure 4). Direct polycondensation is the simplest route for lactic acid molecules connecting by carboxyl and hydroxyl groups and producing water as a byproduct. The

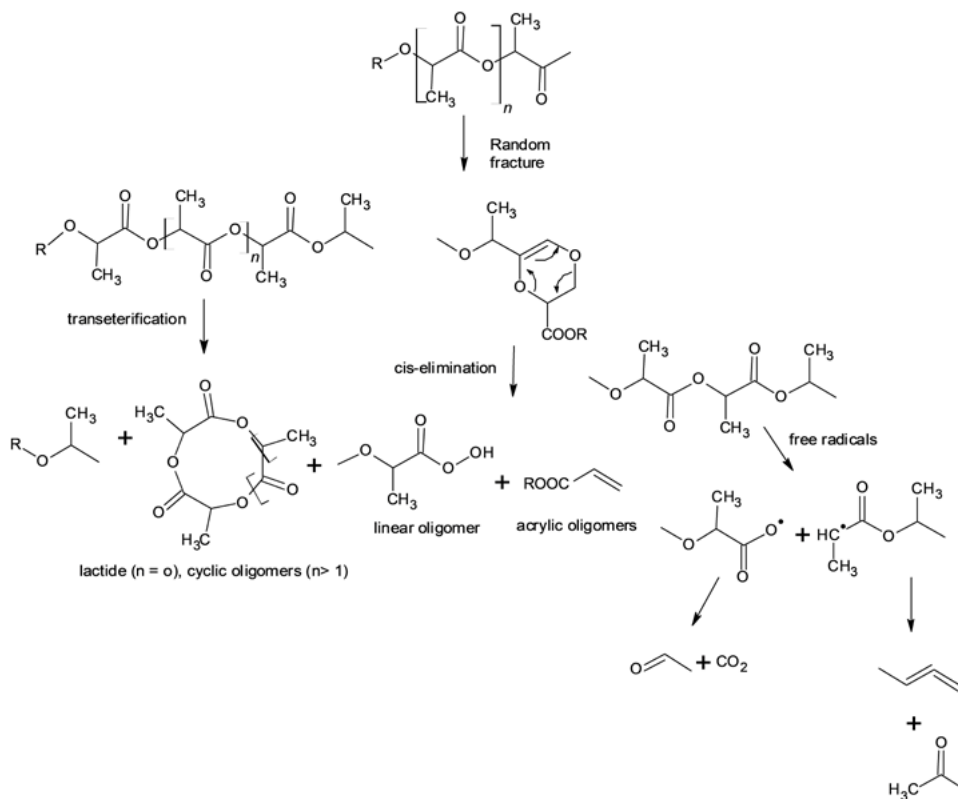


Figure 3. Polylactic acid thermal cracking mechanism (X. Li *et al.*, 2023)

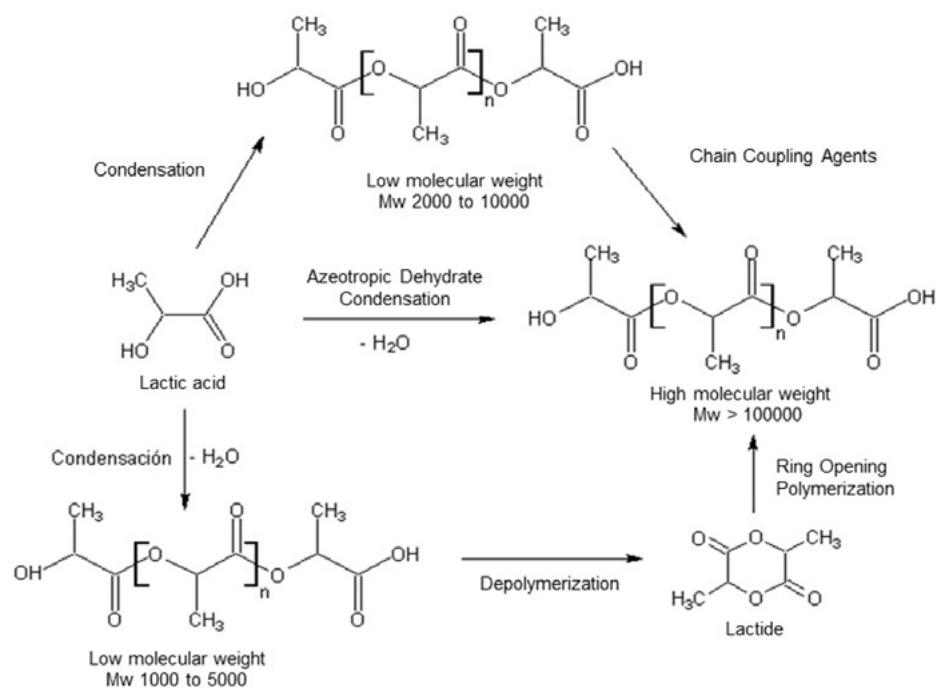


Figure 4. Synthesis methods for PLA

polymer obtained by polycondensation has a low molecular weight ($M_w = 2000$ to $10,000$) and tends to be brittle and glassy, which limits its usefulness for applications where good mechanical properties are needed; it is also challenging to obtain solid enantiomeric pure PLA. Chain lengthening agents can be used to increase the molecular weight, but this leads to the formation of additional byproducts difficult to remove from the highly viscous reaction mixture (Auras *et al.*, 2011; Balla *et al.*, 2021; Casalini *et al.*, 2019; Hu *et al.*, 2016). A method to overcome these disadvantages is azeotropic dehydrates condensation, where the water is efficiently removed using appropriate azeotropic solvents. The equilibrium between lactic acid, the catalyst, and the polymer is manipulated in an aprotic solvent to produce a polymer with a relatively high molecular weight in one step ($M_w > 100,000$) (Orozco *et al.*, 2007). However, the polymer thus obtained contains many impurities due to the large concentrations of catalyst used to reach good reaction rates. This method presents many problems during the processes, such as unexpected degradation, hydrolysis rates, and difficulty for achieving reproducibility. Additionally, the PLA obtained is not suitable for medical applications because of the high toxicity or non-biocompatibility of the catalysis (Garlotta, 2001; Hu *et al.*, 2016).

The ring-opening polymerization (ROP) produces a high molecular weight polymer ($M_w > 100,000$). Its first step is the formation of PLA oligomers, followed by the lactide (lactic acid's cyclic ester) synthesis, and finally, the ring-opening of the lactic acid cyclic dimer. Catalysts such as tin octoate ($\text{Sn}(\text{Oct})_2$) and *p*-toluene sulfonic acid are necessary. $\text{Sn}(\text{Oct})_2$ is chosen mainly due to its solubility in many lactones, low toxicity, FDA approval, high catalytic activity, and ability to give high-molecular-weight polymers with low racemization (Garlotta, 2001).

Since lactide is a cyclic ester, its ring can be opened by nucleophilic attack on the ester bond to start polymerization. Suitable initiators (nucleophiles) are water and alcohol, including the hydroxyl group of lactic acid. One ester linkage of a lactide ring is cleaved by the reaction of the OH group of the R-OH initiator, creating a new R-O-C(O)-ester group and an OH end group (Figure S3, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1770/93>) (Auras *et al.*, 2011).

Recent research in ring open polymerization is focused on the use of powerful metal-free organocatalysts such as guanidine and amidine, which improve reaction efficiency under atmospheric pressure at room temperature while preventing residual metal contamination. The absence of metal contamination is advantageous in biomaterials for drug delivery (Lohmeijer *et al.*, 2006); this alternative pathway uses bifunctional organocatalysis as thiourea-tertiary amines. The carbonyl group of lactide monomers is activated toward electrophilic attack by the thiourea via hydrogen bonding, and the initiating propagating alcohols are activated as nucleophiles by the tertiary amine (Figure S4, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1770/93>). The lactic acid (LA) is polymerized quickly in a controlled manner. There is a good correlation between theoretical and observed molecular weight with linear relationships between conversion, molecular weight, and low dispersity (Fukushima & Nozaki, 2020).

Drug delivery systems

PLA has been widely studied for medical applications because of its biodegradability and biocompatibility properties. In 1970, PLA products were approved by the US Food and Drug Administration (FDA) for direct contact with biological fluids. It has been employed to manufacture tissue engineering, scaffolds, covering membranes, various bio-absorbable medical implants, sutures in dermatology and cosmetics, and well-delivery system materials (DeStefano *et al.*, 2020). Since PLA biodegradation products are easily cleared from the body, its use does not induce severe immune responses and eliminates the need for additional surgeries to remove the device, improving patient recovery and optimizing health system costs (Casalini *et al.*, 2019; Gagliardi *et al.*, 2021).

PLA is specifically used to prepare nanoparticles for drug delivery whose importance resides in reducing harmful side effects, minimizing premature degradation of the active principle, and increasing the amount of active principle in the required site. Due to their nanometric size, they improve the permeation efficiency of the active ingredient at the site of action, resolve solubility problems, ease administration, increase bioavailability, and allow the administration to sites in an appropriate minimum dose by different routes (oral, nasal, transdermal, parenteral, pulmonary) (Palacio *et al.*, 2016a, 2016b; Villasaliu *et al.*, 2014).

The characteristics of nanoparticles can be modulated by synthesis. For example, the preformed polymer molecular weight is very important because it influences the particle size, the encapsulation degree, the adsorption, the physicochemical interaction of the drug or therapeutic agent, the release rate, and the z potential. A different behavior has been reported for nanoparticles prepared from PLA, where a low molecular weight polymer produces larger nanoparticles compared to nanoparticles prepared from a higher molecular weight PLA (Palacio *et al.*, 2011).

Nanoparticles obtained from preformed polymers

Various methods have been used to prepare polymeric nanoparticles. The best one to prepare PLA nanoparticles is chosen depending on the physicochemical characteristics of a drug and the needs of its application. Drugs' physicochemical characteristics are relevant to achieve high loading capacity and reducing the number of nanocarriers required for administration dependent on drug-polymer interaction.

An adequate preparation method depends on the properties needed for the application. Drug molecules are either bound to the surface or encapsulated inside the nanoparticles. They can be incorporated into the nanocarriers with the polymer through covalent bonds (chemical encapsulation) or through hydrophobic, hydrophilic, or electrostatic interactions (physical encapsulation). The type of encapsulation largely depends on the desired release profiles and the polymer-active ingredient interaction. PLA nanoparticles have been prepared by solvent evaporation, solvent displacement, salting out, and solvent diffusion (Casalini *et al.*, 2019; Khalid & El-Sawy, 2017; Kumari *et al.*, 2010; Pinto Reis *et al.*, 2006).

Emulsification-solvent evaporation

The emulsification-solvent evaporation method involves two steps: first, the emulsification of the PLA solution into an aqueous phase and, second, the evaporation of the polymer solvent to induce polymer precipitation as NPs. In this method, a polymer organic solution containing the dissolved drug is dispersed into nanodroplets using a dispersing agent and high-energy homogenization in a nonsolvent. The polymer precipitates in the form of nanospheres in which the drug is finely dispersed in the polymer matrix network. The solvent is subsequently evaporated by increasing the temperature under pressure or by continuous stirring (**Pinto Reis *et al.*, 2006**) (**Figure 5a**).

Solvent displacement or nanoprecipitation

Solvent displacement and interfacial deposition are similar methods based on spontaneous emulsification of the internal organic phase containing the dissolved polymer into the aqueous external phase. Solvent displacement involves the precipitation of a preformed polymer from an organic solution and the diffusion of the organic solvent in the aqueous medium in the presence or absence of a surfactant. PLA is dissolved in a water-miscible solvent of intermediate polarity leading to the precipitation of nanospheres. This phase is injected or poured in a controlled manner (drop-by-drop addition) into an aqueous solution into or a stirred aqueous solution. Nanoparticles are formed immediately by rapid solvent diffusion. Lastly, the solvent is removed under reduced pressure or magnetic stirring (**Pinto Reis *et al.*, 2006**; **Tabatabaei Mirakabad *et al.*, 2014**) (**Figure 5b**).

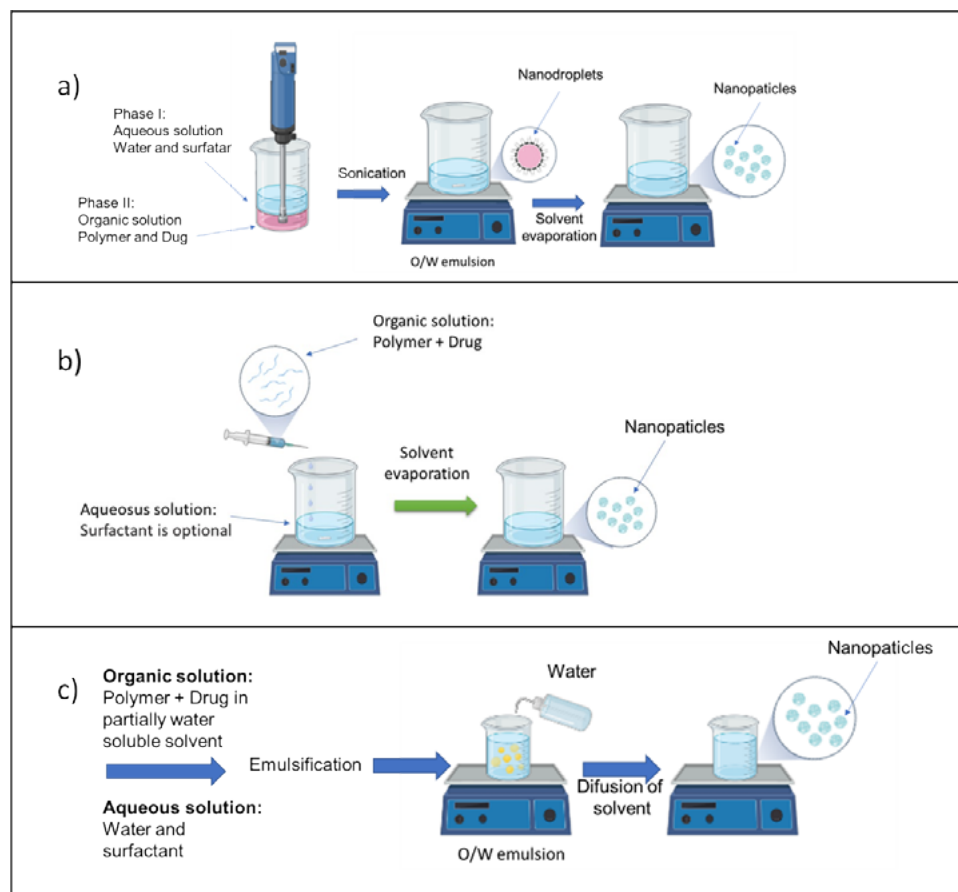


Figure 5. Schematic illustration of the preparation of nanoparticles: **a)** emulsification-solvent evaporation method; **b)** nanoprecipitation method, and **c)** salting-out method

Salting-out

Salting-out is based on the separation of a water-miscible solvent from an aqueous solution via a salting-out effect. This procedure can be considered a modification of the emulsification/solvent diffusion process. Initially, the polymer and the drug are dissolved in a solvent, such as acetone. The resulting solution is then emulsified into an aqueous solution containing an electrolyte salt and a colloidal stabilizer. Dilution with water or aqueous solution of the oil/water emulsion promotes diffusion of acetone into the aqueous phase, which leads to the formation of Nps. (Pinto Reis *et al.*, 2006) (Figure 5c).

PLA modification

For drug delivery applications, the nanocarrier surface properties are of major importance to modulating cell affinity, aggregation features, drug release, interaction with the active principle, and biodistribution. Besides, they can facilitate and improve the pharmacokinetics of nanocarriers, enhancing the physicochemical properties of the active principle and/or its biocompatibility and mucosal delivery (Gagliardi *et al.*, 2021; Kumari *et al.*, 2010; Vllasaliu *et al.*, 2014). Also, PLA can be chemically modified through its carboxylic and hydroxyl groups in lactic acid monomer to incorporate new surface functional groups (amino, hydroxy, carboxyl, sulfonic groups) (Figure 6), or it can be mixed or linked with other polymers to improve certain characteristics, or blend with other chemicals or copolymerized with other monomers (Rasal *et al.*, 2010). In most cases, the modifications are made before NPs preparation. For example, for oral administration, Nps must adhere to the mucus; however, strong interaction with mucus could increase retention at the mucosal surface and Nps could be trapped and rapidly removed from the gastrointestinal (GI) system. These interactions are driven by hydrogen bonding, Van der Waals interactions, polymer chain interpenetration, hydrophobic forces, and electrostatic/ionic interactions. It seems, therefore, that the Nps surface plays an important role in particle uptake (Palacio *et al.*, 2016a). The modification of the surface of the PLA Nps can be done before or after preparing the particles (Orozco *et al.*, 2013).

Additionally, nanocarriers can improve passive and active targeting. Passive targeting is a strategy that enables the Nps to be directed to a specific target through modulation of their size, shape, charge, hydrophobicity, and stiffness. The active targeting approach is based on the surface conjugation with ligands or their adsorption to direct the nanocarrier to targets on the surface of cells (e.g., ligand-receptor, antibody-antigen, or lectin-carbohydrate interactions) (Gagliardi *et al.*, 2021; Palacio *et al.*, 2016a) (Figure 7).

PLA copolymers

Copolymerization is one of the important methods of PLA chemical modification. Chemical binding is more effective because blending requires additional purification steps to incorporate chemicals or additives and coverage density is limited by steric hindrance,

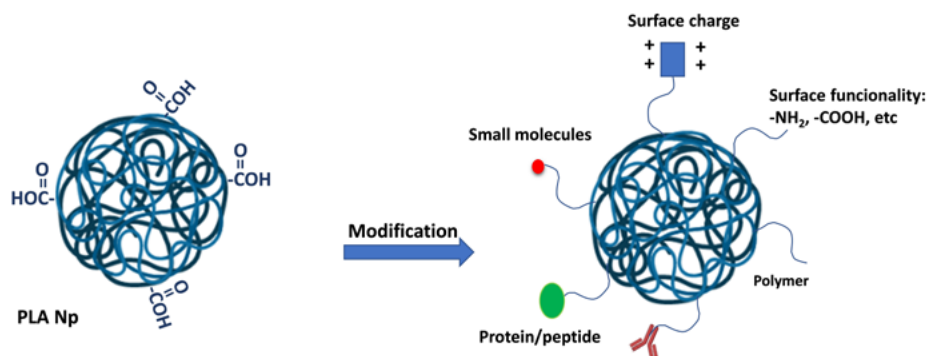


Figure 6. PLA nanoparticles surface modification

increased reaction time, and production cost (Puthumana *et al.*, 2020). PLA-based copolymers can be of “block” or “graft” architecture. The PLA needs to have at least one reactive function to obtain these blocks or graft copolymers. However, PLA has only reactive functions at its chain ends, typically alcohol and carboxylic acid functions (Coudane *et al.*, 2022). The copolymer properties depend on the copolymerization method, the structure of the block copolymer, and the different comonomers added. PLA-polyglycolide and PLA-polyethylene glycol are the most widely used synthetic biodegradable polymer for biomedical applications (DeStefano *et al.*, 2020; Palacio *et al.*, 2011).

PLA modification with PEG

Polyethylene glycol (PEG) or polyethylene oxide (PEO) is a non-ionic hydrophilic polyether (Figure 8). PEG is biocompatible, presents low immunogenicity, and is soluble in water and organic solvents. After its administration, it is eliminated from the body through the kidneys (Harris, 1992).

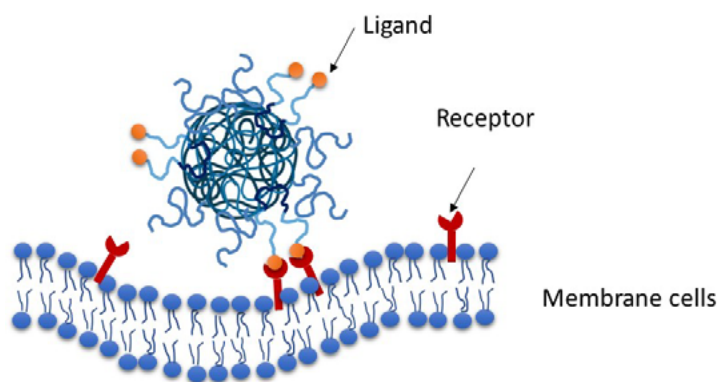


Figure 7. Active targeting: Nps interacting with specific targets on the surface of cells (ligand-receptor)

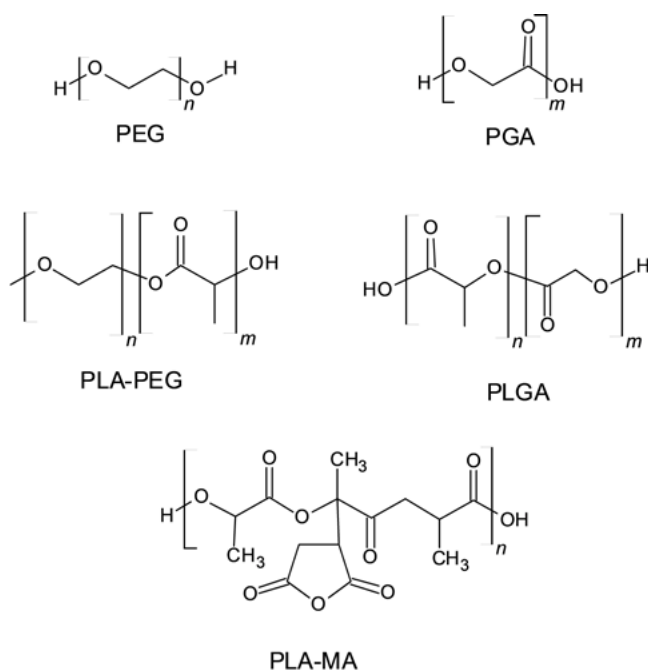


Figure 8. Chemical structure of PEG, PGA polymers, PLA-PEG, PLGA, and PLA-MA copolymers

PLA can be copolymerized with PEG by bulk chemical modification using its carboxyl and hydroxyl groups. In PLA-PEG copolymer, the hydrophilic/hydrophobic molar ratio can affect colloidal stability, degradation, release profiles, particle size, and encapsulation efficiency (Xiao *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2010). The physical properties of different commercially available forms, such as the degree of crystallinity and the molecular weight (M_w), influence the chemical composition and structure of PLA (Xiao *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2010).

Nanocarriers have different morphologies. For instance, those prepared from copolymers such as PLA-PEG can exhibit nanostructures such as micelles, nanoparticles, or vesicles, due to their amphiphilic nature. Specifically, it has been reported that the different arrangements mentioned above can be obtained depending on the fraction of PEG in the copolymer (Ahmed & Discher, 2004; Tang & Pikal, 2004). Additionally, the hydrophilic/hydrophobic ratio can influence the particle size of the nanocarriers, the colloidal stability, biodistribution, and drug release, and even the PEG crown conformation (Palacio *et al.*, 2016a; Riley *et al.*, 1999; Vllasaliu *et al.*, 2014; Xiao *et al.*, 2010). Diblock copolymers with small hydrophilic block PEG (PEG volume fraction, $f_{EO} < 20\%$) and large PLA MW blocks exhibit a strong propensity for sequestering their immobile hydrophobic blocks into solid-like particles. An increased f_{EO} of 20–42% generally shifts the assembly towards more fluid-like vesicles or other ‘‘loose’’ micellar architectures. However, for $f_{EO} > 42\%$ micelles are obtained generally (Ahmed & Discher, 2004).

Nanoparticles can be rapidly removed from the circulation in the body by the reticuloendothelial system (RES). This removal is dictated by the absorption of plasma proteins (opsonins) on the surface of the NPs, which leads to the recognition and sequestration by the Kupffer cells in the liver and macrophages in the spleen. The short circulation time of these systems limits their ability to reach the targeted tissue and their effectiveness. PEG incorporation on the surface of PLA NPs confers them with stealth properties by creating a hydrophilic steric barrier that delays opsonization and rapid recognition by the RES. The effects of PEGylation are highly dependent on the PEG molecular weight, polymer chain architecture, and surface density of the PEG coating, which leads to transitions in PEG conformations (‘‘mushroom’’ or ‘‘brush’’) at the surface (Figure 9). There is a consensus that stealth properties can be achieved by coating with a high-density PEG with MW ranging from 2K to 10K using a brush regime (Betancourt *et al.*, 2009; Perry *et al.*, 2012; Tobío *et al.*, 2000; Vllasaliu *et al.*, 2014).

PLA modification with PGA

The modification by copolymerization of lactic acid with glycolic acid to obtain poly(D, L-lactide-co-glycolide) (PLGA) produces a linear copolymer (Figure 8). This modification improves biodegradability and lowers the PLA melting point. There are several ways to

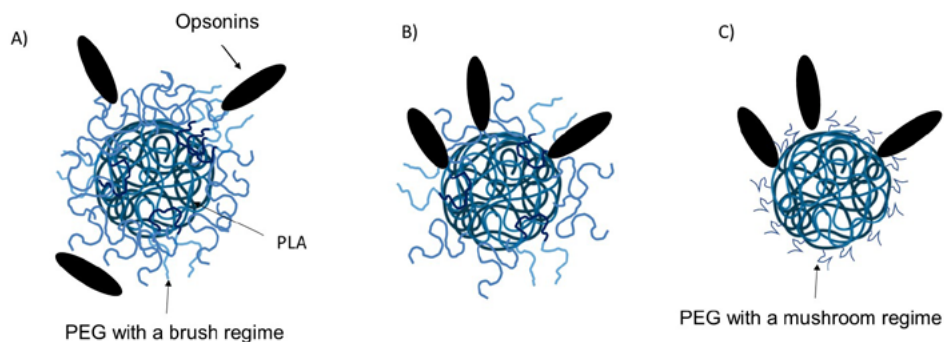


Figure 9. Effect of PEG surface density and its conformation on the opsonization process: **A)** opsonization is not possible at higher surface density using a brush regime for PEG conformations; **B)** opsonization occurs when density is low, and **C)** mushroom regime for PEG conformations

obtain PLGA (Lu *et al.*, 2023). PLGA of low molecular weight (LMW) is obtained by polycondensation of lactide and glycolide acid at a temperature above 120°C. PLGA of high molecular weight can be obtained by using ring-opening polymerization with a metal catalyst (stannous octoate) (Tabatabaei Mirakabad *et al.*, 2014).

PLGA is an FDA-approved biomaterial characterized by its stability, biocompatibility, and biodegradability. Its non-immunogenic and non-toxic degradation residues make it an ideal choice for drug delivery systems. PLGA is one of the most widely used biodegradable polymers in the development of drug delivery systems. In the body, it undergoes hydrolysis to produce the lactic and glycolic acid biodegradable metabolite monomers, which are easily metabolized in the body via the Krebs cycle producing carbon dioxide and water (Hoyos-Ceballos *et al.*, 2018; Kumari *et al.*, 2010; Pourtalebi-Jahromi *et al.*, 2020; Tabatabaei Mirakabad *et al.*, 2014).

Hoyos-Ceballos *et al.* (2020) prepared PLGA nanoparticles modified with the blood-brain barrier (BBB) penetrating peptide angiopep-2 (Ang-2) used as a promising active brain-targeting drug delivery system. The accumulation of brain NPs was confirmed through *in vivo* analysis evidencing the localization of this kind of Nps within the brain cells and their accumulation in different brain areas such as the cortex and hippocampus. This kind of nanoparticle is a potential alternative for the treatment of brain diseases (Hoyos-Ceballos *et al.*, 2020).

PLGA sequence has a significant impact on its degradation rate. Randomly sequenced PLGA degrades quicker than sequenced ones. Moreover, the degradation rate can be modulated by changing the PLA and PGA ratio and the molecular weight.

Lactide is more hydrophobic than glycolide. Employing higher proportions of glycolic acid results in increased hydrophilicity and, hence, the increased degradation rate of the nanoparticle formulation. One exception is the co-polymer with a 50:50 glycolic/lactic acid ratio, which has the fastest degradation rate (half-life $[t_{1/2}]$ about 2 weeks) among PLGA due to the amorphous nature of PLGA 50:50 (Gagliardi *et al.*, 2021).

Grafting of maleic anhydride (MA) on PLA

The use of maleic anhydride grafting (Figure 8) to modify PLA is an excellent alternative due to the high activity of the anhydride group, its low toxicity, and cost-effectiveness (Pan *et al.*, 2005; Orozco *et al.*, 2013). The chemical conjugation of MA with PLA (PLA-g-MA) to improve the covalent conjugation with ovalbumin (OVA) was done via amide linkages between the carboxylic groups of the nanoparticles activated with 1-ethyl-3-(3-dimethyl aminopropyl) carbodiimide and the amino groups of the protein. The PLA-g-MA nanoparticles increased the amount of conjugated OVA by 36 wt% compared to PLA NPs (Orozco *et al.*, 2013).

PLA blending

Blending PLA with other polymers offers convenient options to improve associated properties or to generate novel PLA polymers/blends for target applications. A variety of PLA blends have been explored for various biomedical applications, such as drug delivery. By varying the ratios of PLA polymers/blends, a range of properties, such as drug loading, particle size, and release profiles, can be controlled. Blending eliminates the requirement to develop new polymers or copolymers and can tailor a material with the desired properties via a thermodynamically driven mixing of two or more polymers. Polymer blending provides a faster and more economical means to alter or enhance the properties of a polymer (Nyamweya, 2021; Singhvi *et al.*, 2019). Unfortunately, PLA-based blends exhibit an insufficient performance because the blended polymers are often thermodynamically immiscible, resulting in poor compatibility between the blended components (Coudane *et al.*, 2022; Park *et al.*, 1992).

Palacio *et al.* (2016) prepared PLA/PEG nanoparticles of 100 nm using the adsorption method and an amphiphilic, non-toxic surfactant of the Pluronic® family (Figure S5, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/view/1770/93>). The

Pluronic® surfactants are triblock copolymers with a central lipophilic PPO block bonded to two hydrophilic PEO blocks. This surfactant characteristic confers colloidal stability to the NPs, even in simulated gastric fluids, due to the good hydrophobic interaction between PLA and the PPO middle block. Therefore, these nanoparticles are suitable for encapsulating hydrophobic active principles with good load capacity and delivering them via oral administration. The hydrophilic/hydrophobic balance of the PLA/PEG NPs can be easily modulated by varying the hydrophilic-lipophilic balance (HLB) of the Pluronic® (Palacio *et al.*, 2016b).

Hoyos-Ceballos *et al.* (2018) prepared nanoparticles of poly(lactic-co-glycolic acid) and Pluronic® F127 (PLGA/PF127) to encapsulate epigallocatechin gallate (EGCG). This polyphenol has shown great therapeutic potential in different diseases such as cancer, diabetes, and neurodegenerative diseases. However, the limitations imposed by its low stability and rapid systemic elimination lessen their bioavailability and therapeutic efficacy. Remarkably, EGCG encapsulated in PLGA/PF127 NPs was found to prevent rotenone-induced ROS generation, loss of mitochondrial membrane potential, and DNA fragmentation in nerve-like cells (Hoyos-Ceballos *et al.*, 2018).

Conclusions

Poly(lactic acid) (PLA) is one of the most popular biopolymers. It can be synthesized from various renewable resources and methods. It is biodegradable and has shown potential as a biomaterial in many medical applications, such as controlled drug delivery, tissue engineering, and various medical implements. Advances in polymer chemistry encourage the study of its application in vaccines or combined chemotherapy and immunotherapy by delivering drugs and specific antibodies together for specific diseases. Today, nanomedicine has made great advances in the development of vaccines and in the treatment of various diseases, especially cancer. PLA nanoparticles offer great opportunities for succeeding in these developments.

Supplementary material

See the supplementary material in <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1770/93>

Conflicts of interest

The authors have no conflict of interest.

Author contributions

BLL and JP conceived the review and drafted the original manuscript. BLL supervised the study. Both authors approved the final manuscript.

References

- Ahmed, F., Discher, D. E. (2004). Self-porating polymersomes of PEG-PLA and PEG-PCL: hydrolysis-triggered controlled release vesicles. *Journal of Controlled Release*, 96, 37-53. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.jconrel.2003.12.021>
- Ali, W., Ali, H., Gillani, S., Zinck, P., Souissi, S. (2023). Poly(lactic acid) synthesis, biodegradability, conversion to microplastics and toxicity: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 21, 1761-1786. <https://doi.org/10.1007/s10311-023-01564-8>
- Auras, R. A., Lim, L. T., Selke, S. E. M., Tsuji, H. (2011). Poly(lactic acid): Synthesis, Structures, Properties, Processing, and Applications. Wiley. https://books.google.com.co/books?id=UBUdo_mbr6AC
- Balla, E., Daniilidis, V., Karlioti, G., Kalamas, T., Stefanidou, M., Bikiaris, N. D., Vlachopoulos, A., Koumentakou, I., Bikiaris, D. N. (2021). Poly(lactic Acid): A Versatile Biobased Polymer for the Future with Multifunctional Properties-From Monomer Synthesis, Polymerization Techniques and Molecular Weight Increase to PLA Applications. *Polymers*, 13(11), 1822. <https://doi.org/10.3390/polym13111822>

- Betancourt, T., Byrne, J. D., Sunaryo, N., Crowder, S. W., Kadapakkam, M., Patel, S., Casciato, S., Brannon-Peppas, L.** (2009). PEGylation strategies for active targeting of PLA/PLGA nanoparticles. *Journal of Biomedical Materials Research, Part A*, 91(1), 263-276. <https://doi.org/10.1002/jbm.a.32247>
- Casalini, T.** (2017). 3 - Bioresorbability of polymers: Chemistry, mechanisms, and modeling. In G. Perale & J. B. T.-B. P. for B. A. Hilborn (Eds.), *Bioresorbable Polymers for Biomedical Applications* (pp. 65–83). Woodhead Publishing. <https://doi.org/doi.org/10.1016/B978-0-08-100262-9.00003-3>
- Casalini, T., Rossi, F., Castrovinci, A., Perale, G.** (2019). A Perspective on Poly(lactic Acid)-Based Polymers Use for Nanoparticles Synthesis and Applications. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 7, 259. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2019.00259>
- Coudane, J., Van Den Berghe, H., Mouton, J., Garric, X., Nottelet, B.** (2022). Poly(Lactic Acid)-Based Graft Copolymers: Syntheses Strategies and Improvement of Properties for Biomedical and Environmentally Friendly Applications: A Review. *Molecules*, 27(13), 4135. <https://doi.org/10.3390/molecules27134135>
- Cunha, B., Bahú, J., Xavier, L., Crivellin S, de Souza, S., Lodi, L., Jardini, A., Filho, R., Schiavon, M., Concha, V., Severino, P., Souto, E.** (2022). Lactide: Production Routes, Properties, and Applications. *Bioengineering*, 7(9), 164. <https://doi.org/10.3390/bioengineering9040164>
- DeStefano, V., Khan, S., Tabada, A.** (2020). Applications of PLA in modern medicine. *Engineered Regeneration*, 1, 76-87. <https://doi.org/10.1016/j.engreg.2020.08.002>
- Dijkstra, P. J., Du, H., Feijen, J.** (2011). Single site catalysts for stereoselective ring-opening polymerization of lactides. *Polymer Chemistry*, 2(3), 520-527. <https://doi.org/10.1039/COPY00204F>
- Fukushima, K., Nozaki, K.** (2020). Organocatalysis: A Paradigm Shift in the Synthesis of Aliphatic Polyesters and Polycarbonates. *Macromolecules*, 53(13), 5018-5022. <https://doi.org/10.1021/acs.macromol.0c00582>
- Gagliardi, A., Giuliano, E., Venkateswararao, E., Fresta, M., Bulotta, S., Awasthi, V., Cosco, D.** (2021). Biodegradable Polymeric Nanoparticles for Drug Delivery to Solid Tumors. *Frontiers in Pharmacology*, 12, 1-24. <https://doi.org/10.3389/fphar.2021.601626>
- Garlotta, D.** (2001). A Literature Review of Poly(Lactic Acid). *Journal Polymers Environmental*, 9, 63-84. <https://doi.org/10.1023/a:1020200822435>
- Harris, J.M.** (Editor). (1992). *Poly(Ethylene Glycol) Chemistry. Biotechnical and Biomedical Applications*. Springer New York, NY. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0703-5>
- Hoyos-Ceballos, G. P., Ruozi, B., Ottonelli, I., Da Ros, F., Vandelli, M. A., Forni, F., Daini, E., Vilella, A., Zoli, M., Tosi, G., Duskey, J. T., López-Osorio, B. L.** (2020). PLGA-PEG-Ang-2 nanoparticles for blood-brain barrier crossing: Proof-of-concept study. *Pharmaceutics*, 12 (1), 111. <https://doi.org/10.3390/pharmaceutics12010072>
- Hoyos-Ceballos, G. P., Sánchez-Giraldo, V., Mendivil-Perez, M., Jiménez-Del Río, M., Sierra-García, L., Vélez-Pardo, C., López-Osorio, B. L.** (2018). Design of epigallocatechin gallate loaded PLGA/PF127 nanoparticles and their effect upon an oxidative stress model. *Journal of Drug Delivery Science and Technology*, 48, 152–160. <https://doi.org/10.1016/j.jddst.2018.09.010>
- Hu, Y., Daoud, W. A., Cheuk, K. K. L., Lin, C. S. K.** (2016). Newly Developed Techniques on Polycondensation, Ring-Opening Polymerization and Polymer Modification: Focus on Poly(Lactic Acid). *Materials*, 9(3), 133. <https://doi.org/10.3390/ma9030133>
- Jem, K. J., Tan, B.** (2020). The development and challenges of poly (lactic acid) and poly (glycolic acid). *Advanced Industrial and Engineering Polymer Research*, 3(2), 60-70. <https://doi.org/10.1016/j.aiepr.2020.01.002>
- Khalid, M., El-Sawy, H. S.** (2017). Polymeric nanoparticles: Promising platform for drug delivery. *International Journal of Pharmaceutics*, 528, 675-691. <https://doi.org/10.1016/j.ijpharm.2017.06.052>
- Kumari, A., Yadav, S. K., Yadav, S. C.** (2010). Biodegradable polymeric nanoparticles-based drug delivery systems. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 75(1), 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2009.09.00>
- Li, X., Lin, Y., Liu, M., Meng, L., Li, C.** (2023). A review of research and application of polylactic acid composites. *Journal of Applied Polymer Science*, 140(7), e53477. <https://doi.org/10.1002/app.53477>

- Li, Y., Qiang, Z., Chen, X., Ren, J. (2019). Understanding thermal decomposition kinetics of flame-retardant thermoset polylactic acid. *RSC Advances*, 9(6), 3128-3139. <https://doi.org/10.1039/C8RA08770A>
- Lohmeijer, B. G. G., Pratt, R. C., Leibfarth, F., Logan, J. W., Long, D. A., Dove, A. P., Nederberg, F., Choi, J., Wade, C., Waymouth, R. M., Hedrick, J. L. (2006). Guanidine and Amidine Organocatalysts for Ring-Opening Polymerization of Cyclic Esters. *Macromolecules*, 39(25), 8574-8583. <https://doi.org/10.1021/ma0619381>
- Lu, Y., Cheng, D., Niu, B., Wang, X., Wu, X., Wang, A. (2023). Properties of Poly (Lactic-co-Glycolic Acid) and Progress of Poly(Lactic-co-Glycolic Acid)-Based Biodegradable Materials in Biomedical Research. *Pharmaceuticals*, 16, 454. <https://doi.org/10.3390/ph16030454>
- Montané, X., Montornes, J. M., Nogalska, A., Olkiewicz, M., Giamberini, M., Garcia-Valls, R., Badia-Fabregat, M., Jubany, I., Tylkowski, B. (2020). Synthesis and synthetic mechanism of Polylactic acid. *Physical Sciences Reviews*, 5(12), 20190102. <https://doi.org/doi:10.1515/psr-2019-0102>
- Nyamweya, N. N. (2021). Applications of polymer blends in drug delivery. *Future Journal of Pharmaceutical Sciences*, 7(1), 1-15. <https://doi.org/10.1186/s43094-020-00167-2>
- Orozco, V.H., Palacio, J., Sierra, J., López, B. L. (2013). Increased covalent conjugation of a model antigen to poly(lactic acid)-g-maleic anhydride nanoparticles compared to bare poly(lactic acid) nanoparticles. *Colloid and Polymer Science*, 291(12), 2775-2781. <https://doi.org/10.1007/s00396-013-3023-9>
- Orozco, V. H., Vargas, A. F., López, B. L. (2007). Study of the Polymerization Kinetic of Lactic Acid. *Macromolecular Symposia*, 258, 45-52. <https://doi.org/10.1002/masy.200751206>
- Palacio, J., Agudelo, N. A., López, B. L. (2016a). PEGylation of PLA nanoparticles to improve mucus-penetration and colloidal stability for oral delivery systems. *Current Opinion in Chemical Engineering*, 11, 14-19. <https://doi.org/10.1016/j.coche.2015.11.006>
- Palacio, J., Agudelo, N. A., López, B. L. (2016b). PLA/Pluronic® nanoparticles as potential oral delivery systems: Preparation, colloidal and chemical stability, and loading capacity. *Journal of Applied Polymer Science*, 133(33), 43828. <https://doi.org/10.1002/app.43828>
- Palacio, J., Orozco, V. H., López, B. L. (2011). Effect of the molecular weight on the physicochemical properties of poly(lactic acid) nanoparticles and on the amount of ovalbumin adsorption. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 22(12), 2304-2311.
- Park, T. G., Cohen, S., Langer, R. (1992). Poly(L-lactic acid)/Pluronic blends: characterization of phase separation behavior, degradation, and morphology and use as protein-releasing matrixes. *Macromolecules*, 25, 116-122. <https://doi.org/10.1021/ma00027a019>
- Perry, J. L., Reuter, K. G., Kai, M. P., Herlihy, K. P., Jones, S. W., Luft, J. C., Napier, M., Bear, J. E., DeSimone, J. M. (2012). PEGylated PRINT nanoparticles: the impact of PEG density on protein binding, macrophage association, biodistribution, and pharmacokinetics. *Nano Letters*, 12(10), 5304-5310. <https://doi.org/10.1021/nl302638g>
- Pinto Reis, C., Neufeld, R. J., Ribeiro, A. J., Veiga, F. (2006). Nanoencapsulation I. Methods for preparation of drug-loaded polymeric nanoparticles. *Nanomedicine Nanotechnology Biology Medicine*, 2, 8-21. <https://doi.org/10.1016/j.nano.2005.12.003>
- Pourtalebi Jahromi, L., Ghazali, M., Ashrafi, H., Azadi, A. (2020). A comparison of models for the analysis of the kinetics of drug release from PLGA-based nanoparticles. *Heliyon*, 6(2), 03451. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03451>
- Puthumana, M., Santhana Gopala Krishnan, P., Nayak, S. K. (2020). Chemical modifications of PLA through copolymerization. *International Journal of Polymer Analysis and Characterization*, 25(8), 634-648. <https://doi.org/10.1080/1023666X.2020.1830650>
- Rasal, R. M., Janorkar, A. V., Hirt, D. E. (2010). Poly(lactic acid) modifications. *Progress in Polymer Science*, 35(3), 338-356. <https://doi.org/10.1016/j.progpolymsci.2009.12.003>
- Riley, T., Govender, T., Stolnik, S., Xiong, C. D., Garnett, M. C., Illum, L., Davis, S. S. (1999). Colloidal stability and drug incorporation aspects of micellar-like PLA-PEG nanoparticles. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 16, 147-159. [https://doi.org/10.1016/S0927-7765\(99\)00066-1](https://doi.org/10.1016/S0927-7765(99)00066-1)
- Roberto, S., Andrea, M., Fiorenza, S., Fortunato G. E., Marco, M. (2019). Degradation and Recycling of Films Based on Biodegradable Polymers: A Short Review. *Polymers*, 11 (4), 651. <https://doi.org/10.3390/polym11040651>
- Singh, R., Sharma, R., Shaqib, M., Sarkar, A., Chauhan, K. D. (2021). Chapter 10 - *Biodegradable polymers as packaging materials* (S. Thomas, S. Gopi, & A. B. T.-B. and their I. A. Amalraj, Eds.; pp. 245-259). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819240-5.00010-9>

- Singhvi, M. S., Zinjarde, S. S., Gokhale, D. V.** (2019). Polylactic acid: synthesis and biomedical applications. *Journal of Applied Microbiology*, *127*(6), 1612-1626. <https://doi.org/10.1111/jam.14290>
- Tabatabaei Mirakabad, F. S., Nejati-Koshki, K., Akbarzadeh, A., Yamchi, M. R., Milani, M., Zarghami, N., Zeighamian, V., Rahimzadeh, A., Alimohammadi, S., Hanifehpour, Y., Joo, S. W.** (2014). PLGA-based nanoparticles as cancer drug delivery systems. *Asian Pacific Journal of Cancer Prevention*, *15*(2), 517-535. <https://doi.org/10.7314/apjcp.2014.15.2.517>
- Tang, X., Pikal, M.** (2004). Design of Freeze-Drying Processes for Pharmaceuticals: Practical Advice. *Pharmaceutical Research*, *21*, 191-200. <https://doi.org/10.1023/b:pham.0000016234.73023.75>
- Tobío, M., Sánchez, A., Vila, A., Soriano, I., Evora, C., Vila-Jato, J., Alonso, M.** (2000). The role of PEG on the stability in digestive fluids and in vivo fate of PEG-PLA nanoparticles following oral administration. *Colloids and Surfaces. B, Biointerfaces*, *18*(3-4), 315-323. [https://doi.org/10.1016/s0927-7765\(99\)00157-5](https://doi.org/10.1016/s0927-7765(99)00157-5)
- Vllasaliu, D., Fowler, R., Stolnik, S.** (2014). PEGylated nanomedicines: recent progress and remaining concerns. *Expert Opinion on Drug Delivery*, *11*(1), 139-154. <https://doi.org/10.1517/17425247.2014.866651>
- Xiao, R. Z., Zeng, Z. W., Zhou, G. L., Wang, J. J., Li, F. Z., Wang, A. M.** (2010). Recent advances in PEG-PLA block copolymer nanoparticles. *International Journal of Nanomedicine*, *5*, 1057-1065. <https://doi.org/10.2147/IJN.S14912>
- Yang, L., El Ghzaoui, A., Li, S.** (2010). In vitro degradation behavior of poly(lactide)-poly(ethylene glycol) block copolymer micelles in aqueous solution. *International Journal of Pharmaceutics*, *400* (1-2), 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.ijpharm.2010.08.037>

Original article

Design, synthesis, and electrochemical studies of a new [60] fullerene pyrrolidine as a precursor for the construction of supramolecular systems

Diseño, síntesis y estudios electroquímicos de una nueva [60] fullero pirrolidina como precursora para la construcción de sistemas supramoleculares

✉ Gabriel Martínez¹, ✉ Christian C. Carmona-Vargas¹, ✉ Manuel N. Chaur^{1,2,*}

¹ Departamento de Química, Universidad del Valle, Cali, Colombia

² Centro de Excelencia en Nuevos Materiales (CENM), Universidad del Valle, Cali, Colombia

Abstract

One of the challenges in fullerene chemistry is to prepare derivatives soluble in common solvents to study their chemical and physical properties in solution. In this context, a new highly soluble fullerene adduct was synthesized by the cycloaddition of a hydrazone-aldehyde derivative, which is prepared from the condensation of pyridincarboxaldehyde and pyridinhydrazone derivatives, and C₆₀ in the presence of *N*-octyl glycine. The hydrazone derivative acting as a 1,3-dipole and [60] fullerene as a dipolarophile yielded adduct **7** with a 32% yield. The synthesized compounds were characterized by nuclear magnetic resonance (NMR) spectroscopy (¹H, ¹³C, and COSY), elemental analysis, and mass spectrometry. The electronic properties of the fullerene adduct **7** were analyzed by UV-Vis spectroscopy in toluene and compared to those of [60]fullerene. The electrochemical properties of the fulleropyrrolidine were studied using cyclic and square wave voltammetry in tetrahydrofuran (THF) showing three reduction peaks at -1.11, -1.70, and -2.28 V, which are cathodically shifted when compared to [60]fullerene.

Keywords: Fullerenes; Hydrazones; Pyrrolidine [60]fullerene; Cyclic voltammetry.

Resumen

Uno de los retos en la química de fullerenos es preparar derivados solubles en solventes comunes para estudiar sus propiedades químicas y físicas en solución. En tal sentido, se sintetizó un nuevo aducto de fullereno altamente soluble mediante la cicloadición de un derivado hidrazona-aldehído, el cual se prepara a partir de la condensación de derivados de piridincarboxaldehído y piridinhidracina, y el C₆₀ en presencia de *N*-octilglicina. El derivado de hidrazona actúa como 1,3-dipolo y el [60]fullereno como dipolarófilo, obteniéndose el aducto **7** con un rendimiento del 32 %. Los precursores sintetizados se caracterizaron mediante espectroscopía de resonancia magnética nuclear (RMN) (¹H, ¹³C), en tanto que el derivado hidrazona y la fulleropirrolidina se analizaron también por RMN-COSY, análisis elemental y espectrometría de masas. Las propiedades electrónicas del aducto de fullereno **7** se analizaron mediante espectroscopía UV-Vis en tolueno y se compararon con las del [60]fullereno. Las propiedades electroquímicas de la fulleropirrolidina se estudiaron mediante voltamperometría cíclica y de onda cuadrada en tetrahidrofurano (THF), lo que mostró tres picos de reducción a -1,11, -1,70 y -2,28 V desplazados catódicamente en comparación con el [60]fullereno.

Palabras clave: Fullerenos; Hidrazonas; Fulleropirrolidina; Voltamperometría cíclica.

Citation: Martínez G, Carmona-Vargas CC, Chaur MN. Design, synthesis, and electrochemical studies of a new [60] fullerene pyrrolidine as a precursor for the construction of supramolecular systems. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)668-677, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/racefyn.1903>

Editor: Carmenza Duque Beltrán

***Corresponding autor:**

Manuel N. Chaur;
manuel.chaur@correounivalle.edu.co

Received: April 10, 2023

Aceptado: July 31, 2023

Published on line: August 22, 2023



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

Introduction

Fullerenes, and especially [60]fullerene, have attracted great interest in the scientific community since their discovery by R. R. Curl, H. W. Kroto y R. E. Smalley in 1985 (Kroto *et al.*, 1985) and the development of large-scale methods to obtain them (Krätschmer *et al.*, 1990). These carbon allotropes exhibit very interesting photophysical and electrochemical properties, including low reorganization energy, the ability to reversibly accept up to six electrons, easily excited by low-energy light, and high electron affinities, among others (Acquah *et al.*, 2017). These properties have motivated synthetic chemists and materials scientists to design and prepare new fullerene derivatives that can be potentially used in different fields from medicine to molecular electronics (Taylor *et al.*, 1993; Hirsch *et al.*, 2005; Bakry, *et al.*, 2007; Page *et al.*, 2014).

On the other hand, hydrazones are a family of compounds incorporating in their structure the $R_1-C=N-NH-R_2$ moiety. They can undergo configurational dynamics by photochemical and thermal *E/Z* isomerization and form complexes with transition metals (Chaur *et al.*, 2011). Besides, the relative ease of the synthetic routes and the capacity to change its structure with different substituents are properties that have been explored in areas such as supramolecular chemistry, metal-organic structured materials, dynamic combinatorial, and cation and anion detection, among others (Galindo-Betancourth *et al.*, 2022).

Previously our research group reported the synthesis of a pyrrolidino[60]fullerene derivative with a hydrazone group in its structure (Romero *et al.*, 2017). However, the low solubility of this molecule in common organic solvents prevented the study of the photophysical and electrochemical properties. Hence, here we report the synthesis of a new pyrrolidino[60]fullerene derivative, highly soluble in different organic solvents, that exhibits the photophysical and electrochemical properties of [60] fullerene and the previously reported characteristics of the hydrazones. Given its high solubility in common organic solvents, the fulleropyrrolidine, reported herein for the first time, will allow the study of coordination properties for the self-assembly of components in supramolecular systems with a prospective in molecular electronics.

Experimental section

All starting reagents for the synthesis of the reported compounds were purchased from Sigma–Aldrich, Merck, and Alfa Aesar (USA) and were used without further purification. Reactions were monitored by TLC using silica gel 60F 254 plates with a 0.2 mm thickness (Merck) and manually revealed with a UV lamp Spectroline Series E with two wavelengths (254 and 365). 1H , ^{13}C NMR spectra were taken in a Bruker UltraShield 400 MHz instrument using as solvents $DMSO-d_6$ and $CDCl_3$ according to the case. Matrix-assisted laser desorption/ionization time-of-flight mass spectrometry (MALDI-TOF-MS) was conducted in positive mode. Ultraviolet spectra were taken in a UV-Vis Jasco V-730 spectrophotometer. The electrochemical study was registered in voltammograms in a potentiostat (model PGSTAT302N, Methrom Autolab).

6-(hydroxymethyl)-2-pyridinecarboxaldehyde (2). MnO_2 (1.26 g, 14.5 mmol, 5 equiv) was added to a solution of 2,6-dihydroxymethylpyridine **1** (0.40 g, 2.9 mmol, 1 equiv.) in $CHCl_3$ (10 mL) and stirred for 6 h at 60 °C. The solution was then filtrated discarding the solid, and the solvent was evaporated under reduced pressure. The resulting compound was purified using column chromatography with $CHCl_3$ obtaining MeOH 5% and yellow oil. Yield: 0.18 g, 45%. 1H NMR (400 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 9.94 (s, 1H), 8.05 (t, $J = 7.7$ Hz, 1H), 7.82 (d, $J = 7.6$ Hz, 1H), 7.77 (d, $J = 7.8$ Hz, 1H), 4.67 (s, 2H). ^{13}C NMR (101 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 194.1, 163.1, 151.7, 138.7, 125.5, 120.8, 64.2.

2-hydrazinyl-6-methylpyridine (4). A solution of 2-bromo-6-methylpyridine **3** (0.30 g, 1.75 mmol, 1 equiv.) in hydrazine monohydrate (0.85 mL, 17.5 mmol, 10 equiv.) was taken to reflux in an oil bath for 24 h under inert atmosphere. Later, the hydrazine monohydrate excess was removed under reduced pressure. The resulting solution was

treated with potassium carbonate (K_2CO_3) under stirring; the liquid phase was extracted with $CHCl_3$, and after drying the different portions, compound **4** was obtained as a white solid (0.14 g) with a 65% yield. 1H NMR (400 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 8.33 (s, 1H), 7.65 (t, $J = 7.7$ Hz, 1H), 7.44 (d, $J = 7.8$ Hz, 1H), 7.31 (d, $J = 7.5$ Hz, 1H), 4.01 (s, 1H), 3.18 (s, 1H), 2.46 (s, 3H). ^{13}C NMR (101 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 140.2, 125.5, 123.2, 79.7, 63.6, 24.0.

(E)-6-hydroxymethyl-2-pyridinecarboxaldehyde-2'-pyridyl-6'-methylhydrazone (5). A solution **2** (0.10 g, 0.7 mmol, 1 equiv.) in ethanol (5 mL) was added to a solution of **4** (0.09 g, 0.7 mmol, 1 equiv.) in ethanol (1 mL). The resulting yellow precipitate was decanted and recrystallized from ethanol to obtain the product as a light-yellow solid (0.15 g) with an 85% yield. 1H NMR (400 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 11.11 (s, 1H), 8.01 (s, 1H), 7.81 (d, $J = 5.6$ Hz, 2H), 7.57 (t, $J = 7.8$ Hz, 1H), 7.38 (dd, $J = 5.6, 3.1$ Hz, 1H), 7.11 (d, $J = 8.2$ Hz, 1H), 6.69 (d, $J = 7.3$ Hz, 1H), 5.45 (t, $J = 5.9$ Hz, 1H), 4.57 (d, $J = 4.8$ Hz, 2H), 2.36 (s, 3H). ^{13}C NMR (101 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 162.0, 156.7, 153.8, 139.5, 138.9, 137.4, 119.6, 117.4, 115.1, 103.9, 64.6, 24.1.

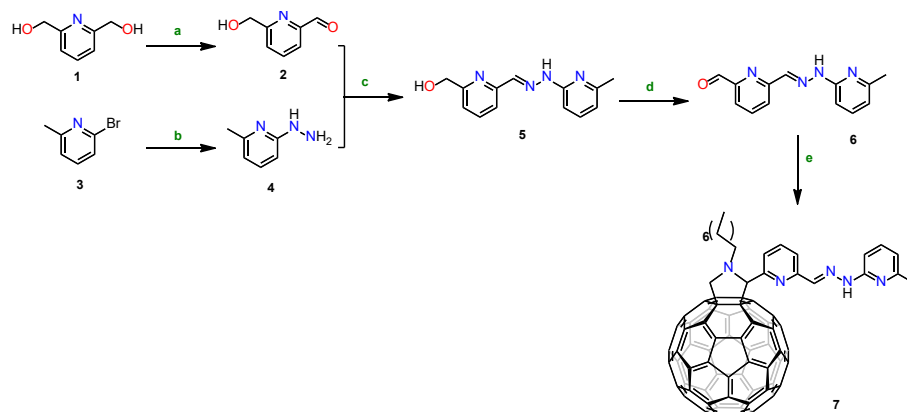
(E)-6-carboxaldehyde-2-pyridinecarboxaldehyde-2'-pyridyl-6'-methylhydrazone (6). MnO_2 (0.04 g, 0.4 mmol, 2 equiv.) was added to a solution of **5** (0.05 g, 0.2 mmol, 1 equiv.) in $CHCl_3$ (20 mL) and stirred for 24 h at room temperature. Then, more MnO_2 (0.04 g, 0.4 mmol, 2 equiv.) was added and the reaction was finished 24 h later. The resulting compound was purified using column chromatography with $CHCl_3$: MeOH 5%, obtaining an orange solid (0.02 g) with a 50% yield. 1H NMR (400 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 10.13 (s, 1H), 10.07 (s, 1H), 8.11 (d, $J = 4.3$ Hz, 1H), 8.08 (s, 1H), 7.89 – 7.85 (m, 2H), 7.62 – 7.53 (m, 1H), 6.73 (d, $J = 6.7$ Hz, 1H), 6.68 (d, $J = 7.4$ Hz, 1H), 2.43 (s, 3H). ^{13}C NMR (101 MHz, $DMSO-d_6$) δ /ppm: 193.2, 154.9, 152.4, 138.4, 138.3, 137.2, 123.8, 121.0, 116.8, 107.7, 29.7.

Pyrrolidino[60]fullerene (7). A solution of C_{60} (0.20 g, 0.28 mmol, 1 equiv.), **6** (0.26 g, 1.12 mmol, 4 equiv.), and *N*-octyl glycine (0.32 g, 1.7 mmol, 6 equiv.) in 65 mL of dry toluene was heated under reflux for 30 min under an inert atmosphere of argon and coupled to a Dean-Stark trap. After one hour, the solvent was removed under reduced pressure; the resulting dark solid was purified by column chromatography on silica gel eluting with CS_2 to remove the unreacted C_{60} and, then, using toluene: ethyl acetate 10% to give **7** as a dark brown solid (0.1 g) with 35 % yield. 1H NMR (400 MHz, $CDCl_3$) δ /ppm: 8.28 (dd, $J = 8.0, 1.2$ Hz, 1H), 8.02 (t, $J = 7.8$ Hz, 1H), 7.94 (dd, $J = 7.6, 1.2$ Hz, 1H), 7.80 (d, $J = 2.3$ Hz, 1H), 7.75 (d, $J = 9.2$ Hz, 1H), 7.25 (dd, $J = 9.2, 6.6$ Hz, 1H), 6.60 (d, $J = 6.7$ Hz, 1H), 5.42 (s, 1H), 5.15 (d, $J = 9.4$ Hz, 1H), 4.20 (d, $J = 9.4$ Hz, 1H), 3.08 (dt, $J = 11.8, 8.2$ Hz, 1H), 2.69 (dd, $J = 8.1, 4.0$ Hz, 1H), 2.31 (s, 3H), 1.37 (m, 5H), 1.30 – 1.23 (m, 8H), 0.99 – 0.88 (m, 3H). MALDI-TOF MS: m/z exp. 1086.109 ($C_{82}H_{31}N_5$, cal. 1085.270). Elemental analysis for $C_{82}H_{31}N_5$. Calculated: C 90.68%, H 2.88%, N 6.45%. Found: C 90.72%, H 2.84%, N 6.42%.

Results and discussion

Synthesis and purification of fullerene derivative (7)

Scheme 1 shows the five-step synthetic route to obtain the pyrrolidino[60]fullerene **7**. The first step implied the oxidation of the hydroxymethyl-pyridine **1** using an oxidizing agent (MnO_2), leading to the formation of the aldehyde derivative **2** with a 45% yield. On the other side, the bromide compound **3** was subjected to a nucleophilic aromatic substitution reaction using hydrazine monohydrate as solvent under reflux for 24 h. The hydrazine excess was removed under reduced pressure, and the product obtained was re-dissolved in chloroform. The resulting solution was treated with K_2CO_3 under constant stirring. The liquid phase was extracted with $CHCl_3$ and the extract was taken to dryness obtaining compound **4** as a white solid with a 65% yield. This compound showed to be sensitive to air and humidity and, therefore, used as soon as possible in the next reaction.



Scheme 1. Synthetic route to obtain the fulleropyrrolidine (7). (a) MnO_2 , CHCl_3 , r.t, 45%; (b) N_2H_4 monohydrate, reflux, 65%; (c) ethanol, reflux, 85%; (d) MnO_2 , CHCl_3 , r.t, 45%; (e) C_{60} , *N*-Octyl glycine, toluene, reflux, 35%

After obtaining compound 4, we dissolved it in ethanol and added it dropwise to an ethanolic solution of 2. Almost immediately, a yellow solid precipitated, which was then recrystallized in cold ethanol yielding compound 5 with an 85% yield as a beige solid. Subsequently, hydrazone 5 was oxidized using MnO_2 as an oxidizing agent leading to the formation of the hydrazone-aldehyde derivative 6 with a 50% yield. Compounds 2, 4 and 5 were characterized using ^1H NMR spectroscopy and revealed all the right number of characteristic signals assigned in figure 1.

Following the synthetic procedure, the next step involved the addition of hydrazone 6 to C_{60} via a Prato reaction, as previously reported (Maggini *et al.*, 1993). This functionalization of C_{60} involves a 1,3-dipolar addition of the azomethine ylide generated *in situ* by the decarboxylation of the immonium salt derived from the condensation of *N*-Octyl glycine with aldehyde 6. For this purpose, C_{60} , aldehyde 6, and *N*-Octyl glycine in toluene were taken to reflux under an inert atmosphere. Due to the symmetry of [60] fullerene, it is common to obtain multi-addition products. To avoid this, the reaction was constantly monitored by TLC, and once these sub-products were observed, it was stopped. The characteristic purple color of the [60]fullerene solution changed to a dark brown, a common observation in Prato reactions. Later, the resulting products were purified using column chromatography. Unreacted C_{60} was recovered using CS_2 and toluene: ethyl acetate 10% was used to obtain 7 as a dark brown solid with a 35% yield. This compound is soluble in chloroform, dichloromethane, tetrahydrofuran, ortho-dichlorobenzene, and toluene, among others, useful in photophysical and electrochemical studies.

Fulleropyrrolidine 7 was characterized by ^1H NMR spectroscopy (Figure 2). There were some notable changes in the aldehyde 6 spectrum, among them, the disappearance of the proton corresponding to the aldehyde group at 10.07 ppm and the presence at 7.82 ppm of the imine group proton, a well-resolved aromatic region between 7.20 and 8.02 ppm. Finally, it is important to mention the presence of the pyrrolidine ring protons as two doublets at 5.15 and 4.21 ppm and a singlet at 5.42 ppm.

To correctly assign the peaks, we carried out COSY ^1H - ^1H NMR on compound 7 (Figures 3, 4). First, we focused on the aliphatic protons in the lower frequency part of the spectrum. In Figure 3, the aliphatic chain methylene protons (H-12 in Figure 2) are labeled in red and blue circles. They appear as two double quartets at 3.10 ($J_{ab} = 8.2$ Hz, $J_{bb'} = 11.8$ Hz) and 2.70 ppm ($J_{ab} = 8.1$ Hz, $J_{bb'} = 4.0$ Hz). This multiplicity responds to the coupling with the geminal proton whose coupling constant is $J_{bb'}$, and with the methylene protons labeled in a green circle in Figure 3 (H-13 in Figure 2). The correlation of the methylene protons is highlighted with a blue dashed square in the COSY spectrum (Figure 3).

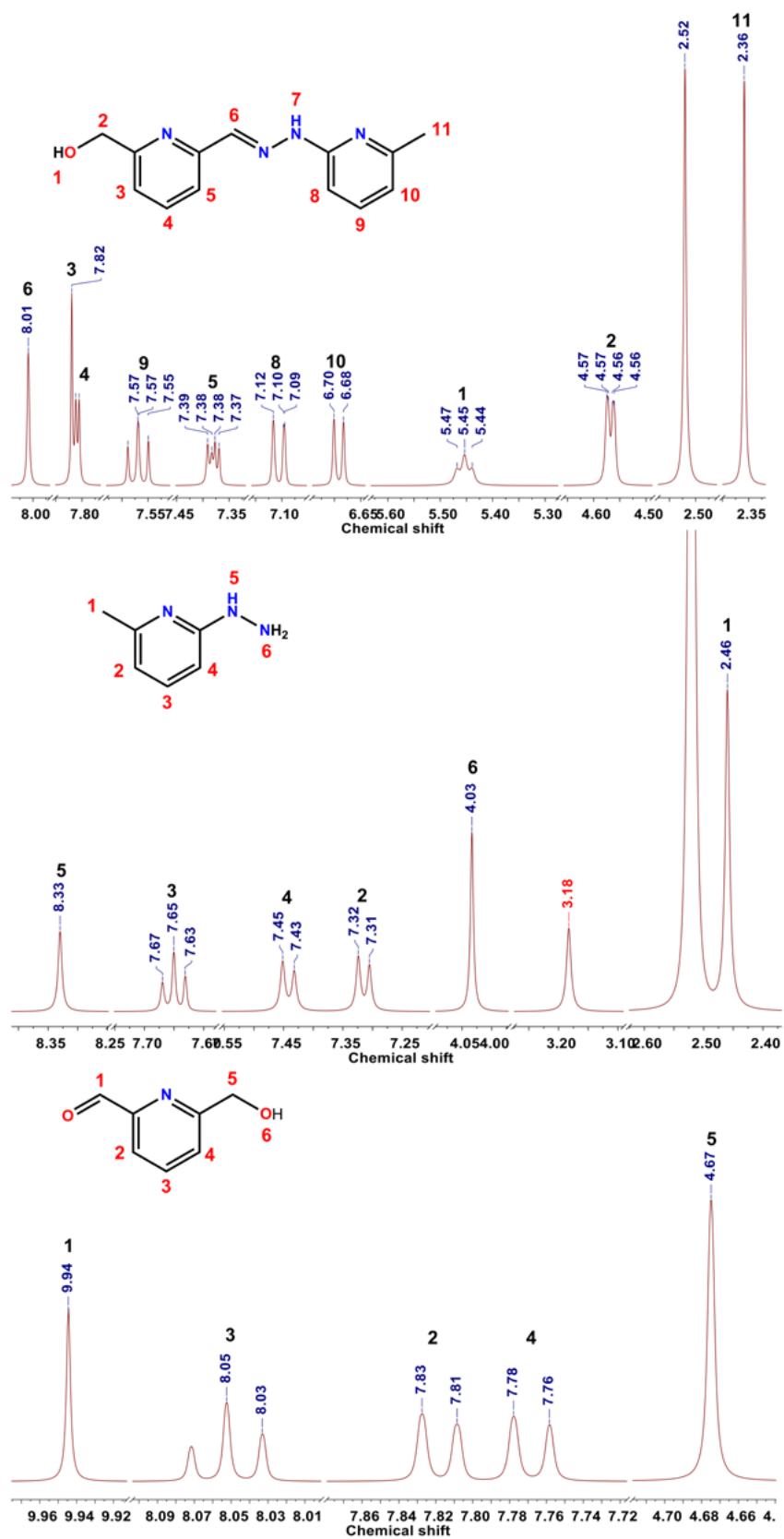


Figure 1. ^1H NMR (400 MHz) spectra expansion of compounds 2, 4, and 5 in $\text{DMSO}-d_6$

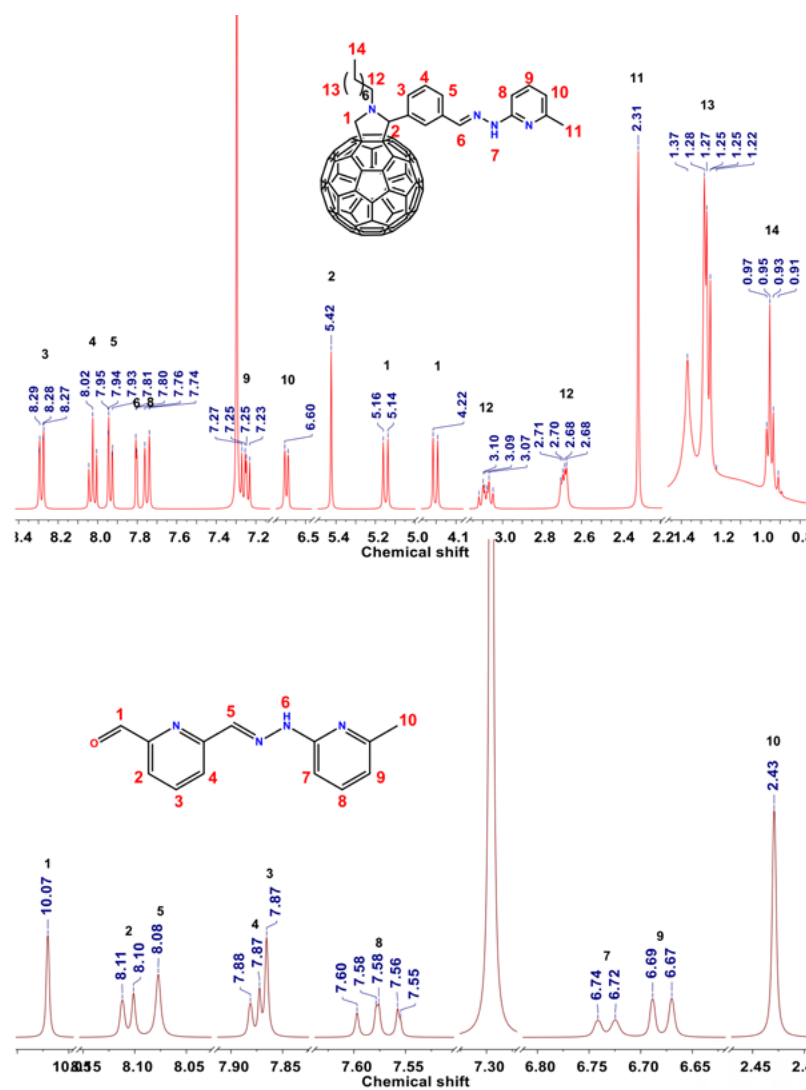


Figure 2. ¹H NMR (400 MHz) spectra expansion of compounds 6 and 7 in CDCl₃

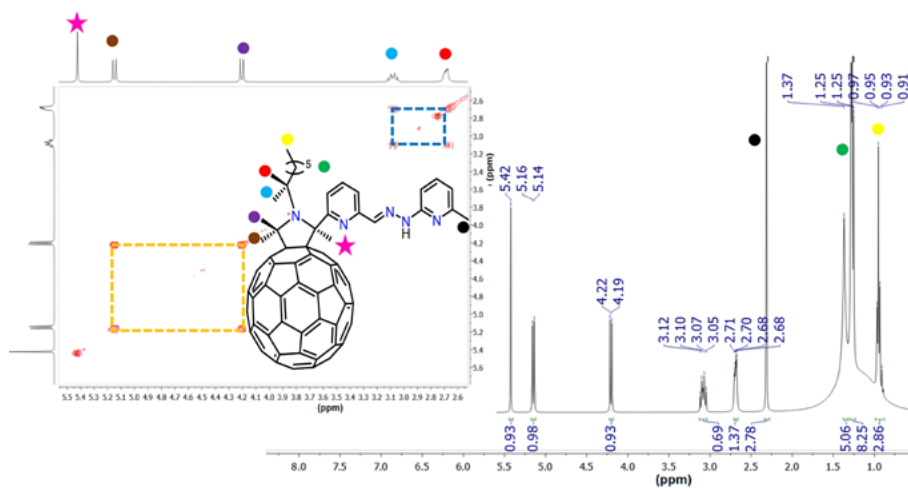


Figure 3. COSY ¹H-¹H NMR spectrum of 7 amplified in the aliphatic region (5.5 to 2.6 ppm)

On the other hand, the two doublets at 5.15 ppm ($J_{cc'} = 9.4$ Hz) and 4.21 ppm ($J_{cc'} = 9.4$ Hz) corresponded to the diastereotopic protons, labeled with purple and brown circles in **Figure 3** (H-1 in **Figure 2**) on carbon 5 of the pyrrole ring, while the singlet at 5.42 ppm to the proton on carbon 2 of pyrrole, labeled with a magenta star. The aromatic protons were assigned based on the coupling constants from the ^1H NMR and their COSY correlations (**Figure 4**). Although the ^{13}C NMR spectrum could not be obtained due to the low amount of compound **7**, valuable information was still obtained from the NMR data collected. The aromatic region was well represented and the lower resolution signals, characteristic of the fullerenes, were also observed. We also performed an elemental analysis that had an excellent agreement with the calculated data. These results demonstrated the success of the synthetic approach and provided important information for further characterization of compound **7**.

On the other hand, matrix-assisted laser desorption/ionization time-of-flight mass spectrometry (MALDI-TOF-MS) was carried out for compound **7** (**Figure 5**). The mass spectrum was also compared to the simulated isotopic distribution pattern finding a good correlation.

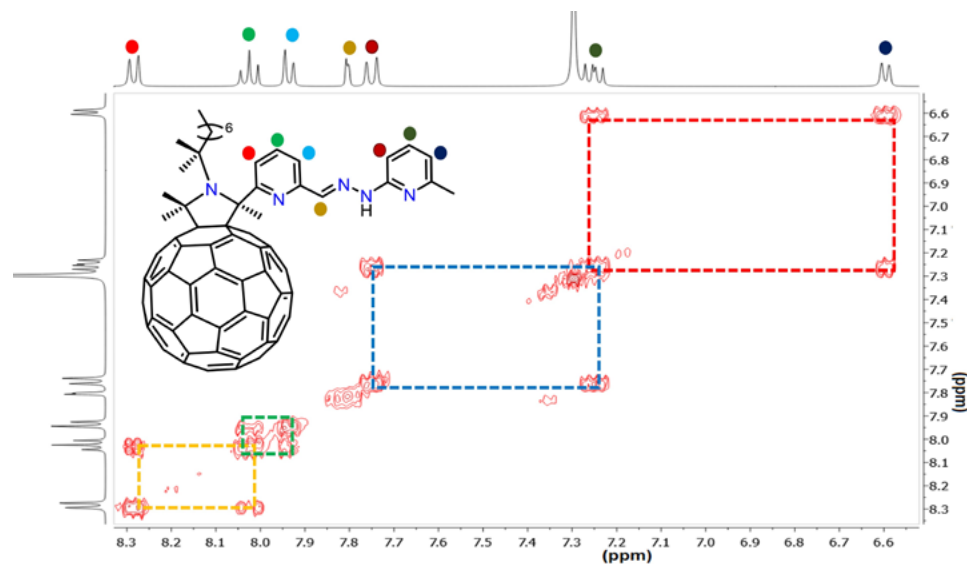


Figure 4. COSY ^1H - ^1H NMR spectrum of **7** amplified in the aromatic region (8.3 to 6.6 ppm)

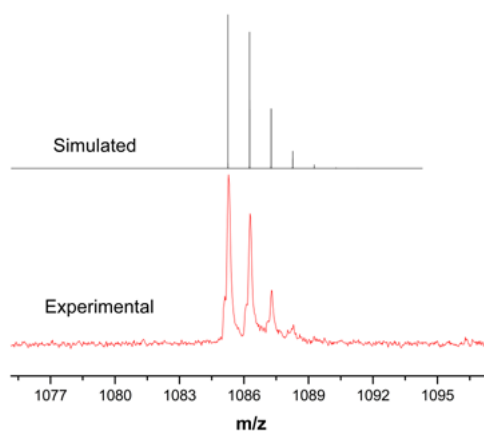


Figure 5. Simulated (top) and experimental (down) MALDI-TOF spectrum of compound **7**

Photophysical properties of the fulleropyrrolidine 7

The photophysical properties of the fullerene derivative were studied by UV-Vis spectroscopy in toluene and compared to those of the hydrazone **6** and pristine [60] fullerene (**Figure 6**). Compound **7** exhibits absorption bands centered around 326 and 431 nm, which are common for fullerene adducts and are attributed to the fullerene framework $\pi-\pi^*$ transitions, and to singlet-singlet-allowed transitions, respectively. It is worth noting the hypsochromic shift and lower extinction coefficient due to the saturation of a double bond on the C_{60} leading to a partial loss of conjugation in the π -system and its symmetry. Finally, the band centered around 700 nm can be attributed to a charge transference process.

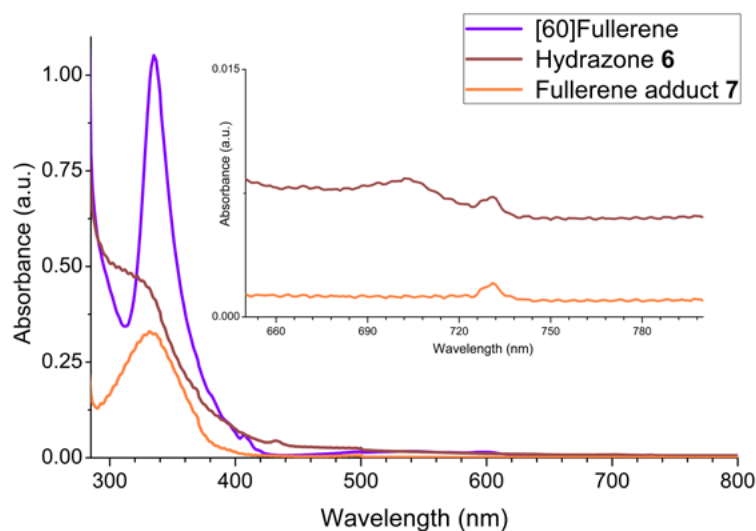


Figure 6. UV-Vis spectra of compounds **6**, **7** and [60]fullerene in toluene

Electrochemical studies

Cyclic and square wave voltammetry studies were carried out for **6**, **7**, and [60]fullerene in 0.1 M solutions of tetra-n-butylammonium hexafluorophosphate (NBu_4PF_6) used as supporting electrolyte in THF. A 3 mm glassy carbon electrode served as a working electrode, a silver wire as a pseudo-reference electrode, and a wire of platinum as a counter electrode. Ferrocene was added at the end of the experiment taking its oxidation potential as an internal reference. **Figure 7** shows the cyclic voltammetry (CV) and Osteryoung square wave (OSWV) voltammograms. The peak potentials, determined by OSWV, are reported in **table 1**.

In the OSWV voltammogram, fulleropyrrolidine **7** exhibited three reduction peaks from -1.11 V to -2.28 V that shifted towards cathodic potentials compared to [60]fullerene. Its first reduction shifted about 70 mV because **7** undergoes a loss of conjugation due to the saturation of a double [6,6] bond in the fullerene core, as previously stated. The second reduction peak, around -1.70 V, seemed to overlap with another peak of the same current intensity due to the analyte adsorption on the working electrode, as determined by CV (*vide infra*), which implies diffusion-controlled processes. The same phenomenon was observed for the second reduction of [60]fullerene.

To validate the diffusion-controlled process as the cause of this phenomenon, we conducted experiments using different scan rates for the first, second, and third reduction peaks of **7** (**Figure 8**) considering that, according to the Randles-Sevcik equation (**Bard & Faulkner**, 2001), a linear relationship between the peak currents of each event and the square root of the scan rate indicates a diffusion-controlled process.

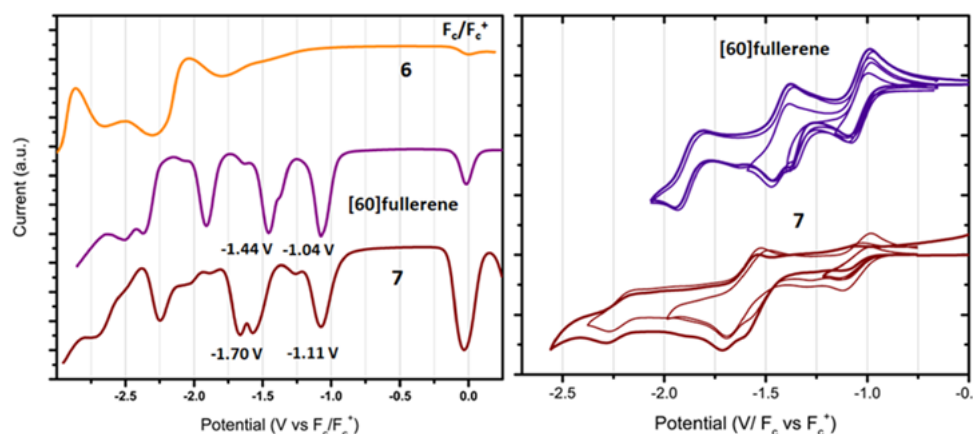


Figure 7. Cyclic voltammetry and square wave voltammetry of **7** and [60]fullerene in 0.1 M solutions of NBu_4PF_6 in THF. Scan rate: 100 mV s^{-1}

Table 1. Potential reductions and oxidations of **6**, [60]fullerene, and **7** (vs. Fc/Fc^+). Reported in volts vs ferrocene in 0.1 M NBu_4PF_6 and THF at 25°C

Compound	$E^1_{\text{Red}}/\text{V}$	$E^2_{\text{Red}}/\text{V}$	$E^3_{\text{Red}}/\text{V}$	$E^4_{\text{Red}}/\text{V}$
6	-1.77	-2.29	-2.63	-2.35
C_{60}	-1.04	-1.44	-1.89	
7	-1.11	-1.70	-2.28	

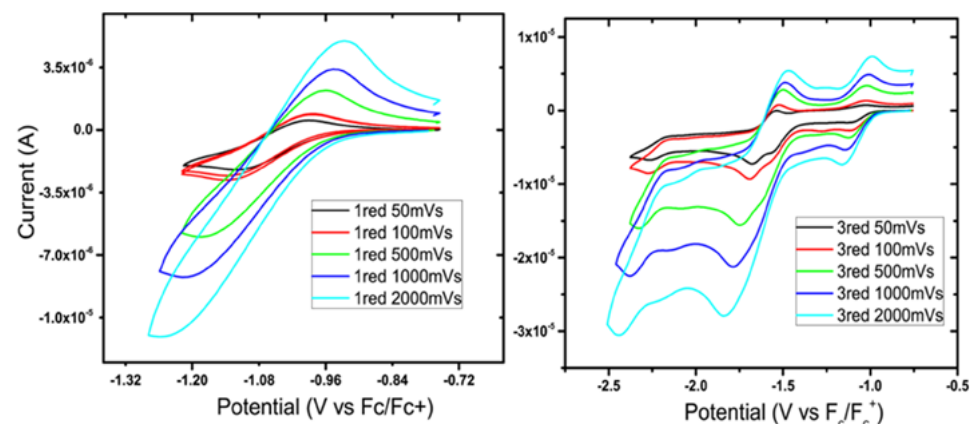


Figure 8. Cyclic voltammograms at different scan rates of **7** for the first and third reduction peaks

From the slope of plots of the current peak (i_p) versus the square root of the scan rate, we determined that there was a linear relation and, thus, the reduction peaks in all three cathodic events were mass-transfer limited processes. In general, the loss of conjugation cathodically shifts the reduction potentials of compound **7** when compared with [60]fullerene; likewise, the reduction events lack electrochemical reversibility.

Finally, the methodology we present here may serve as a starting point for the synthesis of new metal-transition coordination compounds since the hydrazone pyridine-hydrazone-pyridine framework, introduced over the fullerene, can coordinate different metal ions (Galindo-Betancourth *et al.*, 2022).

Conclusions

A new pyrrolidine [60]fullerene **7** was successfully synthesized with a moderate yield via 1,3-dipolar cycloaddition or Prato reaction to [60]fullerene. This adduct is highly soluble in common organic solvents, which makes it an attractive option for various applications in materials science research. The electrochemical properties were analyzed using CV and OSWV voltammetry which showed cathodic shifts on the reduction peaks for **7** when compared to [60]fullerene. The terpyridine-like moiety on the fullerene surface of compound **7** opens up new possibilities for the coordination of transition metal ions.

Acknowledgments

The authors are greatly thankful to the *Vicerrectoría de Investigaciones* and the *Centro de Excelencia de Nuevos Materiales* (CENM) at Universidad del Valle for the economic support to this research.

Author Contributions

GM: synthesis of compounds, characterization, data analysis, and writing of the manuscript draft. CCCV: characterization, data analysis, editing of the manuscript. MNCh: research director, data analysis, editing, and writing of the final version of the manuscript.

Conflicts of interest

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Acquah, S.F.A., Penkova, A.V., Markelov, D.A., Semisalova, A.S., Leonhardt, B.E., Magi, J.M. (2017). Review—The Beautiful Molecule: 30 Years of C₆₀ and Its Derivatives. *ECS Journal of Solid State Science and Technology*, 6(6), M3155. <https://doi.org/10.1149/2.0271706jss>.
- Bard, A.J., Faulkner, L.R. (2001). *Electrochemical Methods: Fundamentals and Applications* (2nd ed.). John Wiley & Sons. ISBN 0-471-04372-9.
- Bakry, R., Vallant, R.M., Najam-ul-Haq, M., Rainer, M., Szabo, Z., Huck, C.W., Bonn, G.K. (2007). Medicinal applications of fullerenes. *International Journal of Nanomedicine*, 2(4), 639-649. <https://doi.org/10.2147/IJN.S2.4.639>
- Chaur, M. N., Collado, D., Lehn, J.-M. (2011). Configurational and Constitutional Information Storage: Multiple Dynamics in Systems Based on Pyridyl and Acyl Hydrazones. *Chem. - A Eur. J.*, 17(1), 248-258. <https://doi.org/10.1002/chem.201002308>
- Galindo-Betancourth, J., Castaño, J.A., Visbal, R., Chaur, M.N. (2022). Versatility of the Amino Group in Hydrazone-Based Molecular and Supramolecular Systems. *European Journal of Organic Chemistry*, e202200228. <https://doi.org/10.1002/ejoc.202200228>
- Hirsch, A., Brettreich, M. (2005). *Fullerenes: Chemistry and Reactions*. Wiley VCH. ISBN 3-527-30820-2.
- Krättschmer, W., Lamb, L. D., Fostiropoulos, K., Huffman, D. R. (1990). Solid C₆₀: a new form of carbon. *Nature*, 347(6291), 354-358. <https://doi.org/10.1038/347354a0>
- Kroto, H. W., Heath, J. R., O'Brien, S. C., Curl, R. F., Smalley, R. E. (1985). C₆₀: Buckminsterfullerene. *Nature*, 318(6042), 162-163. <https://doi.org/10.1038/318162a0>
- Maggini, M., Scorrano, G., Prato, M. (1993). Addition of azomethine ylides to C₆₀: synthesis, characterization, and functionalization of fullerene pyrrolidines. *J. Am. Chem. Soc.* 115, 9798-9799. <https://doi.org/10.1021/ja00074a056>
- Page, Z.A., Liu, Y., Duzhko, V.V., Russell, T.P., Emrick, T. (2014). Fulleropyrrolidine interlayers: Tailoring electrodes to raise organic solar cell efficiency. *Science*, 346(6208), 441-444. <https://doi.org/10.1126/science.1255826>
- Romero, E.L., Cabrera-Espinoza, A., Ortiz-Peña, N., Soto-Monsalve, M., Zuluaga, F., D'Vries, R.F., Chaur, M.N. (2017). New pyrazolino and pyrrolidino[60]fullerenes: The Introduction of the Hydrazone Moiety for the Formation of Metal Complexes. *J. Phys. Org. Chem.*, 30(2), e3601. <https://doi.org/10.1002/poc.3601>
- Taylor, R., Walton, D.R.M. (1993). The chemistry of fullerenes. *Nature*, 363, 685-693. <https://doi.org/10.1038/363685a0>

Artículo original

Evolución de la teoría geocéntrica del movimiento del Sol y su uso en la primera circunnavegación del mundo

Evolution of the geocentric theory of the Sun's movement and its use in the first circumnavigation of the world

 J. Gregorio Portilla*

Observatorio Astronómico Nacional, Facultad de Ciencias, Sede Bogotá, Universidad Nacional de Colombia

Resumen

El objeto de esta comunicación es poner de relieve la incidencia de la teoría solar de Hiparco-Ptolomeo en la predicción de la ubicación del Sol, que se constituyó luego en una técnica de posicionamiento usada por los marineros del Renacimiento, en particular en la expedición de Magallanes-Elcano, primera en circunnavegar el mundo. Se describen también las modificaciones de forma que recibió dicha teoría a lo largo de la Edad Media y las tablas del Sol que fueron elaboradas a partir de ella. Se analizan, en particular, las tablas de Abraham Zacuto y se discute su efecto en las efemérides solares que surgieron a comienzos del siglo XVI.

Palabras clave: Teoría solar; Abraham Zacuto; Fernando de Magallanes; Latitud geográfica; Ptolomeo.

Abstract

The purpose of this communication is to highlight the impact of the solar theory of Hipparchus-Ptolemy on predicting the position of the Sun, which later became a positioning technique used by Renaissance sailors, particularly during the Magellan-Elcano expedition that completed the first circumnavigation of the world. The modifications the theory underwent during the Middle Ages and the solar tables developed from it are also described. In particular, the tables of Abraham Zacut and their effect on the solar ephemerides that emerged at the beginning of the 16th century are analyzed and discussed.

Keywords: Sun theory; Abraham Zacut; Ferdinand Magellan; Geographic latitude; Ptolemy.

Introducción

El mundo conmemoró recientemente los quinientos años de la primera circunnavegación en torno al planeta Tierra (Sánchez, 2021; Luque & Miranda, 2020). La travesía, que contó originalmente con cinco embarcaciones y se extendió por casi tres años (de 1519 a 1522), tenía el propósito original de alcanzar Asia, específicamente las islas de las Especias, siguiendo una ruta con dirección a occidente, es decir, más o menos lo que se había propuesto Cristóbal Colón (1451-1506) casi tres décadas atrás; sin embargo, implicaba hallar primero un acceso al “mar del sur”, pues ya se sabía que la mayoría de los terrenos descubiertos por el genovés no eran otra cosa que un enorme continente convertido en un obstáculo que impedía el acceso a ese mar descubierto por Vasco Núñez de Balboa (1475-1519) en 1513. Los dos propósitos de la expedición tuvieron éxito, coronados por un logro que se constituyó en una verdadera gesta: la primera expedición en llevar anclas con rumbo hacia el poniente y regresar al mismo punto viniendo del levante. El periplo supuso la pérdida de varios de los barcos y reclamó la vida de numerosos de sus integrantes, incluido su primer comandante, el marino portugués Fernando de Magallanes (1480- 1521). A su muerte, lo sucedió en la jefatura Sebastián Elcano (1476-1526), de nacionalidad española (Obregón, 1988). Un viaje de tal naturaleza era el resultado de los notables avances de

Citación: Portilla JG. Evolución de la teoría geocéntrica del movimiento del Sol y su uso en la primera circunnavegación del mundo. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)678-692, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1940>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

José Gregorio Portilla Barbosa;
jgportillab@unal.edu.co

Recibido: 16 de junio de 2023

Aceptado: 28 de agosto de 2023

Publicado en línea: 21 de septiembre de 2023



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

la navegación a finales del siglo XV y comienzos del XVI, los cuales permitieron refinar las técnicas de orientación y el conocimiento de la posición de las naves en mar abierto, con datos lo suficientemente confiables como para moverse de forma segura en medio del océano y desplazarse a través de él por semanas, incluso meses enteros, antes de recalar en algún sitio (Vieira, 2005).

El propósito de esta comunicación es ahondar en el estudio de la teoría del movimiento del Sol para la determinación de la latitud, puntualmente los datos con que contaron los marinos de la expedición de Magallanes-Elcano. Iniciamos con una breve exposición de conceptos de astronomía náutica para luego comentar los datos de observación de la declinación del Sol con los que contaron los pilotos de la expedición de Magallanes-Elcano. Seguidamente, se describe la teoría solar de Hiparco-Ptolomeo, tal y como este último la expuso en el *Almagesto*. Posteriormente, se describen los principales exponentes indios, y sobre todo árabes, que modificaron a través del tiempo los parámetros de dicha teoría e incluyeron la descripción de la trepidación, una variopinta explicación del movimiento del punto vernal que fue incluida en varias de las teorías solares medievales. Se continúa con un análisis de las tablas solares de Abraham Zacuto y su incidencia en varias efemérides solares surgidas a inicios del siglo XVI.

La determinación de la latitud

La determinación de las coordenadas geográficas es un asunto fundamental para cualquiera que se desplace apreciablemente a lo largo de una trayectoria sobre la superficie terrestre. El cálculo de la latitud con una exactitud razonable es, como veremos a continuación, relativamente sencillo por medios astronómicos. La longitud, sin embargo, demanda mucho más esfuerzo. En un inicio, esta coordenada se calculaba por “estima”, esto es, con base en la velocidad y el rumbo de la nave. Pero estos dos últimos parámetros fácilmente se ven sujetos a notables inexactitudes, por lo que el cálculo de la longitud implicaba, la más de las veces, imprecisiones apreciables. A medida que el tráfico marítimo aumentó, también crecieron los accidentes derivados de tal indeterminación, algunos de ellos con cuantiosas pérdidas en vidas humanas, lo que obligó a los gobiernos a incentivar la búsqueda de una solución práctica. Solo cuando el desarrollo tecnológico permitió la construcción de relojes que se adelantaban o retrasaban apenas unos pocos segundos en trayectos de varios meses —lo que ocurrió con la introducción del cronómetro marino construido por el inglés John Harrison (1693-1776) a mediados del siglo XVIII— se pudo considerar resuelta la determinación de esta coordenada.

Como es sabido, la latitud es aproximadamente igual a la altura de la estrella Polar con relación al horizonte. Pero no siempre es posible observar la estrella, bien por razones climáticas o porque, al situarse el observador en el hemisferio sur, ya no es posible localizarla, pues se encuentra debajo del horizonte. De modo que si el propósito es desplazarse por regiones ubicadas debajo del ecuador, hay que utilizar un proceso alternativo. Una técnica consiste en determinar la altura (h) de un cuerpo celeste en el momento en que se encuentra lo más alto posible con relación al horizonte, es decir, en el paso por el meridiano y, al conocer el valor del ángulo de separación del astro con relación al ecuador celeste, esto es, su declinación (δ), se establece la siguiente relación con la latitud (ϕ) de quien hace la observación (Figura 1):

$$h + \delta + \phi = 90^\circ, \quad (1)$$

mediante la cual se obtiene directamente la latitud. En principio, la observación puede hacerse en las noches con las estrellas, cuya declinación es, en una primera aproximación, constante, pero la observación de objetos puntuales y poco brillantes, aunada al bamboleo constante de la nave desde donde se hacen las medidas, hace difícil la lectura; lo mismo puede decirse de los planetas, con la complicación adicional de que estos se mueven con respecto a las estrellas por lo que su declinación cambia notoriamente a lo largo del tiempo.

La Luna y el Sol son objetos brillantes y relativamente fáciles de observar, pero también son cuerpos celestes que se mueven con respecto a las estrellas de fondo, lo que exige saber de antemano cómo cambia su declinación con el tiempo. Sin embargo, por su movimiento

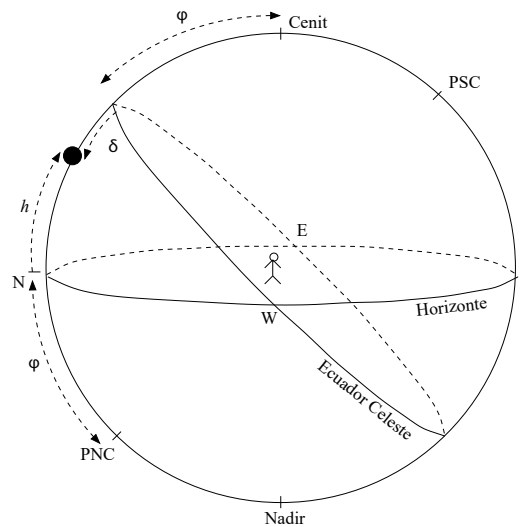


Figura 1. Astro en culminación superior. En ese instante se establece una relación entre su altura, h , la declinación, δ , y la latitud del observador, φ . PNC y PSC representan, respectivamente, el polo norte y el sur celeste; las letras N, E, S y W, designan los puntos cardinales.

un tanto difícil de predecir, de rápido desplazamiento, y la imposibilidad de su observación en ciertos días del mes, la primera constituye un objeto poco apropiado para el propósito que se busca. De modo que lo más práctico es observar el Sol, que tiene la ventaja de que su movimiento es comparativamente mucho más fácil de conocer y de predecir.

La altura es una cantidad que ha de medirse en el momento en que el astro (el Sol) se encuentra en la altura máxima con relación al horizonte; la declinación se consulta en un almanaque astronómico, o algo que haga sus veces, y su valor ha de corresponder a la fecha en que se realiza la medición. De ahí que sea conveniente disponer de un conocimiento lo más correcto posible del movimiento del Sol a lo largo del año, esto es, del valor de su declinación a lo largo del tiempo.

Los datos de declinación del Sol en el viaje de Magallanes

Gracias a las narraciones escritas de varios de los sobrevivientes, se conocen numerosos aspectos del viaje de Magallanes-Elcano (**Obregón**, 1988). Este último redactó una carta escueta a Carlos V informando de las generalidades del viaje. Asimismo, el marino Martín Méndez anotó varios sucesos relacionados con la estadía en las Molucas. Antonio Pigafetta (1480-1531), por otro lado, escribió una narración entretenida, aunque con algunas exageraciones, en la que aportó detalles de interés científico. También Francisco Albo llevó una bitácora de viaje con un claro énfasis en la especificación de la ruta realizada, al punto de que no registró el deceso de Magallanes. Además, se dispone de algunas cartas y relatos consignados por otros sobrevivientes (**de Elizalde**, 2019).

Si bien es cierto que la narración de Pigafetta contiene 42 valores de latitud y 10 de longitud, para lo que interesa aquí, la bitácora de viaje de Albo merece nuestra completa atención, pues abunda en valores de latitud con los correspondientes datos de altura del Sol en el momento del cruce por el meridiano y, lo que es fundamental en este estudio, de los datos de las declinaciones del Sol, de manera que, a partir de ahora, nos concentraremos exclusivamente en ella. Las medidas de altura registradas en la bitácora de Albo se realizaron con los siete astrolabios o los 21 cuadrantes de madera con los que la expedición contaba al momento de zarpar (**Obregón**, 1988). Albo no utilizó en ningún lado la palabra latitud, en su lugar consignó otros términos para referirse a ella (altura [del polo], apartamiento [de la línea ecuatorial], elevación [del polo], paralelo); algo semejante ocurre con el proceso de la medida de la altura meridiana del Sol, a la que se refiere simplemente como “tomar” el Sol.

En la bitácora no se menciona ninguna otra observación de un cuerpo celeste para inferir la latitud, incluso cuando la expedición se situó en el hemisferio norte donde la observación de la Polar es posible.

Albo comienza su narración ya habiendo cruzado el Atlántico y situado en el hemisferio sur, más exactamente en las costas de Brasil, a una latitud de 7° sur. A partir del miércoles 30 de noviembre comienza a ofrecer datos de altura del Sol, su declinación y la latitud calculada con esos valores a través de la ecuación (1) o sus variantes (**Proverbio**, 1994). En la narración se consignan un total de 158 valores en los que están explícitos, así como los valores de h , δ y φ . También registra 216 valores de latitud adicionales, que no vienen acompañados por datos simultáneos de altura y declinación solar, lo que puede deberse a que sencillamente no los anotó o, más probablemente, a que los calculó por estima basado en la velocidad y el rumbo del barco. No es de extrañar, con base en las dificultades inherentes a la lectura del astrolabio o el cuadrante, que los datos de la altura meridiana del Sol anotados por Albo son, salvo contadas excepciones, valores enteros; cuando expresa minutos de arco, da los valores en fracciones de cuarto de grado. Para el caso de la declinación, que es el dato a resaltar, siempre lo anota en grados y minutos de arco, lo que plantea el siguiente interrogante: ¿de dónde tomó Albo los valores de la declinación solar para cada día del año?

Eso nos lleva a uno de los aspectos centrales de este escrito: ¿cuál era el conocimiento del movimiento del Sol que los marinos del Renacimiento tenían para poder calcular con antelación el valor de su declinación? Para responder a esto es preciso enfatizar que el momento histórico que nos ocupa es anterior al surgimiento de la revolución copernicana y newtoniana, esto es, antes del posicionamiento del heliocentrismo como una visión alternativa de la conformación de los cuerpos del sistema solar. En otros términos, los astrónomos de la época seguían calculando las posiciones de los cuerpos celestes con base en la teoría geocéntrica, propuesta por astrónomos griegos al menos desde el siglo IV a. C. Según esta, cada cuerpo celeste giraba alrededor de una Tierra inmóvil, describiendo una órbita circular (o combinaciones de órbitas circulares), y lo hacía con velocidad estrictamente uniforme. Si bien es cierto que los planetas describen trayectorias sobre la esfera celeste que, por sus detenciones y retrogradaciones, son difíciles de explicar en términos de esas dos características, los astrónomos griegos elaboraron propuestas de carácter geométrico que permitían una explicación plausible del movimiento observado, lo que habla muy bien de su ingenio y perspicacia.

Cuidadosas observaciones habían revelado que el movimiento del Sol no es uniforme a lo largo del año. Hiparco de Nicea, en el siglo II a. C., notó que al astro rey le tomaba 94,5 días ir del equinoccio de primavera al solsticio de verano, pero tardaba dos días menos en trasladarse de ese solsticio al siguiente equinoccio (**Duke**, 2008; **Jones**, 1991). Esos valores los adoptó Ptolomeo dos siglos y medio después como puntos de referencia para elaborar una teoría del movimiento del Sol, teoría que sería acogida, salvo detalles menores, por la sucesión de astrónomos que hicieron sus observaciones en los siguientes 13 siglos, incluidos aquellos que calcularon las declinaciones del Sol que permitieron el posicionamiento de los marineros del viaje de Magallanes. Así pues, es indispensable hacer un breve comentario de la teoría solar de Hiparco-Ptolomeo.

El modelo solar de Hiparco-Ptolomeo

Esta teoría supone que el Sol (S) (**Figura 2**), se mueve en una órbita circular con centro en C a una velocidad uniforme. La Tierra (T) no se ubica en el centro sino desplazada ligeramente hacia un lado; ello permite que, aunque el ángulo γ sea función lineal del tiempo, el ángulo θ , que es el que da cuenta del desplazamiento del Sol observado desde la Tierra, no lo sea. Ptolomeo, como Hiparco, calculó, con las diferencias de tiempo ya anotadas, no solo que la distancia TC corresponde a $1/24$ ($\sim 0,0417$) del radio, sino que, además, el apogeo del Sol (A) está desplazado en un ángulo de $24,5^\circ$ con respecto a la posición del Sol en el solsticio de verano (V), tal y como se indica en la **figura 2** (**Toomer**, 1998;

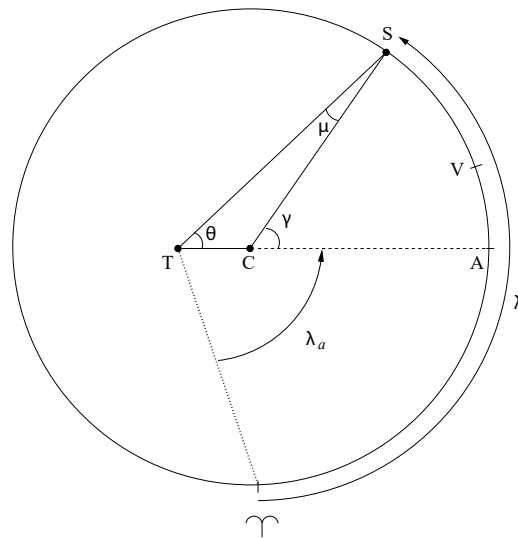


Figura 2. Descripción de la teoría solar de Hiparco-Ptolomeo. El Sol (S) se mueve uniformemente a lo largo de una circunferencia con centro en C. La Tierra (T) se encuentra desplazada ligeramente del centro. El símbolo Y representa el punto vernal

Maeyama, 1998; Hughes, 1989). Ptolomeo calculó el desplazamiento variable mediante la determinación del valor de la “anomalía solar”, denominada también “ecuación solar”, el ángulo μ , para lo cual suministró una tabla de estos valores en función del ángulo γ (Toomer, 1998); también utilizó como definición de año el tiempo transcurrido entre dos pasos sucesivos del Sol por el punto vernal, esto es, el año trópico, el cual halló igual a $T=365$ d, 5 h, 55 m, y 12,021 s, lo que significa que la velocidad angular media del Sol ($n = 360^\circ/T$) es igual a $0,98563527^\circ/\text{día}$.

Para calcular la posición del Sol en cualquier instante de tiempo t , Ptolomeo escogió una época de referencia (la fecha radix), t_0 , (el primer día de la era del rey babilonio Nabonassar, que equivale al 26 de febrero del 747 a. C.) y para este instante determinó el valor correspondiente de la posición del Sol, pero visto desde el punto C (γ_0). El incremento del ángulo γ para cualquier otro instante de tiempo (t) futuro, considerando cada hora, día, mes y año transcurridos, es inmediato, pues es función lineal del tiempo, de modo que por cada día transcurrido este ángulo se incrementa en $0,985636^\circ$. Ptolomeo facilitó la tarea al calculista estableciendo que debe añadirse a este ángulo el tiempo que se desee según los valores consignados en varias tablas (Toomer, 1998). Habiendo hallado el valor de γ en el tiempo t , se determina el ángulo θ , lo que se hace hallando el valor correspondiente de μ en la tabla ya referida. Al sumar los ángulos internos del triángulo STC (Figura 2), se tiene que:

$$\theta = \gamma - \mu,$$

de modo que la longitud aparente del Sol (λ) está dada por:

$$\lambda = \gamma - \mu + \lambda_a = \theta + \lambda_a, \tag{2}$$

donde λ_a es la longitud del apogeo con respecto al punto vernal (γ) e igual a $90^\circ - 24,5^\circ = 65,5^\circ$. La declinación δ del Sol se determina a través de la consulta de lo que Ptolomeo llamó la tabla de inclinación (Toomer, 1998), en la que tal valor se expresa en función de λ adoptando como valor de la oblicuidad de la eclíptica $\epsilon = 23^\circ 51' 20''$.

El modelo del movimiento solar en la astronomía medieval

Entre lo realizado por Ptolomeo y consignado tanto en el *Almagesto* (Toomer, 1998) como en las *Tablas Manuales* (Jones, 2017; Tihon, Mercier & Chabás, 2013) y el inicio de las exploraciones marinas renacentistas transcurrieron aproximadamente 13 siglos. Durante ese tiempo las contribuciones de los sucesores de Ptolomeo fueron de forma y no de fondo.

El modelo siguió siendo el mismo. Lo que hubo fue toda una serie de modificaciones en los valores numéricos de los parámetros: la excentricidad, la fecha radix, la longitud del apogeo, etc., al igual que perfeccionamientos en el valor de la duración del año, de la oblicuidad de la eclíptica y, en algunos casos, la introducción del movimiento de oscilación del punto vernal (trepidación). Tales contribuciones se sucedieron primero en India y después en regiones ocupadas por adeptos del Islam.

El desarrollo de la astronomía india, especialmente en los métodos de cálculo, debe mucho a la astronomía griega (alejandrina), aunque eso no impidió que la mezclaran con ideas fantasiosas de su propia factura (**Dreyer**, 1953). Contaron con exponentes de la talla de Aryabhata (476-550) y Brahmagupta (590-670), cuyos aportes a los métodos matemáticos facilitaron la elaboración de los cómputos de posiciones de los cuerpos celestes, como el paso de la función “cuerda”, de factura griega, a las funciones trigonométricas que conocemos en la actualidad, el sistema numérico decimal, el manejo natural del cero y de los números negativos, etc. Si hemos de dar crédito a relatos embellecidos de muy larga data, tales conocimientos fueron transmitidos de la India a Bagdad a través de intercambios diplomáticos en la corte del califa Al-Mansur (712-775) (**Neugebauer**, 1956), creando el ambiente necesario para lo que se desarrolló en esa ciudad unas décadas después.

Es mucho lo que se conoce del desarrollo de la astronomía árabe a través de las zijes, es decir, la compilación de tablas sobre el movimiento de los planetas, el cálculo de eclipses, el catálogo de estrellas, etc., y las explicaciones anexas de cómo utilizarlas, aunque el nombre se hizo extensivo a los tratados astronómicos que incluyen tablas (**Morelon**, 2019). Los astrónomos que trabajaron bajo el auspicio del califa Al-Mamún (786-833) en Bagdad lograron afinar la forma de obtener los parámetros de la órbita solar. Advertieron que el método de tres puntos utilizado en la teoría solar de Hiparco-Ptolomeo tenía la desventaja de que el movimiento aparente del Sol se ralentiza en el solsticio, lo que conllevaba a una lectura con una amplia indeterminación en el momento del fenómeno. Por ello se introdujo una modificación: la realización de las observaciones del Sol en los puntos intermedios entre los equinoccios y solsticios, esto es, cuando $\lambda = 45^\circ, 135^\circ, 225^\circ$ y 315° (**Samsó**, 1984). Esto condujo a una descripción más precisa del movimiento solar, reduciendo significativamente el valor de la excentricidad (casi un 25 % del hallado por Ptolomeo) y el notorio desplazamiento del valor de la longitud del apogeo del Sol a causa de la precesión.

La información más antigua que se tiene sobre el procedimiento para establecer la posición del Sol por parte de los árabes se encuentra en las zijes de Al-Juarismi (~780 - ~850). Aunque no sobrevivieron en su forma original en árabe, su contenido se conoce gracias a traducciones al latín que llegaron hasta nuestros tiempos, siendo la más conocida la de Abelardo de Bath (siglo XI), hecha a partir de una adaptación del astrónomo hispanoárabe Maslama al-Mayriti medio siglo antes (**King, et al.**, 2001). Si bien es cierto que las tablas exhiben la influencia de Ptolomeo, se nota también una influencia de la astronomía india. Los valores de los parámetros de la teoría solar que adopta Al-Juarismi comparados con los de Ptolomeo evidencian no solo el paso del tiempo (es decir, el avance de la longitud del apogeo debido a la precesión), sino el efecto de observaciones astronómicas llevadas a cabo con más rigurosidad y precisión: $e = 0,0393$, $\varepsilon = 23^\circ 51'$ (**Neugebauer**, 1962a); $\lambda_a = 81^\circ 15'$ (**Samsó**, 1984). No es de extrañar, tratándose de un autor musulmán, que haya adoptado como fecha radix la Hégira (julio 14 de 622).

Contemporáneos de Al-Juarismi son el grupo de Mumtahan, conformado por varios astrónomos, entre ellos Abi Mansur (?-830) y al-Marwarudhi (siglo IX), quienes realizaron observaciones solares tanto en Bagdad como en Damasco y determinaron los siguientes valores: $e = 0,0346$, $\lambda_a = 82^\circ 42'$ (**Mozaffari**, 2018). Estas cifras difieren en poco de las que obtuvo Al-Battani (~858-929) en Al Raqa (actual Siria). Aunque sus tablas, en general, denotan una fuerte influencia de Ptolomeo, los valores de la teoría solar reflejan un esfuerzo observacional notable heredado de la escuela de Bagdad, por ejemplo, Al-Battani obtiene: $e = 0,03466$, $\lambda_a = 82^\circ 18'$ (**Mozaffari**, 2018; **Goldstein & Chabás**, 2001), $\varepsilon = 23^\circ 35'$ (North, 1995), $n = 0,985651767^\circ/\text{día}$ (**Samsó**, 2012).

Aunque no constituye una alteración significativa de la teoría de Hiparco-Ptolomeo, es importante mencionar el concepto de “trepidación”, pues fue incluido en algunas tablas astronómicas medievales de trascendencia. Como se sabe, se atribuye a Hiparco el descubrimiento de la precesión de los equinoccios, entendida como un movimiento uniforme de la esfera de las estrellas fijas alrededor de los polos eclípticos, cuyo efecto es aumentar la longitud eclíptica de las estrellas. Tanto Hiparco como Ptolomeo hallaron un valor relativamente corto para la precesión, de apenas 1° por siglo (Toomer, 1998), cuando en realidad es de casi $1^\circ 24'$. Este fenómeno originó no pocas complicaciones en la antigüedad y en la Edad Media. Primero, dio lugar a dos estilos en la forma de expresar las coordenadas de los planetas, uno, el sideral, de origen indio, expresaba la posición de los planetas con relación a las estrellas y fue adoptado por algunos astrónomos árabes; el otro es el trópico, cuyo punto de referencia es el punto vernal, que fue el que adoptó Ptolomeo y la mayoría de los astrónomos árabes (Samsó, 2012; Chabás, 2014). Al margen de esto, y de acuerdo con un comentario de Teón de Alejandría (335-405), entre Hiparco y Ptolomeo surgieron algunos astrónomos que adoptaron una variante singular con respecto a la precesión: propusieron que este movimiento no era uniforme, que variaba a lo largo del tiempo y que, incluso, podía ser oscilante, avanzando unos grados en una dirección y, al cabo de cierto tiempo, deteniéndose para devolverse al punto de partida (Dreyer, 1953). Nadie ha ofrecido una explicación convincente sobre cuáles fueron los motivos que condujeron a tan inusual propuesta. Lo cierto es que tal movimiento, bien de velocidad variable o de oscilación periódica, tuvo eco entre algunos astrónomos árabes y fue perfeccionado hasta el punto de ser incluido en tablas astronómicas de amplio uso hasta mediados del siglo XVI. El fenómeno también se conoce como de “acceso y receso” o de “ecuación de la octava esfera”.

La formalización de la trepidación se atribuye a Thábit ibn Qurra (836-901) (Neugebauer, 1962b; Samsó, 1987), quien vivió en Bagdad, aunque hay investigadores que cuestionan tal información (Goldstein, 1994). La trepidación fue un rasgo que contagió notablemente la astronomía medieval (Mercier, 1977) y su complejo movimiento fue incorporado, incluso, en la construcción de esferas celestes (Gessner, 2021). Si bien fueron varios los astrónomos que no creyeron necesario su uso, sólo llegarían a erradicarse del todo a finales del siglo XVI cuando Tycho Brahe llegó a la conclusión de que se trataba de un fenómeno ficticio. El modelo de trepidación incluye el efecto “secular” y de mayor intensidad que es propiamente el de la precesión, esto es, el desplazamiento del punto vernal ($\tilde{\gamma}$), que llamaremos medio, en la dirección de la flecha segmentada de la **figura 3**. La trepidación propiamente dicha da cuenta de la distancia $\Delta\lambda$ que existe entre el punto vernal verdadero o “instantáneo” (γ) y un punto P ubicado en una pequeña circunferencia de radio r que tiene por centro a $\tilde{\gamma}$. El punto P está dotado de un movimiento uniforme a lo largo de dicha circunferencia a una determinada velocidad, y a través de él pasa un plano eclíptico que está en movimiento; el corte de esta eclíptica móvil con el ecuador es lo que origina el punto vernal verdadero. Ese movimiento de P, determinado por el ángulo Ψ , que es función lineal del tiempo a lo largo de la circunferencia, es lo que permite explicar que el punto vernal verdadero experimente una velocidad variable. Tal movimiento implica que el valor de la oblicuidad de la eclíptica “instantánea” (ε) oscile alrededor del valor de la oblicuidad media ($\bar{\varepsilon}$) pero, dado que r es pequeño, se puede obtener $\bar{\varepsilon} \approx \varepsilon$.

En la **figura 3** se observa que mediante el teorema del seno de los dos triángulos esféricos rectángulos, cuyos vértices son γ -P-Q y $\tilde{\gamma}$ -P-Q, se puede obtener:

$$\text{sen } \Delta\lambda = \frac{\text{sen } d}{\text{sen } \varepsilon}, \quad \text{sen } r = \frac{\text{sen } d}{\text{sen } \Psi},$$

y de ahí se llega a:

$$\text{sen } \Delta\lambda = \left(\frac{\text{sen } r}{\text{sen } \varepsilon} \right) \text{sen } \Psi,$$

y dado que algunos autores acostumbran a colocar $\text{sen } r/\text{sen } \varepsilon = \text{sen } B$:

$$\text{sen } \Delta\lambda = \text{sen } B \text{ sen } \Psi,$$

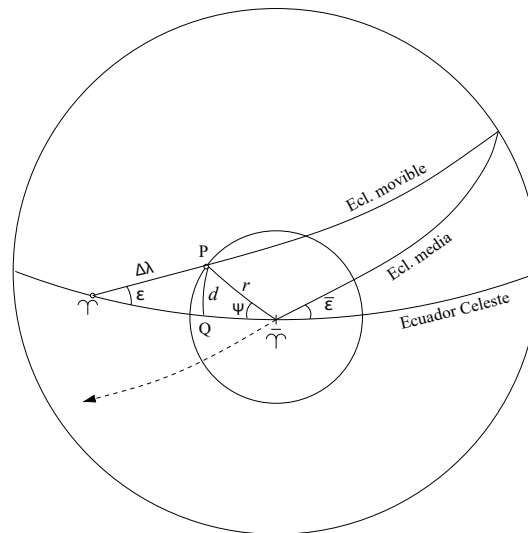


Figura 3. Modelo general de la trepidación. El fenómeno de precesión propiamente dicho hace que el punto vernal medio (γ) avance a una velocidad uniforme en la dirección de la flecha segmentada. La trepidación propiamente dicha es la distancia $\Delta\lambda$ (γ -P), que puede ser positiva o negativa.

donde B es un ángulo cuyo valor está comprendido entre 9° y 11° , pues al radio r se le asigna un valor en torno a $3,5^\circ$ y $4,4^\circ$. El valor del ángulo Ψ se ajusta de acuerdo con la velocidad que se le asigne al punto P, lo que a su vez se especifica otorgándole un periodo en años y una fecha en la que el punto P coincide con Q. Hallado $\Delta\lambda$, se obtiene la longitud verdadera del apogeo del Sol a partir de su longitud media $\bar{\lambda}_a$ a través de $\lambda_a = \Delta\lambda + \bar{\lambda}_a$.

Retornando a las teorías solares, a mediados del siglo XI ocurrió un avance importante en la descripción del movimiento del Sol. Varios astrónomos hispanoárabes apostados en Toledo, liderados por Az-Zarqali (1029-1100), realizaron observaciones solares al punto de descubrir el desplazamiento secular del apogeo del Sol, con un valor que no se aparta demasiado del que disponemos en la actualidad: $12''/\text{año}$ (Samsó, 1984; Mozaffari, 2018). Az-Zarqali e Ibn Sa'id (1029-1070), junto con otros astrónomos, redactaron las *Tablas toledanas* en torno al año 1069. El original en árabe no llegó hasta nosotros, aunque existen numerosas versiones en latín, la más conocida de las cuales es la de Gerardo de Cremona, redactada casi un siglo después. En ellas se nota una fuerte influencia de Al-Juarismi y Al-Battani, pues los parámetros de la órbita solar son casi idénticos, según el caso, a los que utilizaron estos astrónomos: $e = 0,0346$, $\lambda_a = 77^\circ 50'$, $\varepsilon = 23^\circ 35'$, $n = 0,9856086767^\circ/\text{día}$ (Toomer, 1968). El uso de las tablas toledanas se expandió a lo largo de la península ibérica y luego a través de Europa hasta convertirse en la herramienta computacional astronómica de uso común (Chabás, 2014).

Transcurrieron casi dos siglos para que apareciera, de nuevo en Toledo después de la reconquista cristiana de la ciudad, una versión mejorada de tablas astronómicas debido a la iniciativa de Alfonso X (1221-1284), llamado el Sabio, quien no solo introdujo en Castilla importantes reformas económicas y sociales, sino que, además, mostró interés en proteger y fomentar las artes y las ciencias, en particular la astronomía. Alfonso X reunió un notable número de astrónomos y traductores de diversas procedencias (Samsó, 2015), a quienes se atribuyen dos obras cruciales: *Los libros del saber de astrología* y las *Tablas alfonsíes*, ambas redactadas originalmente en castellano, lo que era poco usual para la época, aunque acorde con la visión nacionalista del rey. Los astrónomos alfonsíes se propusieron actualizar las tablas toledanas, lo que implicó la realización de nuevas observaciones, la introducción de una nueva fecha radix (el día de la coronación del rey Alfonso X), el cálculo de las posiciones de los planetas con el calendario juliano en lugar del calendario musulmán empleado en las tablas toledanas, así como otras modificaciones.

La redacción de las tablas alfonsíes, se debe especialmente a dos astrónomos judíos, Yehuda ben Moshe e Isaac ibn Sid, en torno a 1272. Aunque la versión original de las tablas en castellano no llegó hasta nosotros (Chabás & Goldstein, 2003), sí se conoce en ese idioma gran parte de los cánones, gracias a una copia hecha directamente de un manuscrito, hoy desaparecido, de comienzos del siglo XVI. Los valores adoptados para la órbita solar en las tablas alfonsíes son: $e = 0,0378$, $\lambda_a = 92^\circ - 94^\circ$, $n = 0,9856435^\circ/\text{d}$ (Samsó, 1984) y $\varepsilon = 23^\circ 32' 30''$ (Chabás & Goldstein, 2003). Las tablas, así redactadas, se conocen como tablas alfonsíes castellanas y llegaron a propagarse, aunque de forma poco extensiva, en Inglaterra y Francia. Pero es por la traducción al latín y algunas modificaciones llevadas a cabo en París a comienzos del siglo XIV (gracias a la intervención de Juan de Murs, Juan de Lignères y Juan de Sajonia), que el corpus alfonsino se difundió ampliamente en Europa hasta convertirse en la principal herramienta astronómica de consulta, y así lo siguió siendo hasta bien entrado el siglo XVI. Si bien se ha dicho que estas “tablas alfonsíes parisinas” introdujeron tantas variaciones, al punto de que son completamente independientes de las “tablas alfonsíes castellanas” (Pouille, 1988), varias investigaciones se han encargado de ofrecer argumentos para sostener que las primeras provienen de las segundas (Chabás & Goldstein, 2003; Samsó, 2019). Se conocen centenares de copias de las tablas alfonsíes parisinas, aunque difieren ligeramente las unas de las otras. Para lo que nos interesa aquí, la versión estándar se caracteriza por el uso de las coordenadas trópicas en lugar de las siderales y una modelación de la precesión a través de un término lineal (con un periodo de 49.000 años) conjuntamente con un término periódico para la trepidación (con un periodo de 7.000 años y una amplitud de $B = 7^\circ$) (Goldstein, 1994).

Abrahan Zacuto y los inicios de la astronomía náutica

Aunque las tablas alfonsíes se elaboraron en Castilla y con el tiempo se dispersaron profusamente a lo largo y ancho de Europa, se tiene evidencia de su uso en España sólo en su versión parisina a partir del año 1460 aproximadamente, cuando Nicolás Polonio, astrónomo probablemente de nacionalidad polaca, llegó para convertirse en el primer ocupante de la cátedra de Astronomía y Astrología de la Universidad de Salamanca. Polonio adaptó las tablas alfonsíes para el meridiano de esa ciudad, fundamentalmente como material de clase, que en dicho contexto se conocen como las *Tabulae Resolutae* para Salamanca (Chabás & Goldstein, 2000). De la mano de Polonio, la Universidad desplegó una intensa actividad astronómica en las siguientes dos décadas (Chabás, 1998). En medio de ese ambiente surgió Abraham Zacuto (1452-1515), la figura más sobresaliente de la astronomía ibérica de finales del siglo XV y digno representante de la larga tradición de los astrónomos de la comunidad hebrea, afincada principalmente en Francia y España. Zacuto escribió varios libros; sin embargo, aquel que le dio la fama se titula *Almanach Perpetuum*, redactado originalmente en hebreo en 1478 y, al cabo de pocos años, traducido al castellano, así como al latín y otras lenguas, incluso el árabe, aunque sólo pasaría por la imprenta hasta 1496. La necesidad de comentar su obra y su impacto en una sección aparte responde a que, muy probablemente, varias expediciones portuguesas y españolas de exploración utilizaron sus tablas originales, o con ligeras modificaciones, como principal herramienta para conocer la declinación solar en función del tiempo y establecer la latitud del lugar de la observación.

En lo que respecta a los valores de la posición del Sol, el *Almanach Perpetuum* contiene explícitamente las longitudes verdaderas del Sol al segundo de arco, dadas de día en día para los años 1473 a 1476 y con referencia al mediodía del meridiano de la ciudad de Salamanca (Zacuto, 1502). Esta representación, que hoy en día parece obvia, constituyó una gran ventaja, pues a lo largo de la Edad Media el estándar era presentar las longitudes no en función de la fecha explícita, sino de los grados de cada signo del zodiaco; de hecho, así se presenta en las tablas toledanas y alfonsíes. A continuación de las cuatro tablas de las longitudes solares, hay una tabla de declinación solar al minuto de arco en función de la longitud en valores de 30° (Figura 4), para lo cual hay que tener en cuenta

Figura 4. Dos imágenes tomadas del *Almanach Perpetuum*. Izquierda: tabla de longitud solar para los primeros seis meses del año 1473. Derecha: declinación solar en función de su longitud

el mes correspondiente (0 corresponde a marzo, 1 a abril y así sucesivamente). Las tablas de longitud para estos cuatro años (una tabla por año de forma sucesiva) pueden utilizarse para los años siguientes en ciclos de cuatro, de manera que la de 1473 se puede utilizar para los años 1477, 1481, y así sucesivamente, teniendo la precaución de que por cada ciclo transcurrido debe adicionarse la “ecuación del Sol”, igual a $0^{\circ}1'46''$ /ciclo, valores contenidos en una tabla ubicada al lado de la de declinación. Puesto que la tabla de la “ecuación del Sol” se extiende hasta un valor de 34, los valores de la longitud y, por ende, de la declinación, pueden extenderse hasta el año 1609 (e incluso más si así se desea), lo que explica la “perpetuidad” de las tablas.

No debe sorprender la “perpetuidad” de varios almanaques medievales o renacentistas. El descubrimiento y el uso de ciclos para predecir la posición de los planetas se remonta a los babilonios (North, 1995), al menos desde el siglo VII a. C. Los griegos ya tenían este conocimiento, pues Hiparco estaba al tanto del valor de tales ciclos y Ptolomeo en el *Almagesto* los consigna como preámbulo de la descripción del movimiento de los planetas (Toomer, 1998). El uso de dichos ciclos, en particular del ciclo de cuatro años para la descripción del movimiento solar, fue adoptado por Azarquiel (siglo XI) y Jacob ben Makhir (siglo XIII), entre otros (Chabás & Goldstein, 2000).

Retornando al *Almanach*, Zacuto no ofrece un valor directo de la declinación solar para una fecha dada. Para conocerla se deben consultar, estrictamente hablando, tres tablas: una para hallar la longitud solar verdadera del año, mes y día en cuestión; este valor debe corregirse añadiendo otro valor conseguido en otra tabla que depende del número de ciclo desde 1473; con este valor corregido, se consulta otra tabla, ahora sí de declinación, pero en función de la longitud (Figura 4), para obtener, finalmente, el valor buscado, que la mayoría de las veces emerge de una interpolación. Como se ve es este un proceso tortuoso y susceptible al error. Ello explica la aparición, para finales del siglo XV, de tablas habilitadas para suministrar directamente la declinación solar en función de una fecha dada.

Se cree que las tablas con valores explícitos de la declinación solar surgidas a comienzos del siglo XVI tuvieron como fuente directa el *Almanach Perpetuum*. Todo parece indicar que tales valores de declinación surgieron de tablas ya existentes, basadas, a su vez,

en teorías solares construidas varios siglos atrás. Probablemente el trabajo más antiguo de que se tenga noticia con valores explícitos de declinación en función del tiempo sea el “*Regimento do estrolabio, tratado da sphaera*”, mejor conocido como *Regimiento de Múnich*, ya que el único ejemplar existente se encontró en esa ciudad; se desconoce la fecha de su impresión y el nombre de su autor, aunque se sabe que fue impreso en Lisboa. Contiene datos de coordenadas solares para un único año (que es bisiesto): la longitud solar, dada sólo en grados y la declinación, en grados y minutos (**Bensaúde**, 1912). Los análisis de los datos sugieren que el trabajo data de 1509 y que la tabla de coordenadas corresponde a 1508 o 1512 (**van der Werf**, 2017).

Unos pocos años después se redactó el *Regimiento de Évora*, un documento encontrado en esa ciudad portuguesa, que incluye varias tablas con coordenadas solares para cuatro años. La primera tabla corresponde al año bisiesto y coloca día a día valores de longitud y declinación en grados y minutos; para los siguientes tres años, referidos al primero, aparecen sólo los valores de declinación (**Bensaúde**, 1912). También se desconoce el nombre de su autor y la fecha de impresión. Esas mismas tablas de declinación son idénticas a las contenidas en el Livro de Marinharia de Joaõ de Lisboa que data de 1516 aproximadamente y en el de André Pires, de igual título pero de fecha de impresión desconocida (**van der Werf**, 2017), aunque **van der Werf** (2019), basado en un análisis estadístico, concluye que las tablas de declinación en el libro de Pires están en realidad basadas en el trabajo de Rigiomontano (ver más adelante). Pocos años después, en el *Reportorio dos Tempos*, editado en Lisboa en 1518 por Valentín Fernández, aparece una tabla de declinación idéntica a la contenida en el *Regimiento de Évora* correspondiente al año bisiesto (**Laguarda**, 1959). La obra *Suma de Geographia* de Martín Fernández de Enciso, data del año del inicio de la exploración de Magallanes-Elcano y contiene tablas de declinación solar al minuto de arco para cuatro años (expresados los dígitos en números romanos) y con referencia a un año bisiesto, tal como en las anteriores tablas (**Fernández de Enciso**, 1519). A partir de estas tablas que sobrevivieron hasta nuestros tiempos, puede inferirse que los autores apelaban a la “perpetuidad” de las mismas con base en un periodo de tipo cuatrienal bisextil (es decir, un periodo de cuatro años que incluye un bisiesto, como en el calendario juliano), de manera que no se consideraba la necesidad de especificar el año o, por lo menos, el intervalo para el que dichas tablas eran válidas y podían usarse con “confianza”; bastaba con señalar su sucesión con respecto al año bisiesto.

Un argumento que respalda que la fuente directa de estas tablas (con excepción quizá de la tabla de Pires) es el *Almanach* de Zacuto lo constituye el valor de la oblicuidad de la eclíptica que de ellas se infiere y que corresponde al valor extremo de la declinación solar en los solsticios. Tal valor se presenta en unas fechas con un intervalo que se sucede entre el 10 y el 14 de junio y el 10 y el 14 de diciembre, dependiendo del año. En todas ellas ese valor corresponde a $23^{\circ}33'$, que es el valor que la tabla de declinación de Zacuto toma como valor máximo. Como se recordará, este dato está apenas dos minutos por debajo del que ya había tomado Al-Battani a principios del siglo X y que subyace tanto en las tablas toledanas como en las alfonsíes. Aun así, es un valor excesivo si se ha de tener en cuenta que para finales del siglo XV la oblicuidad presentaba un valor de $23^{\circ}30'$ (**Wittmann**, 1979).

Como ya se anotó, en lo que atañe a la expedición de Magallanes-Elcano, los valores de declinación del Sol que portaban los pilotos se conocen sólo de forma indirecta y fragmentaria: son aquellos que anotó Albo en su derrotero. Es posible que tales valores hayan sido copiados de alguna tabla existente previamente, pero desconocida para nosotros; otra alternativa consiste en que tales valores fueron calculados específicamente para el viaje. Sea como haya sido, **Laguarda** (1959), basado en un análisis de los valores de declinación anotados por Albo, sostiene que tal listado es derivado del *Almanach Perpetuum*. Una simple comparación de los valores de declinación anotados por Albo en los primeros días de los años 1520 y 1522, indica que no fueron tomados de una tabla de un solo año, pues de lo contrario serían idénticos para una misma fecha, y no lo son; ello sugiere más bien una tabla del tipo cuatrienal. Además, al analizar los valores de

declinación en o cerca de un solsticio, para lo cual sólo es útil el de junio de 1522 por la frecuente sucesión de valores de declinación anotados (incluidos los días 10 y 14 con un valor de $23^{\circ}32'$), indican, por interpolación, que el valor extremo es de $23^{\circ}33'$.

Ahora bien, ese valor de la oblicuidad de la eclíptica sugiere que dichas tablas no fueron tomadas o adaptadas de las *Tabulae directionum et profectionum* redactadas por Johann Regiomontano (1436-1476) (**Regiomontano**, 1476). Allí están consignadas, entre otras, unas que permiten hallar la declinación de cualquier astro tanto en función de su longitud eclíptica, λ (grado a grado de 0 a 360°), como de su latitud eclíptica, β (grado a grado de -8° a 8°); evidentemente la declinación solar está contenida en los valores correspondientes a $\beta = 0$. Se evidencia que el valor de ε adoptado por Regiomontano en este trabajo de madurez fue de $23^{\circ}30'$, valor que, como ya se vio, coincide con el vigente en aquellos años, lo que sugiere que las observaciones del Sol de este autor y su colaborador Bernard Walther (1430-1504) fueron excelsas. Sin embargo, es dudoso que Regiomontano haya realizado observaciones extensivas del Sol para determinar parámetros de la órbita geocéntrica y, mucho menos, que hubiera construido a partir de ellos una nueva teoría del Sol. En todo caso, en 1474 publicó sus famosas *Ephemerides* (**Regiomontano**, 1474), que contienen tablas del Sol, de la Luna y los planetas, así como eclipses, para los años de 1474 a 1506. Allí consignó los valores de la longitud de los planetas y sus configuraciones, correspondientes a cada día del año, aunque no registró los datos de declinación. Los datos están distribuidos y presentados de forma tan clara que, a pesar de que ya se habían empleado antes (**Nothhaft**, 2021), terminaron popularizando su obra hasta el punto de convertirse en el estándar de presentación de los almanaques astronómicos.

Al comparar los valores de la declinación del Sol anotados por Albo con los contenidos en los almanaques ya comentados, se evidencia que a pesar de su parecido no son idénticos, lo que ha llevado a sugerir que alguien los preparó especialmente para la expedición, y se han propuesto dos nombres: Ruy Faleiro (1455-1523) y Andrés de San Martín (?-1521). El primero fue un astrónomo y cosmógrafo portugués, colaborador de Magallanes que como este prestó sus servicios a Castilla cuando la corona portuguesa rechazó el plan de ambos de llegar a la Especiería por occidente. Aprobado el viaje por los españoles, Faleiro cayó en desgracia y fue declarado demente, probablemente sin justa causa, por lo que no pudo acompañar a Magallanes. En su reemplazo fue nombrado San Martín, de nacionalidad española, quien era “piloto del Rey” y, por ende, tenía los conocimientos necesarios de náutica y astronomía. Varias razones apuntan a que fue este último el encargado de elaborar los cálculos de la declinación solar para el inicio de la expedición, pero que se vio obligado a hacer nuevos cálculos ya bien en plena navegación (**Mena**, 2020; **Laguarda**, 1959).

De todo lo anterior se infiere que la fuente fundamental del cálculo de los valores de la declinación solar para los años de 1519 a 1522 fue, o bien el *Almanach Perpetuum* de Zacuto, o una modificación leve de una tabla derivada de éste que contenía explícitamente valores de declinación. Así las cosas, sería interesante examinar si es posible determinar los valores de excentricidad y de longitud del apogeo subyacentes en la elaboración de las tablas del Sol del *Almanach Perpetuum*. En una próxima comunicación se expondrá un método algebraico que permite encontrar los parámetros principales que subyacen en las posiciones del Sol dadas en el *Almanach Perpetuum*.

Conclusiones

Se ha presentado aquí apenas un bosquejo de los autores más connotados de las teorías, tablas o almanaques que permitieron predecir la posición del Sol para su uso posterior en la navegación, en particular de la expedición de Magallanes-Elcano, con el fin de mostrar el desarrollo y el estado del arte en el momento en que se emprendió. Por ello no se ahondó ni en las tablas de declinación ni en las teorías solares posteriores a 1520 (**van der Werf**, 2017), ni siquiera aquellas basadas en el modelo geocéntrico ni, mucho menos, las que surgieron con el advenimiento de las revoluciones copernicana y newtoniana.

Llama la atención que un modelo del movimiento del Sol que tuvo sus orígenes en el siglo II a. C. haya pervivido, por lo menos en sus rasgos generales, más de 13 siglos, a pesar de los observadores que durante ese lapso notaron las deficiencias del modelo e intentaron solventarlas. De todas maneras, para finales del siglo XV e inicios del XVI, los marineros que se internaban en mar abierto continuaban utilizando datos derivados de un modelo que apenas si había sufrido modificaciones, pues la única reforma que implicó algún grado de novedad (la trepidación) resultó ser una falacia. Los navegantes continuaron utilizando esas tablas, incluso después de publicados los trabajos de Copérnico que dieron origen a la elaboración de tablas planetarias (las pruténicas), tal vez debido al frío recibimiento inicial del heliocentrismo, que sólo recibió un impulso decisivo a comienzos del siglo XVII con la aparición de los trabajos de Galileo Galilei (1564-1642) y Johannes Kepler (1571-1630).

Sorprende, entonces, la ausencia de observadores apostados en Europa occidental que se hayan puesto a la tarea de refinar los parámetros de la órbita solar: Regiomontano observó el Sol y corrigió el valor de la oblicuidad de la eclíptica, pero al parecer siguió utilizando datos modificados de las tablas alfonsíes para sus *Ephemerides*. Tal vez ello se explica por el hecho de que los marineros del Renacimiento toleraban errores relativamente grandes en sus observaciones del Sol. **Marcondes de Souza** (1960) señala los errores en la determinación de la latitud basada en observaciones de altura por el meridiano cometidos por un cosmógrafo de las calidades de Duarte Pacheco a inicios del siglo XVI: algunos van desde 1 hasta 4 grados, lo que es excesivo si se considera que un error de 1 grado implica una indeterminación de cerca de 110 km.

No debemos olvidar que en la expedición de Magallanes-Elcano, por más que haya ajustado las tablas de declinación del Sol en algún punto del recorrido, Andrés de San Martín no tenía los medios para conocer la verdadera extensión del Pacífico ni, mucho menos, saber que al atravesar dicho océano y retornar a Europa desde el oriente la expedición perdería un día con relación al calendario con el que habían partido, por lo que los datos de declinación utilizados por Albo ya arrastraban un error de varios minutos de arco, pues correspondían a un día diferente. La incertidumbre derivada de los errores de observación, de los instrumentales y de los que conllevaban los datos astronómicos, se suplía, en gran medida, por el talento y la experiencia respaldada por la navegación de “estima”, lo que no resta ningún valor al aporte de las mediciones astronómicas que se irían refinando con el tiempo hasta el punto de seguir utilizándose hoy, en la era del posicionamiento con satélites artificiales.

Agradecimientos

El autor expresa su más sincero agradecimiento a los tres revisores anónimos, cuyos comentarios y sugerencias permitieron mejorar la versión original de este manuscrito. Esta investigación se enmarca en el proyecto Hermes 52596 de la Universidad Nacional de Colombia.

Conflicto de intereses

El autor declara no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Bensaúde, J.** (1912). *L'astronomie nautique au Portugal a l'époque des grandes de'couvertes*. Librería Académica de Von Max Drechsel.
- Chabás, J.** (1998). Astronomy in Salamanca in the Mid-fifteenth Century: The Tabulae resolutae. *Journal for the History of Astronomy*, 29, 167-175. <https://doi.org/10.1177/002182869802900209>
- Chabás, J.** (2014). Aspects of Arabic influence on astronomical tables in medieval Europe. *Suhayl, Journal for the History of the Exact and Natural Sciences in Islam*, 13, 23-40.
- Chabás, J., Goldstein, B. R.** (2000). Astronomy in the Iberian Peninsula: Abraham Zacut and the transition from manuscript to print. *Transactions of the American Philosophical Society*, 90, parte 2.

- Chabás, J., Goldstein, B. R.** (2003). The Alfonsine Tables of Toledo Vol. 8, Springer Science & Business Media.
- de Elizalde, A. K.** (2019) Ciencia, náutica y hombres en la primera circunnavegación. *Cuadernos de investigación histórica*, 36, 221-250. <https://doi.org/10.51743/cih.87>
- Dreyer, J. L. E.** (1953). *A History of Astronomy from Thales to Kepler*. Dover Publications.
- Duke, D.** (2008). Four lost episodes in ancient solar theory. *Journal for the History of Astronomy*, 39, 283-296.
- Fernández de Enciso, M.** (1519). *Summa de Geographia*. <https://dicter.usal.es/?obra=FernandezEnciso>
- Gessner, S.** (2021). Trepidation spheres: variant representations of the eight sphere and the debate about the movement of the apogees and the fixed stars in Alfonsine astronomy. *Centaurus*, 63, 714-754. <https://doi.org/10.1111/1600-0498.12412>
- Goldstein, R. B.** (1994). Historical perspectives on Copernicus's account of precession. *Journal for the History of Astronomy*, 1994, 189-197. <https://doi.org/10.1177/002182869402500302>
- Goldstein, R. B.** (1998). Abraham Zacut and the Medieval Hebrew Astronomical Tradition. *Journal for the History of Astronomy*, 29(2), 177-186. <https://doi.org/10.1177/002182869802900210>
- Goldstein, B. R., Chabás, J.** (2001). The maximum solar equation in the Alfonsine tables. *Journal for the History of Astronomy*, 32, 345-348.
- Hughes, D. W.** (1989). Hipparchus's, spring and summer and the ellipticity of the Earth's orbit. *Journal of the British Astronomical Association*, 99, 90-94.
- Jones, A.** (1991). Hipparchus's computations of solar longitudes. *Journal for the History of Astronomy*, 22, 101-125. <https://doi.org/10.1177/002182869102200201>
- Jones, A.** (2017). Ptolemy's handy tables. *Journal for the History of Astronomy*, 48, 238-241. <https://doi.org/10.1177/0021828617706254>
- King, D. A., Samsó, J., Goldstein, B. R.** (2001). Astronomical handbooks and tables from de Islamic world (750-1900): an interim report. *Suhayl, Journal for the History of the Exact and Natural Sciences in Islam*, 2, 9-105.
- Laguarda, R. A.** (1959). Las tablas náuticas de la expedición de Magallanes-Elcano. *Boletín de la Real Academia de la Historia*, 144, 57-73.
- Luque, E. J., Miranda, J.** (2020). *A 500 años de la primera vuelta al mundo: una mirada histórica a la expedición Magallanes-Elcano*. Universidad de Sevilla.
- Maeyama, Y.** (1998). Determination of the Sun's orbit: Hipparchus, Ptolemy, al-Battani, Copernicus, Tycho Brahe. *Archive for History of Exact Sciences*, 53, 1-49.
- Marcondes de Souza, T. O.** (1960). A astronomia náutica na época dos descobrimentos marítimos. *Revista de História*, 20, 41-63.
- Mena, C.** (2020). Conocer y dominar los astros. El piloto Andrés de San Martín y la expedición de Magallanes-Elcano. *Temas Americanistas*, 44, 197-231. <https://doi.org/10.12795/Temas-Americanistas.2020.i44.08>
- Mercier, R.** (1977). Studies in the medieval conception of precession. *Archives Internationales d'Histoire des Sciences Oxford*, 27, 33-71.
- Morelon, R.** (2019). *General survey of Arabic astronomy*. Encyclopedia of the History of Arabic Science, 1-19.
- Mozaffari, S. M.** (2018). An analysis of medieval solar theories. *Archive for History of Exact Sciences*, 72, 191-243. <https://doi.org/10.1007/s00407-018-0207-1>
- Neugebauer, O.** (1956). The transmission of planetary theories in ancient and medieval astronomy. *Scripta Mathematica*, 22, 165-192.
- Neugebauer, O.** (1962a). *The astronomical tables of Al-Khwarizmi*. Ejnar Munksgaard Publications.
- Neugebauer, O.**, (1962b). Thabit ben Qurra "On the solar year" and "On the motion of the eight spheres". *Proceedings of the American Philosophical Society*, 106, 264-299.
- North, J.** (1995). *The Norton History of Astronomy and Cosmology*. W. W. Norton & Company.
- Nothhaft, C. P. E.** (2021). Ephemerides in high medieval Europe: the textual evidence. *Journal for the History of Astronomy*, 52, 33-52. <https://doi.org/10.1177/0021828620981432>
- Obregón, M.** (1988). *La primera vuelta al mundo*. Academia Colombiana de Historia, Plaza & Janés.
- Pouille, E.** (1988). The Alfonsine Tables and Alfonso X of Castille. *Journal for the History of Astronomy*, 19, 97-113. <https://doi.org/10.1177/002182868801900202>
- Proverbio, E.** (1994). Astronomical and sailing tables form the second half of the 15th century to the middle of the 16th century. *Memorie della Società Astronomia Italiana*, 65, 469-496.

- Regiomontano, J.** (1474). *Ephemerides*. <https://archive.org/details/ljs300/page/n1/mode/2up>
- Regiomontano, J.** (1476). *Tabulae Directionum et Projectionum* (manuscrito). <https://archive.org/details/ljs172/page/n1/mode/2up>
- Samsó, J.** (1984). Algunas notas sobre el modelo solar y la teoría de la precesión de los equinoccios en la obra astronómica de Alfonso X. *Dynamis: Acta Hispanica ad Medicinae Scientiarumque Historiam Illustrandam*, 4, 81-114.
- Samsó, J.** (1987). On the solar model and the precession of the equinoxes in the Alphonsine Zij and its Arabic sources. International Astronomical Union Colloquium, *Cambridge University Press*, 91, 175-183.
- Samsó, J.** (2012). “Dixit Abraham Iudeus”: algunas observaciones sobre los textos astronómicos latinos de Abraham ibn Ezra. *Iberia Judaica*, 4, 171-200.
- Samsó, J.** (2015). Al-Andalus, a bridge between Arabic and European science. *Alhadra*, 1, 101-125.
- Samsó, J.** (2019). Ibn Ishaq and the Alfonsine Tables. *Journal for the History of Astronomy*, 50, 360-365. <https://doi.org/10.1177/0021828619864472>
- Sánchez, A.** (2021). Making a global image of the world: science, cosmography and navigation in times of the first circumnavigation of Earth, 1492-1522. *Culture and History Digital Journal*, 10, 1-24. <https://doi.org/10.3989/chdj.2021.014>
- Tihon, A., Mercier, R., Chabás, J.** (2013). Ptolemy’s Handy Tables. Tables A1- A2. *Aestimatio: Sources and Studies in the History of Science*, 10, 106-109. <https://doi.org/10.33137/aestimatio.v10i0.26026>
- Toomer, G. J.** (1968). A survey of the Toledan Tables. *Osiris*, 15, 5-174.
- Toomer, G. J.** (1998). *Ptolomey’s Almagest*. Princeton University Press.
- van der Werf, S.** (2019). Nautical tables for Vasco de Gama, 1497-1500? *Journal for the History of Astronomy*, 50, 326-338. <https://doi.org/10.1177/0021828619864472>
- van der Werf, S.** (2017). History and critical analysis of fifteenth and sixteenth century nautical tables. *Journal for the History of Astronomy*, 48, 207-232. <https://doi.org/10.1177/0021828617705244>
- Vieira, A.** (2005). Náutica e cartografia náutica na origem da ciência moderna. *Navigator*, 1, 53-68.
- Wittmann, A.** (1979). The obliquity of the ecliptic. *Astronomy & Astrophysics*, 73, 129- 131.
- Zacuto, A.** (1502). *Almanach perpetuum celestium motuum: (Radix 1473)*. <https://purl.pt/22001/1/index.html#/1/html>

Artículo original

La función zeta sobre superficies abstractas de Riemann: Un primer acercamiento

The zeta function on abstract Riemann surfaces: A first approach

 Yamidt Bermudez-Tobón^{1,*},  Bilson Castro^{2,4},  Pedro Hernandez-Rizzo³

¹Universidad del Valle, Cali, Colombia

²ICMAT, Madrid España

³Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

⁴Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España

Resumen

El principal objetivo de este artículo es estudiar una de las funciones análogas a la función zeta. Precisamente, presentamos y probamos algunas de las propiedades de la función zeta asociada a una superficie abstracta de Riemann con cuerpo de constantes finito. El resultado principal, será el de establecer la equivalencia entre la hipótesis de Riemann en este contexto con la llamada cota de Hasse-Weil para el número de puntos racionales sobre la mencionada superficie (ver Teorema 6). Este artículo de carácter divulgativo presenta de forma ordenada y rigurosa, centrándose en los resultados del área sin contribuciones originales, los distintos conceptos y resultados fundamentales de la teoría a través de una presentación amena y de una adecuada bibliografía. A modo de conclusión se ilustra, de manera informal, como establecer la conjetura de Birch–Swinnerton-Dyer, uno de los llamados *Problemas del Milenio* (Wiles, 2006).

Palabras clave: Hipótesis de Riemann; Riemann-Roch; curva algebraica; función zeta; cota de Hasse-Weil

Abstract

The aim of this paper is to study one of the analogous functions to the zeta function. Precisely, we present and prove properties of the zeta function associated to an abstract Riemann surface with a finite field of constants. The main result will be to establish the equivalence between the Riemann hypothesis in this context with the so-called Hasse-Weil bound for the number of rational points on the mentioned surface (see Theorem 6). This expository paper presents in an orderly and rigorous way, focusing on the results of the area without original contributions, the different concepts and fundamental results of the theory through a pleasant presentation and an adequate bibliography. By way of conclusion it is illustrated, in an informal way, how to establish the Birch–Swinnerton conjecture, one of the so-called "Millennium Problems"). (Wiles, 2006)

Keywords: Riemann hypothesis; Riemann-Roch; algebraic curve; Zeta function; Hasse-Weil bound.

Citación: Bermudez-Tobón Y, Castro B, Hernandez-Rizzo P. La función zeta sobre superficies abstractas de Riemann: Un primer acercamiento. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)693-715, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1914>

Editor: Francisco José Marcellán Español

***Correspondencia:**

Yamid Bermudez Tobon;
yamid.bermudez@correounivalle.edu.co

Recibido: 2 de mayo de 2023

Aceptado: 27 de julio de 2023

Publicado en línea: 8 de septiembre de 2023



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

Introducción

En su único artículo relacionado con la teoría de números, *Ueber die Anzahl der Primzahlen unter einer gegebenen Grösse* (en traducción propia, *sobre la cantidad de números primos menores que una magnitud dada*) Riemann presenta y desarrolla las principales propiedades de la que hoy es conocida como la *función zeta de Riemann*. Esta se define para cada número complejo s , con $\text{Re}(s) > 1$, por $\zeta(s) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{1}{n^s}$. Él afirmó, sin demostración, que la extensión de esta a todos los números complejos poseía sus ceros no-triviales sobre la recta $\text{Re}(s) = 1/2$ (ya que los ceros triviales de dicha extensión son los enteros pares no negativos). Desde entonces esta afirmación permanece sin demostración o ejemplo que la refute, conocida como la *hipótesis de Riemann*.

El origen de la hipótesis no podría ser más “místico”: comprender la distribución de los números primos. Estos últimos hacen parte de la naturaleza propia de las matemáticas, la física y el universo. Esta secuencia de números está presente en diversos fenómenos de las matemáticas y permea teorías, por mencionar algunas, como la variable compleja, la teoría de números, los sistemas dinámicos, la teoría de grafos, la geometría algebraica y la criptografía. En todas estas áreas, hace presencia o bien la función zeta de Riemann o bien sus generalizaciones o funciones análogas. Y por si fuera poco, un sinnúmero de aplicaciones en física e ingeniería tienen asidero en ciertas funciones zeta y funciones zeta locales. Por mencionar algunas, la comprensión de la teoría de cuerdas, fenómenos relacionados a la cuantización de las fuerzas fundamentales (Sierra, 2019) (Castro & Maecha, 2004), Neuroingeniería (Domenica & Vincent, 2009), la seguridad informática. En lo referente a esto último, siendo un poco más concretos, podemos de manera corta precisar lo siguiente: la base de toda la criptografía moderna radica en la esporádica aparición de los números primos. Todos los protocolos, algoritmos y normas criptográficas parten de la idea de que es imposible prever cuándo surgirá el siguiente número primo. De este modo, un atacante debe probar todas las posibles combinaciones para intentar entrar en un sistema. Actualmente, debido a la fortaleza de estos algoritmos y al poder de los ordenadores, un atacante tardaría una media de entre 20 y 30 años en intentar forzarlos. Sin embargo, si se demostrara la veracidad de la hipótesis de Riemann, el trabajo del atacante se simplificaría enormemente (Koblitz, 1994).

El principal objetivo de este artículo es estudiar una de las funciones análogas a la función zeta. Precisamente, presentamos y probamos algunas de las propiedades de la función zeta asociada a una superficie abstracta de Riemann definida sobre un cuerpo finito. El resultado principal, es establecer la equivalencia entre la hipótesis de Riemann en este contexto con la llamada cota de Hasse-Weil para el número de puntos racionales sobre la mencionada superficie. Este resultado no solo permitió establecer una diferencia significativa con la conjetura en el caso más conocido de funciones zeta sobre los números complejos, sino, que, por el contrario, permitió dar una prueba de lo que hoy es conocido como teorema de Hasse-Weil (Weil, 1979), (Weil, 1948). Un objetivo secundario, pero no menos importante, es el de provisionar la incipiente literatura en español que existe sobre temas relacionados con la geometría aritmética y, en consecuencia, este artículo puede ser entendido como una invitación al estudio de esta importante área de las matemáticas, en donde se enmarcan problemáticas como las aquí estudiadas.

Así como la función original de Riemann y su hipótesis han generado impacto y un desarrollo extraordinario en las matemáticas, esta versión análoga jugó un papel determinante en el siglo XX, en la década de los 40, en el área de la geometría aritmética. No solo por su demostración en sí, sino también, por el valor histórico del contexto dramático en que se gestaron las ideas que llevaron a la demostración de esta equivalencia. Para mayores detalles ver (Hindry, 2012) y las referencias ahí citadas.

En su tesis doctoral, Emil Artin fue el pionero en considerar la función zeta de Dedekind, un análogo para las funciones zeta de Riemann definidas sobre cuerpos de números al-

gebraicos. No obstante, la versión de Artin fue definida para extensiones de cuerpos de funciones algebraicas sobre un cuerpo finito. A pesar de que la hipótesis de Riemann no fue el tema principal de su tesis, sí fue el primero en mencionar como un hecho curioso, que la función zeta por él definida, para ciertos polinomios en una variable con coeficientes en el cuerpo de funciones, los ceros no-triviales de esta tenían parte real $\frac{1}{2}$. Estas ideas fueron consolidadas en los desarrollos posteriores de Deuring, Hasse y Schmidt y alcanzan su esplendor con la demostración de la versión de la hipótesis en este contexto para curvas elípticas por Hasse.

Este tipo de analogías, entre afirmaciones válidas para cuerpos de números algebraicos y cuerpos de funciones algebraicas, no eran extrañas en la época. En efecto, Kronecker fue el pionero en este tipo de tratamientos, cautivando a un gran número de matemáticos, entre ellos Weil. Es André Weil, que con su visión profunda e innovadora, transforma los esbozos previos en una obra monumental. En efecto, inicia con la demostración del análogo de la hipótesis para curvas, proponiendo su extensión para variedades de dimensión superior que durante mucho tiempo fueron conocidas como las conjeturas de Weil y luego como los teoremas de Deligne-Grothendieck, siendo el motor propulsor de un desarrollo estupendo de la geometría algebraica. Y no fue solo eso, hoy por hoy la cota de Hasse-Weil juega un papel determinante en las aplicaciones relacionadas con el desarrollo de la teoría de códigos, tecnologías de la información y en la construcción de curvas “con muchos puntos racionales” conocidas como curvas maximales. Para conocer mayores detalles de esta fantástica parte de la historia de las matemáticas recomendamos (Roquette, 2018) y para estudiar más sobre los alcances teóricos de lo iniciado por Weil recomendamos (Milne, 2017) y las referencias allí citadas.

Para orientar al lector, proporcionamos algunos detalles sobre el contenido de las secciones. La segunda y tercera sección son reservadas a la presentación de las superficies abstractas de Riemann y a una revisión rápida de los principales resultados relacionados con ellas, como por ejemplo, el teorema de Riemann-Roch. La cuarta sección es dedicada al estudio de propiedades y resultados principales de la función zeta definida sobre una superficie abstracta de Riemann con cuerpo de constantes finito. La quinta sección es dedicada a los preliminares y a la demostración del resultado principal de este artículo, esto es, la equivalencia entre la hipótesis de Riemann en este contexto y la cota de Hasse-Weil. La sexta y última sección, la que esperamos sea una invitación a continuar con el estudio de estos fascinantes temas, ilustra de manera informal como se puede establecer con lo aprendido en las secciones previas. Por un lado, la conjetura de Birch-Swinnerton-Dyer, uno de los llamados *Problemas del Milenio* (Wiles, 2006) y, por otro lado, el teorema de Deligne-Grothendieck.

Superficies abstractas de Riemann: Una revisión rápida

En esta sección se presentan las *superficies abstractas de Riemann*, como los objetos donde tiene asidero la teoría de funciones zeta propuesta por Weil. Estas superficies se encuentran en estrecha relación con la teoría de cuerpos de funciones algebraicas en una variable. Esta relación, que también es destacada en esta sección, será crucial para los objetivos de este artículo. Para mayores detalles de lo aquí expuesto, recomendamos (Roquette, 2018), (Lorenzini, 1996, Cap V).

Definición 1. Sea K un cuerpo. Una valuación de K con grupo de valores \mathbb{Z} es una función sobreyectiva $v : K \rightarrow \mathbb{Z} \cup \{\infty\}$ que satisface:

- $v(ab) = v(a) + v(b)$, para cada $a, b \in K^*$.
- $v(a + b) \geq \min\{v(a), v(b)\}$, para cada $a, b \in K^*$.
- $v(0) = \infty$.

Si existe K_0 un subcuerpo de K tal que $v(c) = 0$, para cada $c \in K_0^*$, entonces se dice v es una *valuación con cuerpo de constantes* K_0 .

Ejemplo 1. Sea z un elemento trascendente sobre \mathbb{C} , $\mathbb{C}[z]$ el anillo de polinomios en la variable z y $\mathbb{C}(z)$ su cuerpo de fracciones. Para cualquier función racional $h = \frac{f}{g} \in \mathbb{C}(z)$, con $\text{mcd}(f, g) = 1$ y un elemento $z_0 \in \overline{\mathbb{C}} := \mathbb{C} \cup \{\infty\}$, definimos $o(h, z_0)$ como el número entero asociado al orden del cero o polo de h en z_0 , esto es, el menor entero m tal que $h = (z - z_0)^m \frac{f}{g}$, donde $f, g \in \mathbb{C}[z]$ y $f(z_0) \neq 0, g(z_0) \neq 0$. Así, se define la función sobreyectiva

$$\begin{aligned} v_{z_0} : \mathbb{C}(z) &\longrightarrow \mathbb{Z} \cup \{\infty\} \\ h &\longmapsto o(h, z_0) \end{aligned}$$

Es fácil verificar que v_{z_0} es una valuación con grupo de valores \mathbb{Z} y con cuerpo de constantes \mathbb{C} . Más aún, la recíproca también es cierta: Si $v : \mathbb{C}(z) \rightarrow \mathbb{Z} \cup \{\infty\}$ es una valuación con cuerpo de constantes \mathbb{C} , entonces existe $z_0 \in \mathbb{C}$ tal que $v = v_{z_0}$. En efecto, se darán dos casos:

1. Si $v(z) \geq 0$, entonces $v(h) \geq 0$ para todo $h \in \mathbb{C}[z]$. Por la sobreyectividad de v , existe $h = \frac{f}{g} \in \mathbb{C}(z)$, no nulo, tal que $v(h) > 0$. En consecuencia, $v(f) = v(g \cdot h) = v(g) + v(h) > 0$. Por el Teorema Fundamental del álgebra (TFA), existen $a, z_1, \dots, z_n \in \mathbb{C}$ tales que $f = a(z - z_1) \cdots (z - z_n)$, de donde al tomar su valuación $v(f) = v(z - z_1) + \cdots + v(z - z_n) > 0$ y así, $v(z - z_0) > 0$ para algún $z_0 := z_j$. Consecuentemente, $v(z - c) = 0$ para cada $c \in \mathbb{C}$ y $c \neq z_0$. En efecto, $0 = v(c - z_0) = v(z - z_0 - (z - c)) \geq \min\{v(z - z_0), v(z - c)\}$, por lo tanto $v(z - c) = 0$, ya que $v(z - z_0) > 0$.

Nuevamente, como aplicación del TFA, cada $h \in \mathbb{C}(z)^*$ se escribe de modo único como $h = b \prod_{c \in \mathbb{C}} (z - c)^{m_c}$, donde $b \in \mathbb{C}^*$, $m_c \in \mathbb{Z}$ y $m_c = 0$ para casi todo $c \in \mathbb{C}$. De aquí, se sigue que

$$v(h) = \sum_{c \in \mathbb{C}} m_c v(z - c) = m_{z_0} v(z - z_0).$$

En conclusión, $v(z - z_0)$ es un generador del grupo $v(\mathbb{C}(z)^*) = \mathbb{Z}$, que al ser $v(z - z_0) > 0$, concluimos $v(z - z_0) = 1$.

2. Si $v(z) < 0$. Entonces para $f = a_0 + \cdots + a_n z^n \in \mathbb{C}[z]$, un polinomio no-nulo de grado n , se sigue $v(a_n z^n) = n v(z) < v(a_j z^j)$ con $j = 0, \dots, n - 1$. Así, para f se tiene que, $v(f) = n v(z) = \text{grado}(f) v(z)$, ya que el mínimo es alcanzado una única vez, (Stichtenoth, 2008, pag. 5).

Ahora, para cada $h = \frac{f}{g} \in \mathbb{C}(z)^*$ con f y g de grados n y m , respectivamente, se tiene

$$v(h) = v(f) - v(g) = (n - m)v(z).$$

En particular, $v(z)$ es un generador del grupo $v(\mathbb{C}(z)^*) = \mathbb{Z}$ y ya que $v(z) < 0$, concluimos que $v(z) = -1$, esto es, $v(\frac{1}{z}) = 1$ (es decir, "la valuación con un único cero en el infinito").

En realidad, el ejemplo anterior es la demostración, con las adaptaciones naturales, de la siguiente proposición.

Proposición 1. Sea K un cuerpo algebraicamente cerrado, z un elemento trascendente sobre K y $K(z)$ el cuerpo de fracciones racionales en la variable z . Existe una biyección entre los puntos de la recta proyectiva $\mathbb{P}_K^1 := K \cup \infty$ y las valuaciones de $K(z)|K$ con grupo de valores \mathbb{Z} y cuerpo de constantes K .

La Proposición 1 motiva la siguiente definición.

Definición 2. Sea $L|K$ una extensión de cuerpos. El conjunto

$$S_{L|K} := \{v \mid v \text{ es valuación de } L|K \text{ con } v|_K = 0\},$$

es llamado *superficie abstracta de Riemann de $L|K$* .

A la luz de la Definición 2, la Proposición 1 afirma que $S_{K(z)|K}$ está en biyección con la recta proyectiva \mathbb{P}_K^1 , si K es algebraicamente cerrado. En otras palabras, $S_{K(z)|K}$ define en realidad un objeto que podríamos considerar como cierta geometría. Esto no es casualidad, en realidad, las superficies abstractas de Riemann son relacionadas a objetos geométricos concretos. Para conocer más acerca esta relación y el estudio topológico de estos objetos, ver (Chevalley, 1951, Cap I) o (Rosen, 2010, Cap V). Un caso relevante es cuando K es un cuerpo algebraicamente cerrado. En este caso es posible demostrar que toda superficie abstracta de Riemann corresponde al modelo no-singular de una curva algebraica proyectiva y así, son ejemplos de superficies (conexas y compactas) de Riemann (ver, por ejemplo, (Lorenzini, 1996, p. 241)). En realidad, una de las principales consecuencias del teorema de Riemann-Roch, que será presentado en esta sección, es la de determinar morfismos $S_{L|K} \rightarrow \mathbb{P}_K^n$ y las condiciones para que este sea una inmersión. En este último caso, la imagen C de $S_{L|K}$ por este morfismo corresponde a una curva algebraica proyectiva suave. Desde un enfoque amplio, uno de los objetivos de este artículo es exhibir ciertas propiedades aritméticas de estos objetos y de como ellas están relacionadas a invariantes (topológicos-) geométricos y viceversa. En efecto, a continuación veremos lo que de alguna forma justifica el nombre de superficie de Riemann para estos objetos, ya que definen un recubrimiento ramificado de la recta proyectiva.

Considere $L|K$ un *cuerpo de funciones algebraicas en una variable sobre K* , esto es, L es una extensión de K , con grado de trascendencia igual a 1 sobre K . Para $h \in L \setminus K$, una trascendente sobre K , tenemos que $[L : K(h)]$ es finita y, en particular, algebraica. De esta forma, los cuerpos de funciones algebraicas son los análogos en la teoría de cuerpos de funciones a los cuerpos de números algebraicos en la teoría de números, entendiendo por estos últimos, aquellos cuerpos que son extensiones finitas de los números racionales.

Ahora, para cada $w \in S_{L|K}$, siendo w un homomorfismo de grupos sobre $K(h)^*$, se sigue que $w(K(h)^*)$ es un subgrupo no trivial de \mathbb{Z} , digamos $w(K(h)^*) = e\mathbb{Z}$ para algún entero $e > 0$. Definimos $e_w := e$ por el *índice de ramificación de w sobre $K(z)$* . De esta forma, es fácil verificar que $\frac{1}{e_w}w|_{K(h)} \in S_{K(h)|K}$ y, por consiguiente, define la función:

$$\begin{aligned} S_{L|K} &\longrightarrow S_{K(h)|K} \\ w &\longmapsto \frac{1}{e_w}w|_{K(h)}. \end{aligned}$$

Si K es algebraicamente cerrado, la Proposición 1 permite establecer la función

$$h : S_{L|K} \longrightarrow \mathbb{P}_K^1 \tag{1}$$

donde para cada $w \in S_{L|K}$, $h(w)$ será el único valor asociado a w sobre la recta proyectiva $K \cup \{\infty\}$ el cual es llamado de *valor de h en w* . Así mismo, el entero $w(h)$ es llamado *orden de h en el punto w* . Por construcción, si $w(h) \geq 0$ entonces $h(w) \in K$ es la única constante tal que $w(h - h(w)) > 0$. Por el contrario, si $w(h) < 0$, entonces $h(w) = \infty$. En resumen, cada $h \in L \setminus K$ define una función $h : S_{L|K} \rightarrow \mathbb{P}_K^1$. En aras de la completitud, si $h \in K$, digamos $h = c \in K$, se define (naturalmente) la función constante por $h(w) = c$ para cada $w \in S_{L|K}$. En definitiva, cada $h \in L$ define la función $h : S_{L|K} \rightarrow \mathbb{P}_K^1$.

Ahora, para $w \in S_{L|K}$ el subanillo de L , denominado *anillo de valuación de w* , es $\mathcal{O}_w := \{h \in L \mid w(h) \geq 0\}$. Este es un anillo de valuación, local, con cuerpo de fracciones L y único ideal maximal $\mathfrak{m}_w := \{w \in L \mid w(h) > 0\}$. El cociente $K_w := \mathcal{O}_w / \mathfrak{m}_w$, define un cuerpo llamado el *cuerpo residual de w* . Ya que $K \subseteq \mathcal{O}_w$ y $K \cap \mathfrak{m}_w = \{0\}$, se sigue $K \subseteq K_w$.

Por otro lado, si $w \in S_{L|K}$ es una valuación *que extiende a v* , esto es, $v = w|_{K(h)}$, se sigue que $\mathcal{O}_v \subseteq \mathcal{O}_w$ y $\mathfrak{m}_v = \mathfrak{m}_w \cap \mathcal{O}_v$. Esto permite identificar $K_v \subseteq K_w$ y, en consecuencia, definir $f_{w|v} := [K_w : K_v]$ el *índice de inercia de w sobre v* .

Un resultado importante y con aplicaciones destacables en la teoría de cuerpos de funciones en una variable es la siguiente desigualdad, que será presentada sin demostración. Para conocer demostraciones de este resultado sugerimos (Samuel & Zariski, 2013, Thm. 19, p. 55) o (Stichtenoth, 2008, Prop. 1.1.3 p.13). Para números algebraicos, el resultado análogo es la de una igualdad. Para conocer ejemplos donde la desigualdad es estricta, visite (Samuel & Zariski, 2013, §11, p. 62).

Teorema 1 (Desigualdad Fundamental). *Sean $L|L_0$ una extensión de cuerpos finita (por ejemplo, si $L_0 = K(h)$) y v una valuación de L_0 con grupo de valores \mathbb{Z} . Considere w_1, \dots, w_m todas las valuaciones de L que extienden a la valuación v . Denote por e_1, \dots, e_m y f_1, \dots, f_m sus índices de ramificación y de inercia, respectivamente. Entonces*

$$e_1 f_1 + \dots + e_m f_m \leq [L : L_0]$$

En particular, $m \leq [L : L_0] < \infty$

Una consecuencia elemental de la desigualdad fundamental es que $[K_v : K] < \infty$, para cada $v \in S_{L|K}$. Esto permite definir el *grado* de una valuación, que denotamos por $d(v) := [K_v : K]$. Ahora, diremos que v es un *punto racional* de $S_{L|K}$ si $d(v) = 1$. El conjunto de puntos racionales, será denotado por $S_{L|K}^{\text{rac}}$.

En general, el conjunto de puntos racionales de $S_{L|K}$ es un subconjunto propio. Por el contrario, si K es un cuerpo algebraicamente cerrado, entonces todos los puntos de la superficie son racionales, esto es, $S_{L|K} = S_{L|K}^{\text{rac}}$.

Divisores y teorema de Riemann-Roch

Sea $L|K$ un cuerpo de funciones algebraicas en una variable sobre K . Definimos un *divisor* D de $S_{L|K}$ por la suma formal

$$D = \sum_{v \in S_{L|K}} n_v \cdot v$$

con $n_v \in \mathbb{Z}$ para cada $v \in S_{L|K}$, y llamado *la multiplicidad de D en v* , donde $n_v = 0$ para casi todo v .

Se denotará por $\text{Div}(L|K)$ el conjunto de divisores $S_{L|K}$. Claramente, a partir de la definición, admite una estructura de grupo abeliano libre, con suma “componente a componente”: para $D = \sum n_v v$ y $E = \sum m_v v$ divisores $D + E := \sum (n_v + m_v) v$. Más aún, tenemos un homomorfismo de grupos abelianos:

$$\begin{aligned} \partial : \text{Div}(L|K) &\longrightarrow \mathbb{Z} \\ D &\longmapsto \partial(D) := \sum n_v d(v). \end{aligned} \tag{2}$$

En particular, si K es algebraicamente cerrado, entonces $\partial(D) = \sum n_v$.

El divisor $D = \sum n_v v$ es llamado *efectivo* si $n_v \geq 0$, para cada v . Esta propiedad del divisor D , que denotamos por $D \geq 0$, permite dotar de un orden parcial al grupo $\text{Div}(L|K)$, como sigue: para $D = \sum n_v v$ y $E = \sum m_v v$ divisores, $D \leq E$ si y solo si $0 \leq E - D$.

En definitiva, $\text{Div}(L|K)$ es un grupo abeliano libre y parcialmente ordenado.

Ejemplo 2. Sean $L|K$ un cuerpo de funciones algebraicas, $h \in L$ con K algebraicamente cerrado. Se sabe que h define una función $h : S_{L|K} \rightarrow \mathbb{P}_K^1$ y también define naturalmente dos divisores sobre $S_{L|K}$:

- **Divisor de ceros:** $(h)_0 = \sum_{h(v)=0} v(h)v$.
- **Divisor de polos:** $(h)_\infty = \sum_{h(v)=\infty} v(h)v$.

Generalizando lo anterior, considere $L|K$ un cuerpo de funciones algebraicas, con K no necesariamente algebraicamente cerrado, y $h \in L$ una función algebraica. Defina el *divisor principal* por:

$$(h) := \sum_{v \in S_{L|K}} v(h)v = (h)_0 - (h)_\infty,$$

donde $(h)_0 := \sum_{v(h)>0} v(h)v$ y $(h)_\infty := \sum_{v(h)<0} -v(h)v$ son llamados *divisores de ceros* y *polos* asociados a h , respectivamente. Observe que si $h \in K$ entonces $(h) = 0$, ya que $v(h) = 0$, para toda $v \in S_{L|K}$.

El Ejemplo 2 muestra una relación de los divisores y las funciones definidas sobre superficies de Riemann. En realidad, existen relaciones más concretas y con importantes consecuencias teóricas, como lo muestra la siguiente digresión.

Para $D = \sum n_v v$ un divisor de $L|K$, se define el K -espacio vectorial:

$$L(D) := \{h \in L \mid v(h) \geq -n_v, \forall v \in S_{L|K}\}.$$

Grosso modo, a partir del Ejemplo 2, este espacio contiene a las funciones cuyas multiplicidades sobre sus ceros y polos son controladas por las multiplicidades de v en D . Un problema importante de la teoría de superficies abstractas de Riemann es relacionado al cálculo de la dimensión de estos espacios. Una respuesta conclusiva la da el teorema de Riemann-Roch, que será presentado más adelante.

Ejemplo 3. Sea $L = K(z)$, con K algebraicamente cerrado. Considere $D = \sum n_c v_c + n_\infty v_\infty$, donde $c \in K$ está en correspondencia con el polinomio irreducible $f_c := (z - c)$ en $K[z]$ (ver Ejemplo 1). Denote por $d := \partial(D) = \sum n_p + n_\infty$. Así,

$$L(D) = \{h \in K(z) \mid v_c(h) \geq -n_c, v_\infty(h) \geq -n_\infty\}.$$

Ahora, defina la función racional $f := \prod f_c^{-n_c} \in K(z)$, (determinada por D). Esta función, cumple $v_c(f) = -n_c$, para cada $c \in K$, y $v_\infty(f) = \sum n_c$, ya que los polos de $f(z)$ están en correspondencia con los ceros de $f(z^{-1})$. De aquí, es fácil ver que

$$\begin{aligned} L(D) &= \{fh \mid h \in K(z), v_c(fh) \geq -n_c, v_\infty(fh) \geq -n_\infty\} \\ &= \{fh \mid h \in K(z), v_c(h) \geq 0, v_\infty(h) \geq -d\} \\ &= \{fh \mid h \in K[z], v_\infty(h) \geq -d\} \\ &= \{fh \mid h \in K[z], \text{grado}(h) \leq d\}. \end{aligned}$$

Así, $L(D)$ es un K -espacio vectorial de dimensión $d + 1$, siempre que $d \geq 0$, cuya base es definida por $\{f, xf, \dots, x^d f\}$. En caso contrario, su dimensión será cero. En resumen,

$$\dim_K L(D) = \begin{cases} d + 1 & \text{si } d \geq 0 \\ 0 & \text{si } d < 0. \end{cases} \tag{3}$$

Ahora para $h \in L \setminus K$, motivados por los ejemplos anteriores, surgen inmediatamente dos preguntas: ¿Son, en general, $(h)_0$ y $(h)_\infty$ no-nulos? y ¿por qué las sumas de $(h)_0$ y $(h)_\infty$ son finitas? Para responder a ellas, observemos que basta responderlas para $(h)_\infty$, ya que $(h^{-1})_\infty = (h)_0$. Ahora, a partir de los comentarios previos y posteriores en la construcción de la función h en (1), si $h \in L \setminus K$ es tal que $v(h) < 0$ para $v \in S_{L|K}$, tenemos que $v|_K = v_\infty$. En otras palabras, v es una extensión de la valuación v_∞ de $S_{K(h)|K}$. Consecuentemente, la primera pregunta se responde garantizando la existencia de una extensión para v_∞ . No obstante, este es uno de los problemas centrales de la teoría de superficies abstractas de

Riemann, cuya demostración se desvía un poco de los intereses de este artículo y por tal motivo asumiremos su existencia. Para un estudio exhaustivo de este tema vea (Chevalley, 1951), p. 15-18. Ahora, por el Teorema 1, tenemos que la cantidad de extensiones es acotada por $[L : K(h)]$, que siempre es finito, y así la suma en $(h)_\infty$ será finita. En resumen, la digresión aquí hace parte de la demostración de la siguiente proposición.

Proposición 2. *Sea $L|K$ un cuerpo de funciones algebraicas y D un divisor. Si $D = 0$ entonces $L(D) = K$, es decir, toda función algebraica sin polos es constante. Además, el número de polos y de ceros de una función algebraica $h \in L$ no-constante es finito.*

Más aún, se podría probar que para cada $h \in L$ no-constante la cantidad de ceros y de polos, contados con multiplicidad, son los mismos. Precisamente, $\partial(h) = 0$. Este resultado, conocido como la *fórmula producto*, es crucial en la teoría de funciones algebraicas. Sin embargo, su demostración se aleja un poco del alcance de este artículo. Para conocer su demostración y varias de sus aplicaciones ver (Chevalley, 1951, Cap II) o (Neukirch, 1999, Cap I).

Volviendo al objetivo de determinar la dimensión del espacio $L(D)$, presentamos el siguiente resultado que contiene el primer hecho relevante en esta dirección.

Proposición 3. *Sea $L|K$ un cuerpo de funciones algebraicas. Entonces,*

1. $\dim L(D) < \infty$, para cada divisor D . En realidad, si $D \geq 0$, $\dim L(D) \leq 1 + \partial(D)$.
2. **(Teorema de Riemann)** Existe un entero g_0 tal que $\dim L(D) \geq \partial(D) + 1 - g_0$, para cualquier divisor D .

Una aplicación importante del teorema de Riemann es que garantiza la existencia de funciones “meromorfas” sobre una superficie abstracta de Riemann, esto es, funciones $h \in L$ con $(h)_\infty \neq 0$. Por ejemplo, para $v \in S_{L|K}$ podemos garantizar que existe una función $h \in L$ con v su único polo. En efecto, usando el teorema de Riemann, se sigue que, si $D = nv$ y $n \gg 0$, $\dim L(nv) \geq n \cdot d(v) + 1 - g_0 > 1$, esto es, existe $h \in L$ no constante con polo en v . Para entender mejor el origen e importancia de esta problemática ver (Chevalley, 1951, Ch. II).

Por otro lado, el teorema de Riemann garantiza la existencia de un entero g_0 tal que $g_0 \geq \partial(D) - \dim_K L(D) + 1$, para todo divisor D . Esto permite definir

$$g_{L|K} := \max\{\partial(D) - \dim_K L(D) + 1 \mid D \in \text{Div}(L|K)\}.$$

Este entero es llamado el *género* de $L|K$. El género es el invariante más importante de un cuerpo de funciones algebraicas y, como veremos más adelante, es fundamental para el desarrollo teórico. Observe que, $g_{L|K} \geq 0$ ya que si $D = 0$, por la Proposición 2, $\dim_K L(D) = 1$.

Ejemplo 4. Si $K(z)|K$ es el cuerpo de las funciones racionales con K algebraicamente cerrado. Entonces, por el Ejemplo 3, se sigue

$$\dim L(D) = \begin{cases} \partial(D) + 1 & \text{si } \partial(D) \geq 0 \\ 0 & \text{si } \partial(D) < 0. \end{cases}$$

De donde, $g_{K(z)|K} = 0$. La recíproca también es cierta, pero su demostración escapa un poco de los intereses de este artículo. Para mayores detalles ver (Stichtenoth, 2008, Ch. 1).

Ahora, denote por $\epsilon(D) := \dim L(D) - \partial(D) - 1 + g_{L|K}$ el término de corrección en el teorema de Riemann. En la literatura, este término es conocido como *índice de especialización del divisor D* . Roch, un estudiante de Riemann, logró determinar intrínsecamente el valor

de $\varepsilon(D)$ como la dimensión de un cierto espacio de formas diferenciales asociadas al divisor D . Este es conocido como el teorema de Riemann-Roch. Una de sus versiones equivalentes, presentada a continuación, será empleada con frecuencia en este artículo.

Teorema 2 (Riemann-Roch). *Sea $L|K$ un cuerpo de funciones algebraicas. Existen un entero $g_{L|K}$ y un divisor \mathcal{K} tal que para cada divisor D tenemos que*

$$\dim_K L(D) = \partial(D) + 1 - g_{L|K} + \dim_K L(\mathcal{K} - D).$$

Para mayores detalles sobre los prerrequisitos y prueba de esta versión,

recomendamos (Stichtenoth, 2008, Ch. 1). Aquí, el divisor \mathcal{K} , conocido como *divisor canónico*, es definido por una forma diferencial λ sobre $L|K$. Algunas de sus principales características son consecuencia del teorema 2, listadas en el siguiente corolario:

Corolario 1. *Bajo la notación del Teorema 2 se siguen:*

1. $\partial(\mathcal{K}) = 2g_{L|K} - 2$ y $\dim_K L(\mathcal{K}) = g_{L|K}$.
2. $\dim_K L(D) = \partial(D) + 1 - g_{L|K}$, sí $\partial(D) > 2g - 2$.

Esto da por terminado los resultados previos necesarios para iniciar con el estudio de las funciones zeta en este contexto. El lector interesado en profundizar en algunas de las temáticas relacionadas con lo aquí expuesto le recomendamos (Stichtenoth, 2008, Ch. 1), (Chevalley, 1951, Ch. II).

Función Zeta y propiedades fundamentales

Considere K un cuerpo de números algebraicos, esto es, una extensión finita de los números racionales \mathbb{Q} y \mathcal{O}_K el anillo de enteros algebraicos de K , es decir, la clausura integral de \mathbb{Z} en K (y así un dominio de Dedekind). Como fue mencionado en la introducción, definimos la función: $\zeta_K(s) = \sum \frac{1}{N(\mathfrak{a})^s}$, para $s \in \mathbb{C}$ y $\text{Re}(s) > 1$, donde la suma es tomada sobre el conjunto de ideales \mathfrak{a} no-nulos de \mathcal{O}_K y $N(\mathfrak{a}) = \#(\mathcal{O}_K/\mathfrak{a})$, es la llamada *norma* del ideal \mathfrak{a} . Esta familia de funciones, conocidas por funciones zeta de Dedekind, corresponde a una generalización de la conocida función zeta de Riemann. En efecto, para $K = \mathbb{Q}$ y $\mathcal{O}_{\mathbb{Q}} = \mathbb{Z}$, todo ideal no-nulo \mathfrak{a} es de la forma $\mathfrak{a} = n\mathbb{Z}$, donde $n \in \mathbb{N}$, y así $N(\mathfrak{a}) = \#(\mathbb{Z}/n\mathbb{Z}) = n$.

Es a partir de esta generalización, desde la que es posible formular la siguiente construcción análoga de una familia de funciones zeta y en la cual Weil basó sus estudios.

Sea $L|K$ un cuerpo de funciones algebraicas. Recuerde que, L es una extensión finita del cuerpo de funciones racionales $K(z)$ y supondremos a partir de esta sección que su cuerpo de constantes K es finito con q elementos. Si denotamos por $\mathcal{O}_{L|K} := \{f \in L \mid v(f) \geq 0, \forall v \in S_{L|K}\}$, es posible probar que $\mathcal{O}_{L|K}$ es un *dominio de Dedekind* (esto es, un anillo noetheriano de dimensión 1 e integralmente cerrado (Atiyah & Macdonald, 1969, Thm. 9.3, p. 95)) con cuerpo cociente L . Ahora, para cada divisor $D = \sum n_v v$ de $L|K$ definimos la *norma* de D como $N(D) := q^{\partial(D)}$. Esto permite presentar la función zeta de Dedekind-Weil en términos de divisores:

$$\zeta_{L|K}(s) = \sum_{D \geq 0} \frac{1}{N(D)^s} = \sum_{D \geq 0} q^{-s\partial(D)}, \text{ donde } \text{Re}(s) > 1,$$

y la suma es sobre los divisores D efectivos de $L|K$. Esta propuesta, basada en los trabajos de Artin, fue presentada por primera vez por F. K. Schmidt. Para mayores detalles de esta fantástica parte de la historia de las matemáticas ver (Roquette, 2018).

A continuación discutiremos algunas de las propiedades de este tipo de funciones zeta como, por ejemplo, su convergencia. Antes de probar resultados concretos, serán necesarias algu-

nas manipulaciones formales.

Para cada divisor D , definimos la *serie lineal completa* como el conjunto de divisores efectivos:

$$|D| := \{D + (h) \mid h \in L(D) \setminus \{0\}\}.$$

En realidad, $|D|$ no es más que la proyectivización del espacio vectorial $L(D)$ y así es un conjunto algebraico de dimensión $l(D) := \dim_K L(D) - 1$. En efecto, para $E_0 = D + (h_0)$ y $E_1 = D + (h_1)$, donde $h_0, h_1 \in L(D)$, tenemos $E_0 = E_1$ si y solo si $(h_0/h_1) = (h_0) - (h_1) = D + (h_0) - (D + (h_1)) = 0$ si y solo si $h_0 = \lambda h_1$, para algún $\lambda \in K^*$, por la Proposición 2. Ahora, como $\#K = q$, concluimos que $\#|D| = \frac{q^{l(D)} - 1}{q - 1}$.

Por otra parte, $|D|$ es el conjunto que parametriza los divisores positivos *linealmente equivalentes* a D , esto es, una relación de equivalencia definida sobre $\text{Div}(S_{L|K})$ por: $E \equiv D$ si y solo si $E - D = (h)$, para alguna $h \in L$. Denotamos por \bar{D} la clase de equivalencia definida por el divisor D . Es fácil probar que $|D|$, $l(D)$ y $\partial(D)$ solo dependen de la clase \bar{D} . En efecto, si $E = D + (h)$, para alguna $h \in L$, que podemos suponer $h \in L^*$ (ya que el caso $h = 0$ es trivial) entonces

- Por la *fórmula producto* (ver comentarios posteriores a la Proposición 2), tenemos $\partial(E) = \partial(D)$.
- Tenemos: $E_0 \in |D|$ si y solo si $E_0 = D + (h_0)$ si y solo si $E_0 = E + (h_0 \cdot h^{-1})$ si y solo si $E_0 \in |E|$.
- Tenemos isomorfismo $L(E) \simeq L(D)$ de K -espacios vectoriales, dado por $h_0 \mapsto h_0 \cdot h$. En consecuencia, $l(D) = l(E)$.

A partir de esta notación y resultados, se sigue que:

$$\zeta_{L|K}(s) = \sum_{\partial(\bar{D}) \geq 0} \#|\bar{D}| q^{-s\partial(\bar{D})} = \sum_{\partial(\bar{D}) \geq 0} \frac{q^{l(\bar{D})} - 1}{q - 1} q^{-s\partial(\bar{D})}.$$

Antes de garantizar la convergencia de esta serie, distinguiremos dos valores importantes de grupos asociados a nuestros divisores. El primero de ellos es $\rho > 0$, el generador del grupo $\rho\mathbb{Z}$ que corresponde a la imagen $\partial(\text{Div}(L|K))$ por el homomorfismo de grupos (2). Por otra parte, el grupo de clases de equivalencia por equivalencia lineal:

$$\mathcal{C}_{L|K}^0 = \frac{\text{Grupo de divisores de grado 0 de } L|K}{\text{Grupo de divisores principales de } L|K},$$

es un grupo finito, si K es finito (ver, por ejemplo, (Lorenzini, 1996, Ch. VII, Thm. 7.13)). Denotaremos el orden de este grupo por \mathfrak{h} .

De esta forma, a partir de estos resultados y aplicación del Corolario 1, tenemos

$$\begin{aligned} \zeta_{L|K}(s) &= \frac{1}{q - 1} \left(\sum_{0 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g - 2} q^{l(\bar{D}) - s\partial(\bar{D})} + \right. & (4) \\ &\left. + \sum_{\substack{n\rho > 2g - 2 \\ n \geq 0}} \mathfrak{h} q^{1 - g + (1 - s)\rho n} - \sum_{n \geq 0} \mathfrak{h} q^{-s\rho n} \right). \end{aligned}$$

Proposición 4. La serie $\zeta_{L|K}(s)$ es convergente para cada $s \in \mathbb{C}$, con $\text{Re}(s) > 1$.

Proof. Para la convergencia, basta estudiar la convergencia de cada sumando en (4). El primer sumando es finito. Ahora, por la existencia de divisores canónicos, tenemos $\rho \cdot n \geq (2g - 2) + \rho$. Así, el segundo y tercer sumando son series geométricas cuya convergencia se dará para $Re(s) > 1$, si $2g - 2 + \rho \geq 0$. Esto último vale si y solo si $g > 0$ o $\rho > 1$. Para este último caso, concluimos que:

$$\zeta_{L|K}(s) = \frac{1}{q-1} \left(\sum_{0 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g-2} q^{l(\bar{D})-s\partial(\bar{D})} + \frac{\mathfrak{h}q^{1-g+(1-s)(2g-2+\rho)}}{1-q^{(1-s)\rho}} - \frac{\mathfrak{h}}{1-q^{-s\rho}} \right). \tag{5}$$

Ahora, en el caso que $g = 0$ y $\rho = 1$, vemos que $L|K$ es isomorfo al cuerpo de funciones racionales, obteniendo que $\mathfrak{h} = 1$, ya que todo divisor de grado cero es principal. En conclusión, se sigue que:

$$\begin{aligned} \zeta_{L|K}(s) &= \frac{1}{q-1} \left(\frac{q}{1-q^{1-s}} - \frac{1}{1-q^{-s}} \right) \\ &= \frac{1}{(1-q^{1-s})(1-q^{-s})}. \end{aligned} \tag{6}$$

□

Corolario 2. *La función $\zeta_{L|K}(s)$ admite una extensión analítica a todo \mathbb{C} , con polos simples para s tomando valores $s \equiv 0 \pmod{\left(\frac{2\pi i}{\rho \ln(q)}\right)}$, o bien, $s \equiv 1 \pmod{\left(\frac{2\pi i}{\rho \ln(q)}\right)}$.*

Proof. En efecto, primero observe que a partir de las ecuaciones (5) y (6), tenemos $\zeta_{L|K}(s)$ es una función racional en q^s con coeficientes en \mathbb{Q} y así admite una extensión, como una función meromorfa, a todo \mathbb{C} . Para obtener los polos, basta nuevamente analizar los denominadores de (5) y (6), para obtener inicialmente que

$$\begin{aligned} \exp(s\rho \ln(q)) = 1 &\iff s\rho \ln(q) = 2k\pi i, \text{ para cada } k \in \mathbb{Z} \\ &\iff s = k \frac{2\pi i}{\rho \ln(q)}. \end{aligned}$$

Un análisis análogo para $(1-s)\rho$, nos lleva a concluir $s = 1 + k \frac{2\pi i}{\rho \ln(q)}$, para cada $k \in \mathbb{Z}$. □

Ahora, estamos preparados para mostrar *la ecuación funcional* para las funciones zeta de Dedekind–Weil, que es la versión análoga de la ecuación funcional para las funciones zeta de Riemann y zeta de Dedekind. Para mayores detalles acerca esta última en el estudio de funciones de una variable compleja, recomendamos (**Roquette**, 2018).

Teorema 3 (Ecuación funcional). *La función $\zeta_{L|K}(s)$, satisface la ecuación*

$$\zeta_{L|K}(s) = q^{g-1-s(2g-2)} \zeta_{L|K}(1-s).$$

En otras palabras, la función $q^{s(g-1)} \zeta_{L|K}(s)$ es invariante respecto a la transformación $s \mapsto 1-s$, esto es, para cada $s \in \mathbb{C}$ vale la igualdad

$$q^{s(g-1)} \zeta_{L|K}(s) = q^{(1-s)(g-1)} \zeta_{L|K}(1-s).$$

Proof. En primera instancia, será probada la veracidad de la ecuación funcional para $g \neq 0$ o $\rho \neq 1$. En este caso, la función zeta se reduce a estudiar los dos sumandos:

$$z_1(s) = \sum_{0 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g-2} q^{l(\bar{D})-s\partial(\bar{D})},$$

$$z_2(s) = \frac{\mathfrak{h}q^{1-g+(1-s)(2g-2+\rho)}}{1-q^{(1-s)\rho}} - \frac{\mathfrak{h}}{1-q^{-s\rho}}.$$

Iniciamos, denotando por \mathcal{K} (la clase por equivalencia lineal de) un divisor canónico. Ya que, $\partial(\mathcal{K}) = 2g - 2$, se sigue $0 \geq \partial(\bar{D}) \geq 2g - 2$ si y solo si $0 \geq \partial(\mathcal{K} - \bar{D}) \geq 2g - 2$, lo que nos permite reescribir:

$$z_1(s) = \sum_{0 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g-2} q^{l(\mathcal{K}-\bar{D})-s\partial(\mathcal{K}-\bar{D})}.$$

Por aplicación del teorema de Riemann-Roch, tenemos que

$$\begin{aligned} l(\mathcal{K} - \bar{D}) - s\partial(\mathcal{K} - \bar{D}) &= l(\mathcal{K} - \bar{D}) - s\partial(\mathcal{K}) + s\partial(\bar{D}) \\ &= l(\bar{D}) - \partial(\bar{D}) - 1 + g - s(2g - 2) + s\partial(\bar{D}) \\ &= (g - 1) - s(2g - 2) + l(\bar{D}) - (1 - s)\partial(\bar{D}). \end{aligned}$$

A partir de ahí,

$$\begin{aligned} z_1(s) &= \sum_{0 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g-2} q^{(g-1)-s(2g-2)+l(\bar{D})-(1-s)\partial(\bar{D})} \\ &= q^{(g-1)-s(2g-2)} \sum_{0 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g-2} q^{l(\bar{D})-(1-s)\partial(\bar{D})} \\ &= q^{(g-1)-s(2g-2)} z_1(1-s). \end{aligned}$$

Lo que prueba la invarianza de $z_1(s)$. Por otro lado, para $z_2(s)$ se tiene que:

$$\begin{aligned} z_2(1-s) &= \frac{\mathfrak{h}q^{1-g+(1-(1-s))(2g-2+\rho)}}{1-q^{(1-(1-s))\rho}} - \frac{\mathfrak{h}}{1-q^{-(1-s)\rho}} \\ &= q^{1-g+s(2g-2)} \left(-\frac{\mathfrak{h}}{1-q^{-s\rho}} + \frac{\mathfrak{h}q^{1-g+(1-s)(2g-2+\rho)}}{1-q^{(1-s)\rho}} \right) \\ &= q^{1-g+s(2g-2)} z_2(s). \end{aligned}$$

En conclusión, $\zeta_{L|K}(s)$ satisface la ecuación funcional para cada $g \neq 0$ o $\rho \neq 1$.

Para el caso $g = 0$ y $\rho = 1$ basta seguir la secuencia de ecuaciones, a partir de la ecuación (8):

$$\begin{aligned} \zeta_{L|K}(1-s) &= \frac{1}{(1-q^{1-(1-s)})(1-q^{-(1-s)})} \\ &= q^{1-2s} \left(\frac{1}{(1-q^{-s})(1-q^{1-s})} \right) \\ &= q^{1-2s} \zeta_{L|K}(s). \end{aligned}$$

□

Leonard Euler demostró que la función zeta de Riemann se describe en términos de productos que involucran a los números primos. Esta formulación deja en evidencia la estrecha relación de la función zeta con la teoría (analítica) de números, la cual es determinada por:

$$\zeta(s) = \prod_p \frac{1}{1 - p^{-s}}, \operatorname{Re}(s) > 1.$$

Para una demostración de este resultado y sus implicaciones en las funciones de una variable compleja, recomendamos (Lins-Neto, 2016, Teorema 27, p. 389). A continuación, presentamos la formulación y demostración de un análogo de este resultado para $\zeta_{L|K}$. En este contexto, esta representación permitirá establecer una relación entre los ceros de $\zeta_{L|K}$ y los puntos racionales sobre cierta superficie abstracta de Riemann, el objetivo principal de este artículo. Mencionamos que en los resultados aquí presentados asumiremos cierta familiaridad con la convergencia de productos de funciones de una variable compleja. Para mayores detalles ver (Lins-Neto, 2016, Cap. 5, §4).

Proposición 5. *Sea $S_{L|K}$ una superficie abstracta de Riemann definida sobre un cuerpo de funciones algebraicas, con cuerpo de constantes finito. Entonces, para cada $\operatorname{Re}(s) > 1$ se tiene:*

$$\zeta_{L|K}(s) = \prod_{\mathfrak{v}} \frac{1}{1 - N(\mathfrak{v})^{-s}},$$

donde $\mathfrak{v} \in S_{L|K}$.

Proof. Sea m un entero positivo. Como consecuencia de la finitud del grupo $\mathcal{C}_{L|K}^0$, se sigue que el conjunto de puntos $\mathfrak{v} \in S_{K|F}$ cuyo grado $d(\mathfrak{v})$ sea menor o igual a m es finito. Así, podemos definir nuestra sucesión de productos parciales y, por la fórmula de Newton para series binomiales, tenemos que

$$\prod_{d(\mathfrak{v}) \leq m} \frac{1}{1 - N(\mathfrak{v})^{-s}} = \prod_{d(\mathfrak{v}) \leq m} (1 + N(\mathfrak{v})^{-s} + N(\mathfrak{v})^{-2s} + \dots)$$

donde $N(k \cdot \mathfrak{v}) = q^{kd(\mathfrak{v})}$ es la norma del divisor $k \cdot \mathfrak{v}$. Observemos, que al multiplicar dos series del tipo $(1 + N(\mathfrak{v}_1)^{-s} + N(2\mathfrak{v}_1)^{-s} + \dots)(1 + N(\mathfrak{v}_2)^{-s} + N(2\mathfrak{v}_2)^{-s} + \dots)$, cada sumando de este producto es de la forma $N(k\mathfrak{v}_1 + l\mathfrak{v}_2)$ para $k \geq 0, l \geq 0$. De esto se sigue que:

$$\prod_{d(\mathfrak{v}) \leq m} \frac{1}{1 - N(\mathfrak{v})^{-s}} = \sum_{D \geq 0}^* N(D)^{-s}$$

donde el símbolo “*” es para representar que la suma es sobre aquellos divisores positivos $D = \sum n_{\mathfrak{v}} \mathfrak{v}$, con $d(\mathfrak{v}) \leq m$. En consecuencia:

$$\sum_{D \geq 0}^* N(D)^{-s} = \sum_{\substack{D \geq 0 \\ \partial(D) \leq m}} N(D)^{-s} + \sum_{\substack{D \geq 0 \\ \partial(D) > m}}^* N(D)^{-s}$$

En definitiva, se sigue que

$$\begin{aligned} \left| \prod_{d(\mathfrak{v}) \leq m} \frac{1}{1 - N(\mathfrak{v})^{-s}} \sum_{\substack{D \geq 0 \\ \partial(D) \leq m}} N(D)^{-s} \right| &= \left| \sum_{\substack{D \geq 0 \\ \partial(D) > m}}^* N(D)^{-s} \right| \\ &\leq \sum_{\substack{D \geq 0 \\ \partial(D) > m}}^* N(D)^{-r} \\ &< \sum_{\substack{D \geq 0 \\ \partial(D) > m}} N(D)^{-r} \end{aligned}$$

donde $r := \text{Re}(s)$ y este último sumando tiende a cero cuando $m \rightarrow \infty$ debido a la convergencia absoluta de $\zeta_{L|K}$. □

Como lo anticipamos, una consecuencia importante de este teorema es

Corolario 3. *Los ceros de la función $\zeta_{L|K}$ se encuentran en la franja $0 \leq \text{Re}(s) \leq 1$.*

Proof. Claramente, por la Proposición 5, se tiene que $\zeta_{L|K}$ no tiene ceros en la región $\text{Re}(s) > 1$. En consecuencia, por la ecuación funcional, Teorema 3, se sigue que $\zeta_{L|K}$ no tiene ceros en $\text{Re}(s) < 0$. □

A partir de este resultado y la analogía con la función zeta de Riemann, es natural proponer la conjetura (que, en realidad, en este contexto es conocido como el Teorema de Hasse-Weil (Weil, 1948)), que por la misma analogía anterior, llamaremos de **Hipótesis de Riemann**: Los ceros de la función $\zeta_{L|K}$ están todos en la recta $\text{Re}(s) = \frac{1}{2}$.

Nuestro objetivo será mostrar que la Hipótesis de Riemann en este contexto es equivalente a una cota sobre los puntos racionales de la superficie abstracta de Riemann asociada al cuerpo de funciones algebraicas con cuerpo de constantes finito. Para esto, será necesario introducir las siguientes herramientas y objetos. Sea $L|K$ una extensión de cuerpos, como hasta ahora. Denotamos por K_m la única extensión (salvo isomorfismos) de K de grado m . Definimos por el *composito*, que denotamos por LK_m , el menor cuerpo que contiene a L y a K_m . Se puede demostrar que $LK_m|K_m$ es un cuerpo de funciones algebraicas (ver (Milne, 2020, Cáp I) o (Weil, 1995)), cuyo cuerpo de constantes es dado por K_m y, así, finito. Esto permite definir la superficie abstracta de Riemann $S_{LK_m|K_m}$ y, así, el número de puntos racionales, $N_m := \#S_{LK_m|K_m}^{\text{rac}}$. Para cada entero positivo m , los puntos racionales de $S_{LK_m|K_m}$ serán esenciales en la equivalencia principal de este artículo. El siguiente teorema deja en evidencia esta importancia y abre el camino hacia la “traducción” del análogo de la hipótesis de Riemann a un problema aritmético.

Teorema 4. *Si N_m representa el número de puntos racionales de la superficie de Riemann $S_{LK_m|K_m}$, para cada $m \geq 1$, entonces para cada $s \in \mathbb{C}$, con $\text{Re}(s) > 1$,*

$$\zeta_{L|K}(s) = \exp\left(\sum_{m=1}^{\infty} N_m q^{-ms}\right). \tag{7}$$

Proof. Como la rama principal del logaritmo está bien definida en $\text{Re}(s) > 1$ y la convergencia absoluta del producto infinito, en la Proposición 5, se sigue que

$$\begin{aligned} \log(\zeta_{L|K}(s)) &= \log\left(\prod_{\mathfrak{v}} \frac{1}{1 - N(\mathfrak{v})^{-s}}\right) \\ &= \sum_{\mathfrak{v}} \log\left(\frac{1}{1 - N(\mathfrak{v})^{-s}}\right) \\ &= -\sum_{\mathfrak{v}} \log(1 - N(\mathfrak{v})^{-s}) \\ &= -\sum_{\mathfrak{v}} \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{i} N(\mathfrak{v})^{-is}, \end{aligned}$$

donde la última igualdad es consecuencia de la expansión en series de potencia de la función

logaritmo $\log(1 - z)$. Ya que $r := \text{Re}(s) > 1$, tenemos que

$$\begin{aligned} \sum_{\mathfrak{v}} \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{i} |N(\mathfrak{v})^{-is}| &= \sum_{\mathfrak{v}} \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{i} N(i\mathfrak{v})^{-r} < \sum_{\mathfrak{v}} \sum_{i=1}^{\infty} N(i\mathfrak{v})^{-r} \\ &< \sum_{D \geq 0} N(D)^{-r} = \zeta_{L|K}(r), \end{aligned}$$

y ya que $\zeta_{L|K}(r) < \infty$, se prueba que $\log(\zeta_{L|K}(s))$ converge absolutamente en el semiplano $\text{Re}(s) > 1$. En consecuencia, $\zeta_{L|K}(s) = \exp(-\sum_{\mathfrak{v}} \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{i} N(\mathfrak{v})^{-is})$, si $\text{Re}(s) > 1$. Por otro lado, debido a la convergencia absoluta, tenemos la siguiente secuencia de igualdades al reordenar la serie:

$$\begin{aligned} \sum_{\mathfrak{v}} \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{i} N(\mathfrak{v})^{-is} &= \sum_{\mathfrak{v}} \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{i} q^{-\text{id}(\mathfrak{v})s} \\ &= \sum_{m=1}^{\infty} \sum_{\substack{i, \mathfrak{v} \\ d(\mathfrak{v}) \cdot i = m}} \frac{1}{i} q^{-ms} \\ &= \sum_{m=1}^{\infty} \sum_{d(\mathfrak{v})|m} \frac{d(\mathfrak{v})}{m} q^{-ms}. \end{aligned}$$

La conclusión del teorema es consecuencia del lema a seguir. □

Lema 1. $N_m = \sum_{d(\mathfrak{v})|m} d(\mathfrak{v})$, para cada entero positivo m .

Proof. Sea $\mathfrak{v} \in S_{L|K}$ y sea $w \in S_{LK_m|K_m}$ una extensión de \mathfrak{v} . Como $LK_m|K_m$ es una extensión separable por constantes (ver (Milne, 2020, Cáp I)) entonces se sigue que w es no-ramificado y, así, $K_w = K_m K_{\mathfrak{v}}$. Por lo tanto,

$$\begin{aligned} w \text{ es racional} &\Leftrightarrow K_{\mathfrak{v}} \subseteq K_m \\ &\Leftrightarrow d(\mathfrak{v})|m. \end{aligned}$$

Ahora, por el Teorema 1, que en este caso es realmente una igualdad, se tiene que el número de extensiones de \mathfrak{v} a LK_m es igual a

$$\begin{aligned} \frac{m}{e_{w|\mathfrak{v}} f_{w|\mathfrak{v}}} &= \frac{m}{[K_m : K_{\mathfrak{v}}]} \frac{[K_{\mathfrak{v}} : K]}{[K_{\mathfrak{v}} : K]} = \frac{m[K_{\mathfrak{v}} : K]}{m} \\ &= [K_{\mathfrak{v}} : K] = d(\mathfrak{v}). \end{aligned}$$

Esto indica que todas las extensiones son racionales y, así, el número de puntos racionales de $S_{LK_m|K_m}$ es igual a $\sum_{d(\mathfrak{v})|m} d(\mathfrak{v})$ para cada entero positivo m . □

Observación 1. Lo anterior nos dice que para cada entero positivo m , $N_m = \sum_{d(\mathfrak{v})|m} d(\mathfrak{v})$, en otras palabras,

$$N_m = \sum_{d|m} d \#\{\text{divisores primos } L|K \text{ de grado } d\}.$$

Luego, por la fórmula de inversión de Möbius (Rosen, 2010, Ch. 7), tenemos que

$$\begin{aligned} m \#\{\mathfrak{v} \in S_{L|K} \mid d(\mathfrak{v}) = d\} &= \sum_{d|m} \mu\left(\frac{m}{d}\right) N_d \\ \#\{\mathfrak{v} \in S_{L|K} \mid d(\mathfrak{v}) = d\} &= \frac{1}{m} \sum_{d|m} \mu\left(\frac{m}{d}\right) N_d. \end{aligned}$$

Ahora, en lugar de determinar para cada entero m el número de divisores primos de $L|K$ de grado m , determinaremos el número N_m de puntos racionales de $S_{L|K_m|K_m}$. Así, en analogía con la fórmula de Riemann para el número exacto de primos menor o igual que una cantidad dada x (Lins-Neto, 2016, Cap. 5, §5.2), fijaremos nuestro objetivo a hallar una fórmula para el número N_m de los puntos K_m -racionales de la superficie abstracta de Riemann $S_{L|K_m|K_m}$ en términos de m y de los ceros de la función $\zeta_{L|K}(s)$.

Sobre la Hipótesis de Riemann

En esta sección será mostrado el resultado principal de este artículo: la equivalencia entre el análogo de la hipótesis de Riemann y la cota para los puntos racionales de una superficie abstracta de Riemann sobre extensiones de cuerpos de funciones algebraicas con cuerpo de constantes finito. A partir de esta equivalencia, es que Weil demuestra la hipótesis, garantizando la validez de dicha cota, conocido hoy como Teorema de Hasse–Weil (Weil, 1948). La prueba posteriormente fue simplificada por Bombieri usando el conocido *truco de Stepanov* en su famoso artículo (Bombieri, 1974). No obstante, una primera demostración de la Hipótesis la había dado Helmut Hasse, desafiado por Mordell y Davenport (estudiante de este último), para curvas de género uno o *curvas elípticas*, lo que explica su inclusión en el nombre del Teorema. Para conocer mayores detalles de esta fantástica historia recomendamos Roquette, 2018, Chap. 7.

A continuación, presentaremos los principales resultados sobre la función $\zeta_{L|K}$ usando una notación más conveniente. Para cada s , tal que $\text{Re}(s) > 1$, tenemos

$$\zeta_{L|K}(s) = \sum_{D \geq 0} q^{-s\partial(D)}$$

la cual, al considerar la sustitución $t = q^{-s}$, resulta en la función:

$$Z(t) = \sum_{D \geq 0} t^{\partial(D)} \tag{8}$$

con $|t| < q^{-1}$. Con esta nueva presentación, la función $\zeta_{L|K}(s)$ se reescribe en términos de la función $Z(t)$ así: Si $g = 0$, entonces $Z(t) = \frac{1}{(1-qt)(1-t)}$. Si $g \geq 1$, entonces

$$Z(t) = \frac{1}{q-1} \left(\sum_{0 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g-2} q^{l(\bar{D})} t^{\partial(\bar{D})} + \frac{\mathfrak{h}q^g t^{2g-1}}{1-qt} - \frac{\mathfrak{h}}{1-t} \right). \tag{9}$$

En consecuencia, $Z(t)$ es una función racional para cada $t \in \mathbb{C}$ con polos simples en $t = 1$ y en $t = \frac{1}{q}$. Esto es, $Z(t) = \frac{P(t)}{(1-qt)(1-t)}$, donde $P(t) \in \mathbb{Z}[t]$. A partir de esta última descripción, queremos determinar algunas propiedades del polinomio $P(t)$. En efecto,

- Por la teoría de los residuos para funciones de una variable compleja, se sigue

$$\begin{aligned} \text{Res}(Z(t), 1) &= \lim_{t \rightarrow 1} (t-1)Z(t) = \lim_{t \rightarrow 1} \frac{-P(t)}{1-qt} \\ &= \frac{P(1)}{q-1} = \frac{\mathfrak{h}}{q-1}, \end{aligned}$$

concluyendo así que, $P(1) = \mathfrak{h}$.

- Haremos un estudio exhaustivo de la expresión (9). Si $g = 1$, entonces, en este caso,

$2g - 2 = 0$ y de ahí, como aplicación del teorema de Riemann-Roch, se obtiene

$$\begin{aligned} \sum_{\partial(\bar{D})=0} q^{l(\bar{D})} t^{\partial(\bar{D})} &= \sum_{\substack{\partial(\bar{D})=0 \\ l(\bar{D})=0}} q^{l(\bar{D})} + \sum_{\substack{\partial(\bar{D})=0 \\ l(\bar{D})=1}} q^{l(\bar{D})} \\ &= (h - 1) + q. \end{aligned} \tag{10}$$

Esto lleva a la expresión

$$\begin{aligned} Z(t) &= \frac{1}{q-1} \left(h - 1 + q + \frac{hqt}{1-qt} + \frac{h}{1-t} \right) \\ &= \frac{1 + (h - q - 1)t + qt^2}{(1-qt)(1-t)}. \end{aligned}$$

- Ahora, supongamos $g \geq 2$. En este caso, es fácil verificar con ayuda del divisor canónico, que tenemos

$$\begin{aligned} h &= \#\{\text{clases de divisores de grado } 0\} \\ &= \#\{\text{clases de divisores de grado } 2g-2\}. \end{aligned}$$

Esto implica, a partir de (9), que

$$\begin{aligned} Z(t) &= \frac{1}{q-1} \left((h - 1 + q)t^0 + \sum_{1 \leq \partial(\bar{D}) \leq 2g-3} q^{l(\bar{D})} t^{\partial(\bar{D})} \right. \\ &\quad \left. + ((h - 1)q^{g-1} + q^g)t^{2g-2} + \frac{hqt^{2g-1}}{1-qt} - \frac{h}{1-t} \right). \end{aligned} \tag{11}$$

En definitiva, a partir de (10) y (11), podemos concluir que: $P(t)$ es un polinomio de grado $2g$, su término constante $P(0)$ es igual a 1 y su coeficiente principal es q^g .

Corolario 4 (Ecuación funcional). *La función $(\frac{1}{t})^{g-1}Z(t)$ es invariante por la transformación $t \rightarrow \frac{1}{qt}$. En forma equivalente, la función racional $(\frac{1}{t})^g P(t)$ es invariante respecto a la transformación $t \rightarrow \frac{1}{qt}$.*

Proof. Observe que la primera de estas afirmaciones es fácil de verificar $Z(t)$ ya que a partir del Teorema 3, se satisface:

$$\left(\frac{1}{t}\right)^{g-1} Z(t) = (qt)^{g-1} Z\left(\frac{1}{qt}\right).$$

Para la segunda afirmación, basta sustituir $Z(t)$ para obtener:

$$\frac{\left(\frac{1}{t}\right)^{g-1} P(t)}{(1-qt)(1-t)} = \frac{(qt)^{g-1} P\left(\frac{1}{qt}\right)}{\left(1-\frac{1}{t}\right)\left(1-\frac{1}{qt}\right)}.$$

llevándonos a concluir que, $(\frac{1}{t})^g P(t) = (qt)^g P(\frac{1}{qt})$. □

Corolario 5. *Los ceros de la función $Z(t)$ se encuentran en la franja $\frac{1}{q} \leq |t| \leq 1$.*

Proof. Por la Proposición 5, tenemos que para cada $|t| < \frac{1}{q}$, $Z(t) = \prod_{v \in S_{L/K}} \frac{1}{1-t^{d(v)}}$. En consecuencia, como aplicación de los Corolarios 3 y 4, se sigue que los ceros de $Z(t)$ se encuentran en $\frac{1}{q} \leq |t| \leq 1$. □

En consecuencia, a partir del Corolario 5, podemos reformular la **Hipótesis de Riemann** en los nuevos términos, como: Los ceros de la función $Z(t)$ se ubican sobre la circunferencia $|t| = q^{-\frac{1}{2}}$.

De esta forma, nuestro objetivo se reorienta ahora a relacionar el estudio de los ceros de $Z(t)$ con el estudio de los ceros de $P(t)$. Para esto, consideremos a $P(t)$ como un polinomio de la forma $\sum_{i=0}^{2g} n_i t^i$, para $n_i \in \mathbb{Z}$. A partir del Corolario 4, tenemos al comparar coeficientes en la ecuación funcional que:

$$n_{2g-i} = q^{g-i} n_i \quad i = 1, \dots, g.$$

En particular, ya que $n_0 = P(0) = 1$, se sigue que $n_{2g} = q^g$, es decir, reobtenemos el resultado acerca del coeficiente principal de $P(t)$. Ahora bien, $P(t)$ como producto de factores lineales, debe ser de la forma $P(t) = \prod_{i=1}^{2g} (1 - \alpha_i t)$, donde $\alpha_1, \dots, \alpha_{2g} \in \mathbb{C}$ son los recíprocos de los ceros de $Z(t)$ contados con multiplicidades. Más aún, cada α_i es un número algebraico, ya que $Q(t) = t^{2g} P(\frac{1}{t}) \in \mathbb{Z}[t]$ es un polinomio mónico para el cual es fácil verificar que $Q(\alpha_i) = 0$ para cada $i = 1, \dots, 2g$. A partir de esta factorización y el Corolario 4, se sigue de la relación entre los factores que

$$\alpha_i \alpha_{i+g} = q, \text{ para cada } i = 1, \dots, g. \tag{12}$$

En este sentido, en términos de los α_i , la Hipótesis de Riemann ahora afirma que:

$$|\alpha_i| = \sqrt{q}, \text{ para cada } i = 1, \dots, 2g. \tag{13}$$

Y a partir de la ecuación 12, tenemos la formulación equivalente: $\overline{\alpha_i} = \alpha_{g+i}$, para cada $i = 1, \dots, 2g$.

Observación 2. *Una de las primeras consecuencias importantes de la Hipótesis de Riemann, o bien por el Teorema de Hasse-Weil, es que el número de clases $h = P(1) = \prod_{i=1}^{2g} (1 - \alpha_i)$, es acotada por*

$$(\sqrt{q} - 1)^{2g} \leq h \leq (\sqrt{q} + 1)^{2g}.$$

En efecto, $h = |h| = \prod_{i=1}^{2g} |1 - \alpha_i|$. Así, por la desigualdad triangular, $|\alpha_i| - 1 \leq |\alpha_i - 1| \leq |\alpha_i| + 1$ y por la versión de la Hipótesis de Riemann en 12, se tendría que $|\alpha_i| = \sqrt{q}$ para $i = 1, \dots, 2g$ y de ahí se sigue la afirmación. Esta es, sin duda, una motivación adicional para establecer nuestra conexión e invitar al lector al estudio de la demostración de este fascinante resultado.

El siguiente teorema será el puente que nos permitirá establecer la conexión que presentará a la hipótesis de Riemann en términos aritméticos, que es el resultado principal de este artículo.

Teorema 5. *Para cada entero positivo m , se satisface que $N_m = 1 + q^m - \sum_{i=1}^{2g} \alpha_i^m$, donde $N_m = \#S_{LK_m|K_m}^{rac}$ y $[K_m : K] = m$.*

Proof. Por la versión adaptada del Teorema 4 a la función $Z(t)$, precisamente de la expresión (7), se sigue que para cada $|t| < \frac{1}{q}$

$$Z(t) = \exp\left(\sum_{m=1}^{\infty} \frac{1}{m} N_m t^m\right). \tag{14}$$

Luego,

$$\frac{Z'(t)}{Z(t)} = \frac{d}{dt} \log(Z(t)) = \sum_{m=1}^{\infty} N_m t^{m-1}. \tag{15}$$

De esta forma, sabiendo que $Z(t) = \frac{\prod_{i=1}^{2g} (1 - \alpha_i t)}{(1-t)(1-qt)}$, se obtiene la siguiente expresión

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \log(Z(t)) &= \frac{d}{dt} \log\left(\frac{\prod_{i=1}^{2g} (1 - \alpha_i t)}{(1-t)(1-qt)}\right) \\ &= \frac{d}{dt} \left(\sum_{i=1}^{2g} \log(1 - \alpha_i t) - \log(1-t) - \log(1-qt) \right) \\ &= \frac{d}{dt} \sum_{m=1}^{\infty} \left(\frac{1}{m} (1 + q^m - \sum_{i=1}^{2g} \alpha_i^m) \right) t^m \\ &= \sum_{m=1}^{\infty} \left(1 + q^m - \sum_{i=1}^{2g} \alpha_i^m \right) t^{m-1}. \end{aligned}$$

Para la conclusión del teorema, bastará comparar los coeficientes de esta última ecuación y las de la expresión (15). □

A partir de la colección de resultados previos es fácil llegar a la conclusión deseada:

Teorema 6 (Equivalencia con la Hipótesis de Riemann). *La hipótesis de Riemann para superficies abstractas de Riemann con cuerpo de constantes finito es equivalente al estimativo, para cada entero $m \geq 1$, y cuerpo de funciones algebraicas de género $g \geq 2$:*

$$|N_m - q^m - 1| \leq 2gq^{\frac{m}{2}}$$

Proof. Por el Teorema 5, se sigue el estimativo:

$$|N_m - q^m - 1| \leq \sum_{i=1}^{2g} |\alpha_i|^m.$$

La hipótesis de Riemann afirma que $|\alpha_i| = \sqrt{q}$, para cada $i = 1, \dots, 2g$. De donde, $|N_m - q^m - 1| \leq 2gq^{\frac{m}{2}}$.

Recíprocamente, como $P(t) = Z(t)(1-qt)(1-t)$ se tiene por (15) del Teorema 5 y la expansión de la serie geométrica:

$$\begin{aligned} \frac{P'(t)}{P(t)} &= \frac{d}{dt} \log(P(t)) = \frac{Z'(t)}{Z(t)} - \frac{q}{1-qt} - \frac{1}{1-t} \\ &= \sum_{m=1}^{\infty} (N_m - q^m - 1) t^{m-1}. \end{aligned} \tag{16}$$

Por hipótesis se tiene que $|N_m - q^m - 1| \leq 2gq^{\frac{m}{2}}$ para cada $m \geq 1$ y, en consecuencia, por la fórmula del radio de Hadamard (Lins-Neto, 2016, Cap. 2, Tma. 5), se tiene para R radio de convergencia de (16) que $R \geq \frac{1}{\lim_{m \rightarrow \infty} (2g)^{\frac{1}{m}} q^{\frac{1}{2}}} = q^{-\frac{1}{2}}$.

Por otro lado, como $\frac{P'(t)}{P(t)}$ es holomorfa en el círculo $|t| < q^{-\frac{1}{2}}$, ya que $P(t)$ no tiene ceros en este conjunto, se sigue por la ecuación funcional que $P(t)$ no tiene ceros en $\frac{1}{|qt|} > \frac{1}{qq^{-\frac{1}{2}}} =$

$q^{-\frac{1}{2}}$. En consecuencia, por el radio de convergencia anterior, los ceros de $Z(t)$ pertenecen a la circunferencia $|t| = q^{-\frac{1}{2}}$. □

A modo de conclusión: Conjetura BSD y Teorema de Deligne

L-funciones y la Conjetura BSD

Como fue mencionado en la introducción, la función zeta presentada aquí tiene una estrecha relación con una clase especial de funciones, conocidas como *L*-funciones, las cuales juegan un rol importante en áreas como la geometría, la teoría de números y (la fusión de estas) la geometría aritmética.

Al igual que la función zeta de Riemann, de manera resumida y sin menospreciar sus importantes consecuencias, las *L*-funciones también satisfacen cierta ecuación funcional, lo que permite su extensión analítica. Así mismo, se representa por medio de una productoria en términos de elementos primos y existe en este contexto lo que se conoce como la hipótesis de Riemann para las *L*-funciones (Sarnak, 2006).

Ahora bien, volviendo al papel de estas funciones en la geometría aritmética, abordaremos un caso importante de esta relación y sobre la cual se conjeturan problemas interesantes acerca la aritmética de una clase de curvas muy especiales en geometría, teoría de números y aplicaciones, conocidas como *curvas elípticas*.

Introduciremos cierto contexto geométrico. Sea $K = \mathbb{F}_p$ un cuerpo finito con p elementos y \bar{K} representa su clausura algebraica. Una *curva algebraica plana proyectiva suave* es el conjunto de ceros

$$C = \{(x : y : z) \in \mathbb{P}^2(\bar{K}) \mid F(x, y, z) = 0\}$$

donde F es un polinomio homogéneo no constante, (absolutamente) irreducible y que no tiene ceros en común con F_x, F_y y F_z , sus derivadas parciales. Ejemplos bien conocidos de estas curvas, son las *curvas elípticas*, E definida por los ceros de $Y^2Z - X^3 - g_2XZ^2 - g_3Z^3$, con $\Delta := -16(4g_2^3 + 27g_3^2) \neq 0$ y $\text{char}(K) \neq 2, 3$. El teorema de Weil acerca la hipótesis de Riemann en este contexto había sido probado antes por Hasse, como fue mencionado en la introducción a la Sección 5. Precisamente, $\#E(\mathbb{F}_p) = p + 1 - a_p$, donde $|a_p| \leq 2\sqrt{p}$ e indicamos por $\#E(K)$ la cardinalidad sobre K del conjunto de soluciones de la ecuación que define a E . En este caso la ecuación (14) puede ser descrita por $Z(E, t) =$

$\exp\left(\sum_{m=1}^{\infty} \#E(\mathbb{F}_{p^m}) \frac{t^m}{m}\right)$ y dos curvas elípticas E y E' son llamadas *aritméticamente equivalentes* si ellas definen las mismas funciones zeta o equivalentemente $\#E(\mathbb{F}_p) = \#E'(\mathbb{F}_p)$. Hacemos hincapié, en que no todas las preguntas sobre $E(\mathbb{F}_p)$ se reducen a determinar su valor $\#E(\mathbb{F}_p)$. En realidad, la cota es el aliciente para determinar su naturaleza y propiedades, como lo mostraremos con el raciocinio a continuación.

Suponga que la ecuación de E es definida sobre \mathbb{Q} e imagine que quisiéramos determinar la naturaleza del conjunto $E(\mathbb{Q})$. En efecto, esto es lo que responde el Teorema de Mordell–Weil (Silverman, 2009, Ch. VIII), afirmando que este es un grupo abeliano finitamente generado. En particular, como consecuencia del teorema de clasificación de grupos abelianos finitamente generados, tenemos que $E(\mathbb{Q}) \simeq \mathbb{Z}^r \oplus E(\mathbb{Q})_{\text{Tors}}$, para cierto $r \geq 0$. Aquí el *rango algebraico* de la curva elíptica es definido por el valor $r_E := r \geq 0$ y $E(\mathbb{Q})_{\text{Tors}}$ es el subgrupo de elementos de orden finita de $E(\mathbb{Q})$.

Ahora, la función $L(E, s)$ definida por la curva elíptica es la serie de Dirichlet (holomorfa) determinada por los valores de $\#E(\mathbb{F}_p)$, esto es, $L(E, s) = \sum_{n \geq 1} \frac{b_n}{n^s}$, donde a_n es definida siguiendo las reglas de generación: $b_1 = 1, b_p = \#E(\mathbb{F}_p), b_{p^l} = b_p b_{p^{l-1}} - b_{p^{l-2}}$ y $a_{mn} =$

$a_m a_n$, si $(m, n) = 1$. Más aún se prueba, para $\text{Re}(s) > \frac{3}{2}$, que:

$$L(E, s) = \prod_{p:\text{primo}} (1 - a_p p^{-s} + p^{1-2s})^{-1}.$$

Heurísticamente, podemos aproximarnos al valor $L(E, 1)$ sustituyendo en la fórmula anterior $L(E, 1) = \prod_{p:\text{primo}} \frac{p}{\#E(\mathbb{F}_p)}$. Y así, si $\#E(\mathbb{F}_p) > p$ ocurre a menudo entonces $L(E, 1) = 0$. En efecto, esto se logra probar y un hecho muy interesante es determinar el orden de este cero. Una de las razones detrás de esto es que empíricamente

$$\prod_{p \leq x} \frac{\#E(\mathbb{F}_p)}{p} \rightarrow \infty \Leftrightarrow E(\mathbb{Q}) = \infty.$$

Pero más que esto, la gran afirmación continúa siendo un problema abierto a los días de hoy conocida como la conjetura de Birch–Swinnerton-Dyer, que da evidencia de que el orden de este cero para la función $L(E, s)$ en $s = 1$ es igual a $r = r_E$ el rango algebraico de la función elíptica. En pocas palabras, el rango analítico coincide con el rango algebraico. Hasta ahora ha habido pocos avances en la resolución de esta conjetura, salvo los trabajos de Gross-Zagier de 1986 (**Gross & Zagier**, 1986) para curvas de rango 0 y 1 y más recientemente se le otorgó la Medalla Fields a Manjul Bhargava por su demostración que el 62,5% de las curvas elípticas satisfacen la conjetura BSD (**Bhargava & Shankar**, 2015).

Este es uno de los múltiples y variados resultados relacionados al estudio de las funciones zeta y, su generalización, las funciones L . No es en vano, cuando muchos matemáticos se han referido a ella como el problema más prolífico de las matemáticas y este artículo es evidencia de esto.

Geometría, aritmética y Teorema de Deligne

¿Qué tal si en lugar de una curva elíptica pensamos en determinar el “tamaño” y la “naturalidad” del conjunto de puntos \mathbb{F}_q -racionales, $V(\mathbb{F}_q)$ con $q = p^r$ y p primo, de una variedad algebraica V proyectiva suave? Para esto estableceremos cierto contexto geométrico: Una *variedad algebraica proyectiva suave* es el conjunto de soluciones simultáneas

$$V := \{(a_0 : a_1 : \dots : a_n) \in \mathbb{P}^n(\overline{\mathbb{F}_p}) \mid F_i(a_0, \dots, a_n) = 0, \forall 1 \leq i \leq m\}$$

donde los polinomios F_i son homogéneos no-constantes, tales que el ideal que generan $(F_1, \dots, F_m) \subseteq \mathbb{F}_p[x_0, \dots, x_n]$ es un ideal primo y la matriz jacobiana $J_V = \left(\frac{\partial F_i}{\partial x_j}\right)$ tiene rango $n - \dim(V)$, donde $\dim(V)$ es la dimensión topológica de V . En este caso, la *función zeta de V* es por definición

$$Z(V, t) := \exp \left(\sum_{m=1}^{\infty} \#V(\mathbb{F}_{p^m}) \frac{t^m}{m} \right).$$

Lo primero a observar es que $1 \leq \#V(\mathbb{F}_{p^m}) \leq p^{mn}$ y así la serie será convergente si $|t| < q^{-n}$. La generalización en este contexto de la Hipótesis de Riemann, fue conocida como la *Conjetura de Weil*, que fue demostrada por Pierre Deligne en 1974 (**Deligne**, 1974) y lo que le permitió a hacerse a la honrosa distinción de la medalla Fields. Precisamente, Grothendieck había demostrado que, si V es una variedad algebraica proyectiva suave de dimensión s entonces

$$Z(V, t) = \frac{P_1(t)P_3(t) \cdots P_{2s-1}(t)}{P_0(t)P_2(t) \cdots P_{2s}(t)}$$

donde $P_i(t) \in \mathbb{Z}[t]$, $P_i(0) = 1$ y $\deg(P_i) = b_i = \dim_{\mathbb{R}} H^i(\tilde{V}(\mathbb{C}), \mathbb{R})$ es el i -ésimo número de Betti de la variedad compleja $\tilde{V}(\mathbb{C})$ asociada a V , para cada $i = 0, \dots, 2s$. A partir de esta

descomposición, Deligne demostró que para cada $i = 0, \dots, 2s$ vale que

$$P_i(t) = \prod_{j=1}^{b_i} (1 - \alpha_{ij}t), \text{ donde } \alpha_{ij} \in \mathbb{C} \text{ y } |\alpha_{ij}| = p^{\frac{i}{2}}.$$

Este resultado y toda la maquinaria creada para su demostración permitieron un desarrollo espectacular de la geometría algebraica a mediados del siglo XX, entendida aquí como geometría aritmética. Sin lugar a dudas este fue un resultado influyente en el desarrollo de la matemática de los últimos dos siglos y dejó en evidencia fuertes conexiones entre la geometría y la teoría de números, aparentemente, tan disímiles. Así mismo, es una consecuencia (elemental) de una de las problemáticas actuales que ha sido fuente de grandes resultados y desarrollos teóricos fascinantes, conocido como (la conjetura de la reciprocidad del) *Programa de Langlands*. Para profundizar más acerca de algunas de las consecuencias de estos resultados recomendamos (**Katz**, 1976), (**Katz and Messing**, 1974).

Contribución de los autores

Los autores afirmamos que el aporte de cada uno de los autores es igual en este trabajo.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses con respecto al contenido de este artículo.

Agradecimientos y financiación

Este trabajo fue parcialmente financiado por el CODI, Universidad de Antioquia, Proyecto 2020-33305.

References

- Atiyah, M. F., Macdonald, I. G.** (1969). *Introduction to commutative algebra*. Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Mass.-London-Don Mills, Ont.
- Bhargava, M., Shankar, A. I. V.** (2015). Ternary cubic forms having bounded invariants, and the existence of a positive proportion of elliptic curves having rank 0. *Annals of Mathematics*, 181(2), 587-621.
- Bombieri, E.** (1974). Counting points on curves over finite fields (d'après s.a.stepanov). *Lecture Notes in Mathematics*, Vol. 383. Springer, Berlin.
- Castro, C., Maecha, J.** (2004). Fractal supersymmetric qm, geometry probability and the riemann hypothesis. *International Journal of Geometric Methods in Modern Physics*, 1, 751-793.
- Chevalley, C.** (1951). *Introduction to the theory of algebraic functions of one variable*. Mathematical surveys; monographs.
- Deligne, P.** (1974). La conjecture de weil. i. *Publications Mathématiques de l'Institut des Hautes Etudes Scientifiques*, 43, 273-307.
- Domenica, B., Vincent, W.** (2009). The parietal cortex and the representation of time, space, number and other magnitudes. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, 364, 1831-1840.
- Gross, B., Zagier, D.** (1986). Heegner points and derivatives of L -series. *Invent Math*, 84, 225-320.
- Hindry, M.** (2012). La preuve par andré weil de l'hypothèse de riemann pour une courbe sur un corps fini. *Henri Cartan & André Weil, mathématiciens du XXe siècle*, 4, 62-98.
- Katz, N. M.** (1976). An overview of deligne's proof of the riemann hypothesis for varieties over finite fields (hilbert's problem 8). *Proceedings of Symposia in Pure Mathematics*, 28, 275-305.
- Katz, N. M., Messing, W.** (1974). Some consequences of the riemann hypothesis for varieties over finite fields. *Inventiones mathematicae*, 23(1), 73-77.

- Koblitz, N.** (1994). *A course in number theory and cryptography*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lins-Neto, A.** (2016). *Funcoes de uma variavel complexa*. Publicacoes do IMPA.
- Lorenzini, D.** (1996). *An invitation to arithmetic geometry*. American Mathematical Society, Providence, RI.
- Milne, J.** (2017). The riemann hypothesis over finite fields: From weil to the present day. *Notices of the ICCM*, 4, 14-52.
- Milne, J.** (2020). *Algebraic number theory*, v.3.08. Personal web page.
- Neukirch, J.** (1999). *Algebraic number theory*. Springer-Verlag, Berlin.
- Roquette, P.** (2018). *The riemann hypothesis in characteristic p in historical perspective*. Springer, Cham.
- Rosen, M.** (2010). *Number theory in function fields*. Springer-Verlag, New York.
- Samuel, P., Zariski, O.** (2013). *Commutative algebra*, volume i. Dover Publications.
- Sarnak, P.** (2006). Problems of the millennium: The riemann hypothesis. *American Mathematical Society*, 1, 5-21.
- Sierra, G.** (2019). The riemann zeros as spectrum and the riemann hypothesis. *Symmetry*, 494, 2-37.
- Silverman, J. H.** (2009). *The arithmetic of elliptic curves*. Graduate texts in mathematics.
- Stichtenoth, H.** (2008). *Algebraic function fields and codes*. Springer Berlin Heidelberg.
- Weil, A.** (1979). *Sur les fonctions algébriques à corps de constantes fini*. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-1705-1_34
- Weil, A.** (1948). *Sur les courbes algébriques et les variétés qui s'en déduisent*. Actualités Sci. Ind.
- Weil, A.** (1995). *Basic number theory*. Springer Berlin Heidelberg.
- Wiles, A.** (2006). The birch and swinnerton-dyer conjecture. *American Mathematical Society*, 1, 31-44.

Rosalind Franklin: un caso para analizar con enfoque de género

Rosalind Franklin: A case to analyze with a gender approach

Resumen

El caso de Rosalind Franklin es un ejemplo del trato al que son sometidas las mujeres por intentar participar y contribuir a la ciencia. Rosalind lo hizo a principios del siglo XX, cuando la ciencia empezaba a institucionalizarse. Aunque Marie Curie ya había recibido dos premios Nobel, el ambiente científico estaba muy marcado por el patriarcado, definido por una supuesta superioridad masculina. Es posible que Rosalind no haya sido consciente de su situación, como muchas de las científicas que la precedieron. En un merecido reconocimiento a una de las mujeres que más ha aportado a la ciencia, el modelo de ADN debería recibir el nombre de modelo de Watson, Crick y Franklin.

Gracias a los numerosos movimientos feministas que han actuado desde mediados del siglo XX, las demandas y las políticas progresistas han ido modificando nuestra cultura social, así como cambios en el trato a las mujeres, y, consecuentemente, en la percepción del papel que pueden desempeñar en la ciencia. A pesar de ello, el número de jóvenes mujeres con vocación científica en el siglo XXI todavía es muy bajo. Aquí se presentan algunas consideraciones sobre la necesidad de establecer políticas de ciencia y tecnología con enfoque de género, que garanticen un avance más ágil de la participación de las mujeres en condiciones de igualdad diferencial que permitan valorar su trabajo en concordancia con sus aportes.

Palabras clave: Mujeres en la ciencia; Vocaciones científicas; Políticas científicas con enfoque de género.

Abstract

Rosalind Franklin is an example of the treatment to which women are subjected when they try to participate and contribute to science. Rosalind did it at the beginning of the 20th century when science was already becoming institutionalized. At the time, Marie Curie had already received two Nobel prizes, but the scientific environment was significantly marked by patriarchy and defined by male superiority. Rosalind may not have been aware of her situation, as many of the women scientists before her. If we were to give well-deserved recognition to one of the women who has contributed the most to science, the DNA model should be called the Watson-Crick-Franklin model.

Thanks to the numerous feminist movements acting since the middle of the 20th century, the demands and progressive policies have gradually modified our social culture changing the treatment of women scientists and the perception of their role in science. In spite of this, the number of young women with a scientific vocation in the 21st century is still very low. Here I present some considerations on the need to establish science and technology policies with a gender approach aimed at guaranteeing greater participation of women in conditions of differential equality, which would lead to assessing their work in correspondence with their contributions.

Keywords: Women in science; Scientific vocations; Scientific policies with gender approach.

El aporte de Rosalind Franklin a la ciencia

Rosalind Franklin nació hace poco más de un siglo, en 1920, en una época en la cual la ciencia dejaba de ser una actividad individual, ejercida frecuentemente con recursos propios, para institucionalizarse en las universidades, en la industria y en los centros de investigación estatales. Se establecía, así, una forma moderna de ciencia y una nueva visión del mundo. En ese contexto, la Fundación Nobel fue creada el 29 de junio de 1900 y otorgó el primer premio en 1901.



Rosalind Franklin

Las mujeres empezaban a hacer su aparición en las élites científicas: Marie Curie ganó el premio Nobel de Física en 1903 y su segundo premio Nobel, el de Química, en 1911, en tanto que Lise Meitner descubrió la fisión nuclear y la reacción en cadena en 1918. En la década de 1930 la única mujer que obtuvo un premio Nobel fue Irene Joliot Curie.

Rosalind nació en Londres en una familia judía acomodada y fue educada en una escuela privada donde siempre obtuvo calificaciones sobresalientes, las que seguiría obteniendo durante sus estudios superiores y le valdrían el otorgamiento de una beca para continuar su formación como investigadora. Sin embargo, su padre le pidió donar esa beca a estudiantes extranjeros que llegaban como inmigrantes (Tolosa, 2020). Con ayuda de su tía Helen Caroline Franklin, Rosalind inició su licenciatura en Ciencias Naturales en 1941 en Cambridge, en donde terminó su Doctorado en 1945 (Escuela de Literatura Científica Creativa, s.f.).

En 1947 la francesa Adrienne Weill, quien orientó su trabajo postdoctoral, la animó a ir a París, al Laboratorio Central de Servicios Químicos del Estado. Allí Rosalind formó parte de un grupo del que ella disfrutó de manera muy especial porque además de dedicarse a una investigación muy activa y dinámica, ofrecía un ambiente más amable con las mujeres, diferente al entorno inglés, más conservador y machista (Stasiak, 2001). En dicho Laboratorio se convirtió en una verdadera experta en cristalografía de rayos X.

En 1950 Rosalind recibió la beca Turner and Newall por tres años para trabajar en King's College, en Londres. En enero de 1951 empezó a trabajar como asociada de investigación en la Unidad de Biofísica del Consejo de Investigación Médica (CIM), dirigida por el físico John Randall, quien le asignó el trabajo con fibras de ADN. Este tema presentaba desarrollos interesantes y ella era la única investigadora con experiencia en difracción experimental en el King's College. En esta institución el ambiente estaba muy marcado por un fuerte sexismo y por la exclusión femenina. En noviembre del mismo año Rosalind dio un seminario que concluyó diciendo que el ADN forma una "gran hélice en varias cadenas, fosfatos en el exterior". En ese seminario estaba presente James Watson, quien trabajaba en el Laboratorio Cavendish en Cambridge. Él y Francis Crick construyeron en su laboratorio un modelo de ADN de triple cadena con un esqueleto de azúcar y fosfato en su interior. Rosalind tuvo la oportunidad de ver el modelo, con el cual no estuvo de acuerdo, así que decidió continuar trabajando para obtener mejores datos (Stasiak, 2001).

El ambiente de trabajo en King's College no era el deseado. Rosalind tenía desavenencias con el director John Randall y con su colega Maurice Wilkins, lo que la llevó a trasladarse a Birbeck College en 1953. El 25 de abril de 1953, en la Revista *Nature*, aparecía el célebre artículo de una página que describía la molécula que almacena y transmite la información hereditaria en todos los organismos vivos, desde las bacterias hasta los seres humanos. Se titulaba *Una estructura para el ácido desoxirribonucleico* y estaba firmado por James Watson y Francis Crick.

El mismo Crick afirmó en 1953 que la investigación y los datos obtenidos por Rosalind fueron claves en la determinación del modelo de Watson y Crick de la doble hélice del ADN, algo que Watson confirmó también 47 años más tarde. Se sabe que una vez completado el modelo, Crick y Watson invitaron a Wilkins a ser coautor del artículo y que este rechazó la oferta porque él consideraba que no había participado en su construcción. Sin embargo, más tarde se mostró arrepentido de que se hubiera omitido por completo el nombre de Rosalind, ya que ello habría sido un reconocimiento a la contribución del King's College en ese descubrimiento.

Historiadores de la Medicina como Howard Markel, de la Universidad de Michigan, han aseverado no estar convencidos de la historia que hoy se difunde sobre el caso del Rosalind Franklin. Markel, quien escribió un libro sobre el descubrimiento de la doble hélice, cree que Rosalind Franklin fue “estafada” por los demás y su nombre eliminado, en parte, porque era una mujer judía en un campo dominado por hombres.

Finalmente, Rosalind dejó atrás su trabajo con el ADN y realizó otros descubrimientos importantes en la investigación de los virus antes de morir de cáncer a la edad de 37 años. Cuatro años más tarde, Watson, Crick y Wilkins recibieron un premio Nobel por su trabajo sobre la estructura del ADN.

Existe completo acuerdo en que la contribución de Rosalind Franklin fue fundamental para encontrar la forma de doble hélice del ADN. Markel propone que se reconozca la labor de una de las mujeres que más ha aportado a la ciencia, llamando el modelo conocido como de Watson y Crick, modelo de Watson, Crick y Franklin (Markel, 2022). Está claro que en la historia del desarrollo del modelo de ADN y su autoría falta la mención de la contribución de Rosalind Franklin. Así, por ejemplo, en el mismo número de la revista *Nature* en el que apareció el artículo de Watson y Crick, se publicó uno de Rosalind Franklin y su estudiante de doctorado Raymond Gosling con varias fotografías de su trabajo, entre ellas, la número 51. En dicho artículo los autores respaldan el modelo de Watson y Crick (Burakoff, 2023).

Rosalind Franklin es sólo uno de muchos casos

Casos como el de Rosalind Franklin se han repetido continuamente a través de la historia de la ciencia. Valga mencionar el de Hipatia (Alejandría, 360 d.C.), y otros ejemplos más cercanos en el tiempo, como el de Maria Winkelmann-Kirch (Alemania, 1670), una astrónoma austriaca que fuera ayudante de su marido y después de su hijo, y que contribuyó al establecimiento de la Academia de las Ciencias de Berlín como el mayor centro de astronomía de la época. Está, asimismo, el de Henrietta Leavitt (Estados Unidos, 1868), astrónoma estadounidense que cambió la manera de observar el universo gracias a su descubrimiento relativo a la luminosidad de las estrellas. En el Observatorio del Harvard College, Leavitt estudió las Cefeidas, estrellas variables cuyo brillo varía en periodos regulares. Por su parte, Lise Meitner (Austria, 1878) fue una científica austriaca que contribuyó a los descubrimientos del elemento protactinio y la fisión nuclear. Cuando trabajaba en el Instituto Kaiser Wilhelm en radiactividad, descubrió el isótopo radiactivo protactinio-231, en 1917. Encontramos también a Ida Tacke (Imperio Alemán, 1896), o Ida Noddack por su nombre de casada, una química y física alemana que fue la primera científica en mencionar la idea de la fisión nuclear en 1934. Junto con su marido Walter Noddack, de quien tomó el apellido, descubrió el elemento renio, de número atómico 75. Está, asimismo, Chien-Shiung Wu (China, 1912), una física estadounidense nacida en China experta en



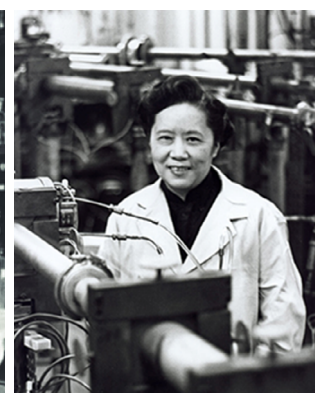
Henrietta Leavitt



Lise Meitner



Marianne Grunberg Manago



Chien-Shiung Wu

radiactividad, quien trabajó en el Proyecto Manhattan, donde contribuyó a desarrollar el proceso para separar el uranio metálico en isótopos de uranio-235 y uranio-238 mediante difusión gaseosa. Debe mencionarse también a Marianne Grunberg-Manago (Rusia, 1921), una bioquímica francesa de origen ruso que descubrió la ARN polimerasa junto a Severo Ochoa. Así podríamos enumerar a millones de mujeres científicas que no han recibido el reconocimiento por sus aportes, como que sí lo recibieron sus colegas hombres.

Este tipo de inequidades tiene su origen en los estereotipos sociales que se han naturalizado en el medio académico, a tal punto que las científicas trabajan en condiciones de inferioridad y son completamente invisibilizadas, lo que genera la brecha de género en ciencia y tecnología.

Pensar que las cosas están mejorando, y que con el tiempo pueden solucionarse, es una posición de desinterés y apatía que tiene consecuencias, porque ello explica que sean tan pocas las mujeres que se plantean la posibilidad de ser científicas, lo que supone un desperdicio de talento que es imposible medir, pero que sigue vigente. Teniendo en cuenta que las mujeres son la mitad de la población, y que no son menos capaces que los hombres, no podemos imaginar cuál hubiera sido el rumbo y el desarrollo de la ciencia sin ese desperdicio y con el aporte de muchas más mujeres dedicadas al avance del conocimiento.

Equidad y enfoque de género

En estos tiempos, en los que el concepto de equidad está ganando importancia en la política, clasificamos las brechas detectadas en nuestras sociedades y encontramos que la de género se clasifica como una más entre las debidas a la etnia, el salario, la educación, o la digital. Pero ocurre que la brecha de género no es comparable a las otras, porque la

desigualdad de las mujeres “constituye un caso especial entre todas las brechas sociales, ya que no se trata de una clase social, ni un grupo específico; no son una comunidad, ni una minoría social o racial, atraviesan todos los grupos y pueblos y, en todos ellos, son una inseparable mitad. Acabar con las condiciones que han permitido su desigualdad social y política sería, después de la liberación de los esclavos, la mayor revolución emancipadora”, como lo aseguraba Juan Villoro en 1997 (**Comisión Económica para América Latina y El Caribe**, 2010).

La equidad de género en ciencia, sobre todo en la perspectiva de que no se trata de que haya igual cantidad de científicas y científicos, sino de que ellas tengan las mismas oportunidades para construir sus carreras profesionales sin discriminación y en un entorno de trabajo justo, está explícitamente expresada en el quinto objetivo de desarrollo sostenible (5) de la agenda 2030. Para lograrlo se necesita una legislación que la garantice, una ley de ciencia y tecnología con un enfoque de género más amplio, que permita tener en cuenta las desigualdades en materia de contratación, estatutos profesoraes y reglamentos de trabajo en institutos de investigación y empresas, y establezca enfoques diferenciales que motiven y ofrezcan las condiciones para desarrollar una carrera de alto nivel y, así, disminuir las brechas de status tanto académico como salarial.

La necesidad de introducir la perspectiva de género ha quedado manifiesta cuando la UNESCO destaca la urgencia de aumentar la participación de las mujeres en las carreras de ciencia, tecnología e investigación en todo el mundo. Los resultados de encuestas hechas a científicas en América Latina publicadas recientemente, muestran que la dificultad no radica en acceder a los puestos de investigación, sino en realizar investigaciones de primera línea. Las científicas se consideran excluidas de los centros de poder contituidos por hombres. Las mujeres publican menos y lo hacen en revistas de menor categoría, lo que es al mismo tiempo la causa y el efecto de su menor status científico, ya que su representación en las publicaciones de prestigio es inferior.

Buscando las razones de esta inferioridad, encontramos que la carrera científica tradicional se basa en el modelo masculino, que exige una alta movilidad geográfica, dedicación, disponibilidad y flexibilidad en términos de tiempos y horarios, así como una productividad científica ininterrumpida y altamente competitiva, lo que impone barreras muy difíciles de superar para retener a las mujeres en carreras científicas. Las estadísticas en Colombia muestran que en las dos primeras décadas de este siglo, la brecha de género en áreas STEM ha aumentado, a pesar de que el número de hombres y de mujeres se ha incrementado, porque el crecimiento en cada género presenta un ritmo diferente (**Cámara Colombiana de Comercio Electrónico**, 2022).

El reducido número de mujeres en cargos de investigación y desarrollo destacados se puede explicar por diversos factores como el equilibrio entre el trabajo y la vida pesonal y los patrones de la productividad científica carentes de un enfoque de género, además de los criterios de medición del rendimiento y la promoción.

Es claro que para reducir la brecha de género en ciencia y tecnología es necesario establecer políticas públicas basadas en el enfoque de género. También es cierto que hace poco disponemos de las herramientas para implementar acciones. Dos documentos del Consejo Nacional de Política Económica y Social (CONPES), relacionados, aunque propuestos por separado, el 4069 de 2021 y el 4080 de 2022, se ocupan de establecer las políticas públicas de ciencia y tecnología y de género para el desarrollo sostenible. El segundo documento enfatiza en su primera línea de acción el “Fortalecimiento de la institucionalidad para transversalizar el enfoque de género en los asuntos estratégicos del estado”. Esta es una herramienta que facilita la acción transversal y su inclusión fue liderada por la Consejería para la Equidad de la Mujer en el marco de la nueva política de Estado orientada a la equidad de las mujeres que, sin embargo, no es vinculante en su contenido ni estructura para el gobierno nacional, por lo que será importante su revisión y validación amplia y participativa para implementarla de forma concreta en el caso del sector de las científicas.

En diciembre del 2021 el gobierno nacional aprobó la Política Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (CTI) a través del CONPES, la cual deberá implementarse en un horizonte de 10 años con acciones habilitantes y de gestión respaldadas por una inversión indicativa de 1,15 billones de pesos. A esta financiación se suma la de CTI proveniente de los beneficios tributarios y el Sistema General de Regalías, 2022-2031, por más de 30 billones de pesos, destinada a impulsar una economía y una sociedad basadas en el conocimiento (**Departamento Nacional de Planeación, 2021**).

El documento CONPES 4069 de 2021 contiene la política estatal de ciencia, tecnología e innovación (CTI), orientada a incrementar la capacidad para generar y usar el conocimiento científico como fuente de desarrollo y crecimiento del país (**Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación, 2021**) y a incrementar la productividad y la competitividad, pero, sobre todo, como medio para enfrentar los grandes desafíos de la humanidad en términos de necesidades sociales de sostenibilidad del entorno. Claramente, este marco debería contener la perspectiva de género, cuya vigencia data de fines del siglo pasado. Sin embargo, el documento adolece de un análisis transversal desde la perspectiva de género en las actividades y la normatividad del quehacer científico que incluya la igualdad y el trato justo debido a las mujeres dedicadas a la ciencia.

Debe establecerse una relación clara entre esas dos políticas en favor de las biólogas, geólogas, ingenieras, químicas, físicas, médicas, psicólogas, sociólogas, antropólogas, y tantas otras que hacen ciencia apostándole a la lucha por la conservación de la vida de nuestra especie y del planeta.

Ángela Stella Camacho-Beltrán

Red Colombiana de Mujeres Científicas, Bogotá, Colombia

Referencias

- Burakoff, M.** (2023). *Rosalind Franklin's role in DNA discovery gets a new twist*. <https://apnews.com/article/dna-double-helix-rosalind-franklin-watson-crick-69ec8164c720e0b23374da69a1d3708d>
- Comisión Económica para América Latina y El Caribe - CEPAL.** (2010). *¿Qué Estado para qué Igualdad?* Presentación. https://repositorio.cepal.org/bitstream/handle/11362/16656/1/S1000327_es.pdf
- Cámara Colombiana de Comercio Electrónico.** (2022). *Brecha digital de género: el acceso de las mujeres a las carreras de Ciencia, Tecnología, Ingeniería y Matemáticas (STEM) en Colombia 2001-2020*. <https://www.ccce.org.co/noticias/brecha-digital-de-genero-el-acceso-de-las-mujeres-a-las-carreras-de-ciencia-tecnologia-ingenieria-y-matematicas-stem-en-colombia-2001-2020>
- Departamento Nacional de Planeación, DNP.** (2021). *CONPES 4069, CONPES aprobó política de ciencia, tecnología e innovación(CTI)*. <https://www.dnp.gov.co/Prensa/Noticias/Paginas/conpes-aprobo-politica-de-ciencia-tecnologia-e-innovacion-cti.aspx>
- Departamento Nacional de Planeación.** (2022). *CONPES 4080*. <https://colaboracion.dnp.gov.co/CDT/Conpes/Econ%C3%B3micos/4080.pdf>
- Escuela de Literatura Científica Creativa.** (s.f.). *ADN-El secreto de la Foto 51(VOSE)* [Archivo de video]. Youtube. <https://www.youtube.com/watch?v=8rAfOsS2uDQ&t=358s>
- Markel, H.** (2022). *El Secreto de la Vida*. La esfera de los libros.
- Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación.** (2021). *CONPES 4069: Nueva política de Ciencia, Tecnología e Innovación (2022-2031)*. https://minciencias.gov.co/sites/default/files/upload/paginas/conpes_4069.pdf
- Stasiak, A.** (2001). Rosalind Franklin. *EMBO Reports*, 2(3), 181. <https://doi.org/10.1093/embo-reports/kve037>.
- Tolosa, A.** (2022). *Rosalind Franklin*. El blog de Genotipia. <https://genotipia.com/rosalind-franklin/#:~:text=Rosalind%20Franklin%20fue%20la%20primera,que%20estaba%20presente%20James%20Watson>

Club de revistas

The Bat Lands, un proyecto que busca explorar áreas potenciales de brotes zoonóticos mediados por murciélagos

The Bat Lands: a project that seeks to explore potential areas of zoonotic outbreaks mediated by bats



<https://www.reuters.com/investigates/section/global-pandemic-bats-overview/>

Los murciélagos son uno de los grupos de mamíferos de mayor diversidad taxonómica y morfológica. En la actualidad se reconocen 1.469 especies (**Mammal Diversity Database**, 2023) distribuidas en casi todos los continentes, excepto la Antártica. Los murciélagos cuentan con especies en diferentes gremios tróficos (carnívoros, hematófagos, insectívoros, frugívoros, entre otros), por lo que desempeñan un papel importante en los ecosistemas principalmente como dispersores de semillas, polinizadores y controladores de insectos que constituyen plagas. Su importancia en los ecosistemas es destacada, pero muchas especies también albergan virus que pueden causar enfermedades a los humanos. Sin embargo, para que esto ocurra debe mediar un aumento en el contacto entre humanos y murciélagos, cuyo detonante puede ser la destrucción de los hábitats naturales ocupados por los murciélagos. Además, nuestro entendimiento de los factores que contribuyen al riesgo de eventos de propagación de los virus transmitidos por murciélagos a los humanos es incipiente (**Wang & Anderson**, 2019).

La iniciativa *Bat lands* (**McNeill et al.**, 2023), apoyada por la agencia Reuters, hizo un análisis global de las condiciones que incrementan el riesgo del salto de los virus entre los murciélagos y los humanos, con el fin de predecir áreas que pueden tener brotes futuros. Para ello, compilaron la información histórica sobre eventos de zoonosis mediadas por murciélagos e identificaron 56 condiciones específicas (que incluyen variables ambientales, coberturas vegetales, cercanías a cuevas, entre otras) vinculadas al riesgo de contagio. Entre el 2002 y el 2020 documentaron 95 eventos, desde casos aislados hasta epidemias localizadas, que involucraban virus transmitidos por murciélagos como el Ebola, el Hendra, el Marburg, el Nipah, el SARS, el Sikamat y el Sosuga. Todos estos datos fueron validados con el apoyo de expertos internacionales y analizados mediante algoritmos matemáticos como, por ejemplo, el de «bosques aleatorios» (*random forests*) (**Breiman**,

2001), técnica de aprendizaje supervisado que genera múltiples árboles de decisión a partir de un conjunto de datos de entrenamiento y permite combinar los resultados y obtener un modelo único y consistente. Con esto en mente, exploraron 10.000 sitios aleatorios alrededor del mundo y determinaron cuáles cumplían con las condiciones para un posible brote de virus transmitidos por murciélagos a humanos utilizando los algoritmos. Así, Reuters identificó áreas en 113 países de todos los continentes (excepto la Antártida), con condiciones adecuadas para una pandemia. Entre dichas zonas se cuentan varias áreas tropicales con una gran riqueza de murciélagos y la tendencia a modificar las condiciones naturales debido a la rápida urbanización. Así, cerca de una de cada cinco personas vive en áreas donde el riesgo de contagio es mayor. Posteriormente, se hicieron predicciones individuales del riesgo de pandemia en sitios puntuales, como la Amazonía, donde los modelos evidenciaron cómo un brote puede desembocar en una pandemia, con un impacto gigantesco sobre la salud humana.

Entre las otras zonas con alto riesgo de brotes de virus transmitidos por murciélagos a humanos están Brasil, China, India, Laos y el occidente de África. Conclusiones similares se han obtenido empleando otro tipo de modelos matemáticos y un número mayor de especies de mamíferos, con lo que se ha establecido que África, Asia y los países de Latinoamérica tienen un alto riesgo de zoonosis (e.g., **Pandi et al.**, 2022). En estos países se han documentado algunos eventos puntuales de transmisión de virus que Reuters ilustra con gran detalle.

Se entiende que países de gran extensión como Brasil, que alberga 181 especies de murciélagos (**Garbino et al.**, 2022) y tiene regiones con tasas de deforestación altas, haya sido incluido entre las áreas con potencial para el surgimiento de virus que pueden desembocar en pandemias. Reuters destaca a la Amazonía como el sitio donde puede emerger la nueva pandemia viral asociada a murciélagos. Es clave resaltar que sólo 95 especies de murciélagos han sido estudiadas en Brasil en términos de la presencia de virus (**Wallau et al.**, 2023), por lo que existen grandes vacíos de información sobre las causas, riesgos, especies involucradas y tipos de virus que puedan desencadenar pandemias mediadas por murciélagos.

Si en Brasil, uno de los países con mayor diversidad de murciélagos y muchas líneas de investigación (**Sabino-Santos et al.**, 2015, 2018), aún se requieren grandes esfuerzos para documentar los virus asociados a murciélagos, ¿cuál es la situación de otros países tropicales con gran riqueza de murciélagos, que, además, comparten regiones naturales con Brasil? Por ejemplo, en Colombia, donde se han documentado alrededor de 220 especies, número que se incrementa anualmente, no existen compendios de los virus asociados a murciélagos (**Gonzalez-Astudillo et al.**, 2016). En este orden de ideas, llenar los vacíos de información es una actividad fundamental. Hay medidas sugeridas por Reuters para mitigar los riesgos de nuevos brotes de virus letales; se destacan entre estas la inversión en investigación, las evaluaciones nacionales de riesgo en salud pública y el avance en el conocimiento de la biología de los murciélagos. Todos los esfuerzos enfocados a determinar los riesgos de zoonosis mediadas por murciélagos son relevantes. Por último, debe tenerse muy en cuenta que no todas las especies de murciélagos habitan en zonas selváticas y no todas están involucradas en la transmisión de virus a humanos. Por ello, las campañas para educar y evitar que se condene de manera general a los murciélagos, sin tener información suficiente sobre los riesgos que algunas especies puntuales pueden representar para la salud pública, es una tarea urgente.

Héctor E. Ramírez-Chaves

Departamento de Ciencias Biológicas y Centro de Museos, Museo de Historia Natural,
Universidad de Caldas
hector.ramirez@ucaldas.edu.co

Agradecimientos

A Martha Patricia Ramírez Pinilla por la invitación a presentar esta reseña.

Referencias

- Breiman, L.** (2001). Random Forests. *Machine Learning*, 45, 5-32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Garbino, G. S. T., Gregorin, R., Lima, I. P., Loureiro, L., Moras, L., Moratelli, R., Nogueira, M. R., Pavan, A. C., Tavares, V. C., Nascimento, M. C., Novaes, R. L. M., Peracchi A.L.** (2022). *Updated checklist of Brazilian bats: versão 2020*. Comitê da Lista de Morcegos do Brasil—CLMB. Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros (Sbeq). <https://www.sbeq.net/lista-de-especies>
- Gonzalez-Astudillo, V., Ramírez-Chaves, H. E., Henning, J., Gillespie, T.R.** (2016). Current knowledge of studies of pathogens in Colombian mammals. *MANTER: Journal of Parasite Biodiversity. Occasional Papers*, 4, 1-3.
- Mammal Diversity Database.** (2023). Mammal Diversity Database (Version 1.11) [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7830771>
- McNeill, R., Martell, A., Smith, G.** (2023). *How Reuters identified bat-virus risk zones*. <https://www.reuters.com/investigates/special-report/global-pandemic-bats-methodology/>
- Pandit, P. S., Anthony, S. J., Goldstein, T., Olival, K. J., Doyle, M. M., Gardner, N. R., Bird, B., Smith, W., Wolking, D., Gilardi, K., Monagin, C., Kelly, T., Uhart, M. M., Epstein, J. H., Machalaba, C., Rostal, M. K., Dawson, P., Hagan, E., Sullivan, A., Li, H., ..., Johnson, C. K.** (2022). Predicting the potential for zoonotic transmission and host associations for novel viruses. *Communications Biology* 5, 844. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03797-9>
- Sabino-Santos, G. Jr., Maia, F. G. M., Martins, R. B., Gagliardi, T. B., Souza, W. M., Muylaert, R. L., Luna, L. K. S., Melo, D. M., Cardoso, R. S., Barbosa, N. D. S., Pontelli, M. C., Mamani-Zapana, P. R., Vieira, T. M., Melo, N. M., Jonsson, C. B., Goodin, D., Salazar-Bravo, J., daSilva, L. L. P., Arruda, E., Figueiredo, L. T. M.** (2018). Natural infection of Neotropical bats with hantavirus in Brazil. *Scientific Reports* 8(1), 9018. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27442-w>
- Sabino-Santos, G. Jr., Maia, F. G. M., Vieira, T. M., de Lara Muylaert, R., Lima, S. M., Gonçalves, C. B., Barroso, P. D., Melo, M. N., Jonsson, C. B., Goodin, D., Salazar-Bravo, J., Figueiredo, L. T. M.** (2015). Evidence of hantavirus infection among bats in Brazil. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 93(2), 404–406. <https://doi.org/10.4269%2Fajtmh.15-0032>
- Wallau, G. L., Barbier, E., Tomazatos, A., Schmidt-Chanasit, J., Bernard, E.** (2023). The virome of bats inhabiting Brazilian Biomes: knowledge gaps and biases towards zoonotic viruses. *Microbiology Spectrum*, 11(1), e0407722. <https://doi.org/10.1128/spectrum.04077-22>
- Wang, L. F. & Anderson, D.E.** (2019). Viruses in bats and potential spillover to animals and humans. *Current Opinion in Virology*, 34, 79-89. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2018.12.007>

Bat lands Reuters

THE BAT LANDS

HOW REUTERS IDENTIFIED BAT-VIRUS RISK ZONES

Using what we know about conditions that help viruses jump from bats to humans, we conducted a global data analysis to predict where outbreaks are likely to happen

By Bryan Mitchell, Allison Martini and Grant Smith

Filed May 8, 2023, noon GMT



CAUGHT: Scientists are racing to identify and understand viruses carried by bats, such as this one captured in July 2021 in Medicilândia in the Amazonian state of Pará, Brazil. REUTERS/Druvo Vally

<https://www.reuters.com/investigates/special-report/global-pandemic-bats-methodology/>



<https://www.reuters.com/investigates/special-report/global-pandemic-bats-jumpzones/> Part 1



<https://www.reuters.com/investigates/special-report/global-pandemic-bats-spillover/> Part 2



<https://www.reuters.com/investigates/special-report/global-pandemic-bats-deforestation/> Part 3



<https://www.reuters.com/investigates/special-report/global-pandemic-bats-spread/> Part 4



<https://www.reuters.com/investigates/special-report/global-pandemic-bats-solutions/> Part 5

Comentario bibliográfico



El Código de la Vida, Jennifer Doudna, la edición genética y el futuro de la especie humana de Walter Isaacson

EDITORIAL DEBATE (2021)
ISBN: 9788418056642

Penguin Random House Grupo Editorial
ISBN: 978-958-5132-24-5

El Código de la Vida, Jennifer Doudna, la edición genética y el futuro de la especie humana de Walter Isaacson

The Code Breaker: Jennifer Doudna, Gene Editing, and the Future of the Human Race

Este es un excelente libro escrito por Walter Isaacson, profesor de historia de la Universidad de Tulane en Estados Unidos. Describe la vida de la investigadora Jennifer Doudna, quien compartió con Emmanuelle Charpentier el Premio Nobel de Química en el 2020 por construir un vector genético que facilita el empleo del sistema CRISPR/Cas9 (siglas que en inglés corresponden a “repeticiones palindrómicas cortas agrupadas y regularmente interespaciadas”), una herramienta empleada en la edición genética.

El libro relata que cuando Jennifer estaba en sexto grado en su colegio de la isla de Hilo, archipiélago de Hawái, encontró en su cama *La doble hélice*, un libro que le había dejado su padre. Al leerlo quedó fascinada por el drama oculto detrás de la competencia para descubrir el ADN, la molécula que contiene el código de la vida. Cuando leyó sobre la gran contribución que la Dra. Rosalind Franklin había hecho con sus fotografías de cristalografía de rayos X, que permitieron descifrar la estructura tridimensional del ADN, Jennifer aprendió que las mujeres también pueden ser científicas. Fue así como decidió hacer una carrera en la ciencia, a pesar de que su asesor en la escuela consideraba que las mujeres no debían hacerlo. Jennifer hizo sus estudios de pregrado en el Colegio de Pomona, California, y su doctorado en la Universidad de Harvard (1986-1989), bajo la tutoría de Jack Szostak, trabajando en la biología estructural del ARN. Hizo un posdoctorado en la Universidad de Colorado, donde conoció a su actual esposo y colaborador, Jamie H. Cate. Luego de otro posdoctorado en la Universidad de Yale, en el 2002, pasó a ser Profesora en la Universidad de California en Berkeley, cargo que ocupa hasta el día de hoy.

En Berkeley se dedicó a estudiar la estructura del ARN de interferencia (iRNA), razón por la cual fue contactada por la Profesora Jillian Banfield, quien trabajaba en CRISPR, pues se creía que este mecanismo de defensa bacteriano contra las infecciones virales empleaba iRNA. Se conformó entonces el grupo de investigadores que encontró que el mecanismo de acción era mucho más simple y consistía en generar una enzima que reconocía el material genético del virus y lo cortaba inactivándolo y haciendo que la bacteria que lo posee se tornara inmune a la infección viral.

Cinco años después de comenzar a trabajar con las CRISPR, en un congreso en Puerto Rico (2011) conoció a la Profesora Charpentier, una microbióloga nómada experta en infecciones e inmunidad de patógenos bacterianos. Las dos científicas congeniaron muy bien y, al darse cuenta de que tenían conocimientos complementarios, decidieron establecer una intensa cooperación intercontinental: Doudna integró a su equipo a Martin Jinek y Charpentier, a Krzysztof Chylinski. Un año después publicaron en Science el resultado de su investigación (Jinek M, Chylinski K, Fonfara I, Hauer M, Doudna JA, Charpentier E. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity. Science. 2012;337(6096):816-21. 10.1126/science.1225829), en un artículo que establece las pautas para emplear el sistema CRISPR/Cas9 en la edición del genoma en las células de cualquier organismo.

Esta publicación permitió a un grupo de investigadores que trabajaban en edición genética en humanos adaptar la herramienta CRISPR/Cas9, y en seis meses ya estaban publicando los resultados. Incluso uno de ellos, el Dr. Feng Zhang, que trabaja en el Instituto BROAD de Boston, logró obtener una patente antes que Doudna y Charpentier, por lo cual ahora sus respectivas instituciones están en una disputa legal relacionada con los derechos de autor de esta tecnología.

Las aplicaciones de este sistema de edición genética son innumerables y permiten vislumbrar grandes beneficios. Es importante resaltar que ninguna herramienta tiene en sí misma características definidas (buenas o malas), pero su aplicación tiene muchas implicaciones éticas y puede haber consecuencias deletéreas en caso de que no se haga un buen uso de ella.

Algunos estudios clínicos actualmente en desarrollo incluyen todo tipo de enfermedades congénitas en las que un gen anormal puede reemplazarse por uno normal. Es el caso de las distrofias musculares (Duchenne) y hemoglobinopatías (beta-talasemia, anemia falciforme), así como los estudios en torno al tratamiento del cáncer, especialmente aquellos de difícil tratamiento, como el de pulmón y los linfomas de linfocitos T, entre otros. Además, se están desarrollando tratamientos para enfermedades degenerativas como la de Huntington, el Alzheimer y el Parkinson, así como para enfermedades crónicas como la diabetes y las dolencias cardiovasculares, y las enfermedades infecciosas, en las que las CRISPR prometen mejorar tanto el diagnóstico como el tratamiento y el desarrollo de nuevas vacunas.

Las aplicaciones de las CRISPR apenas comienzan; se vislumbra un futuro de avances fascinantes, cuyo límite es la imaginación de los investigadores. Ojalá empleemos inteligentemente dicha tecnología para que la humanidad no se arrepienta de este descubrimiento.

Podemos concluir esta nota citando dos apartes del libro, el primero es una reflexión de Doudna:

“La ciencia no da pasos hacia atrás, no podemos desaprender nuestros conocimientos, así que hemos de abrirnos paso hacia delante por el camino más seguro — afirma, repitiendo el título del informe que escribió tras el encuentro de 2015 en el valle de Napa —. La sociedad nunca había tenido ante sí nada como esto. Ahora contamos con el poder de controlar nuestro futuro genético, que es impresionante y al mismo tiempo da un poco de miedo. Así que debemos seguir hacia delante, con cautela y respeto ante el poder que hemos obtenido”.

El segundo es el brindis de Jack Szostak, profesor de Doudna en Harvard, quien había ganado el Premio Nobel de Medicina en el 2009: “Solo una cosa puede ser mejor que ganar el Premio Nobel — dijo —; que lo gane una de tus alumnas”.

Juan Guillermo McEwen

Profesor Titular, Facultad de Medicina, Universidad de Antioquia
Investigador, Corporación para Investigaciones Biológicas, Medellín, Colombia

Comentario bibliográfico



ISBN 978-3-031-35802-9 ISBN
978-3-031-35803-6 (eBook)
<https://doi.org/10.1007/978-3-031-35803-6>

Editors

Duane R. Hoshenthal
Department of Medicine
University of Texas
Health Science Center at San
Antonio, San Antonio, TX, USA

Thomas J. Walsh
Departments of Medicine and
Microbiology & Immunology
University of Maryland School of
Medicine, Baltimore, MD, USA

Michael G. Rinaldi (deceased)
Departments of Pathology,
Microbiology and Clinical
Laboratory Sciences, University of
Texas Health Science Center at San
Antonio, San Antonio, TX, USA

Diagnóstico y tratamiento de infecciones por hongos, tercera edición, 2023

Diagnosis and Treatment of Fungal Infections, third edition, 2023

Springer

Las infecciones micóticas han venido en aumento y se calcula que aproximadamente 1,6 millones de personas mueren anualmente en el mundo por esta causa. La población en riesgo se está expandiendo debido al uso cada vez más frecuente de terapias inmunosupresoras, la mayor supervivencia de los pacientes de cáncer tratados con quimioterapia y el uso extendido de antibióticos de amplio espectro en las unidades de cuidado intensivo. Por otra parte, el desarrollo tecnológico ha permitido contar con medios diagnósticos más sensibles para la detección de las micosis: el mejoramiento de las imágenes diagnósticas, la detección de biomarcadores y las nuevas técnicas moleculares han permitido una identificación más rápida y precisa de los hongos patógenos y, en consecuencia, mejores resultados en el manejo de estas afecciones.

En este contexto, la aparición de la tercera edición del libro *Diagnosis and Treatment of Fungal Infections*, editado por DR Hoshenthal, MG Rinaldi y TJ Walsh, es bienvenida. El volumen de 445 páginas está dividido en cuatro partes: aproximación al paciente, diagnóstico por el laboratorio y radiológico, agentes antifúngicos sistémicos y las micosis. Tiene, además, 21 casos instructivos con sus respectivas discusiones.

La primera parte se centra en la epidemiología de las micosis y el manejo del paciente de acuerdo con los factores de riesgo. El diagnóstico micológico se presenta en la segunda parte e involucra aspectos básicos de la micología, como la recolección de la muestra y su procesamiento inicial, así como los métodos clásicos de reconocimiento de los hongos. En esta edición, la segunda parte incluye un nuevo capítulo de taxonomía molecular necesario para comprender los dinámicos cambios que se han producido en este campo. Además, se incorpora el tema del diagnóstico molecular y se hace un recuento amplio de las diferentes pruebas que hoy existen. La sección dedicada al diagnóstico histopatológico se completa, asimismo, con la descripción de las diferentes coloraciones y su desempeño en las muestras y tejidos. Hay otra parte dedicada al diagnóstico inmunológico que se completa con el diagnóstico por imágenes. Son especialmente ilustrativas las imágenes del encéfalo y de los pulmones.

En la tercera parte se hace una buena revisión de los diferentes medicamentos antifúngicos y se discuten aspectos como la farmacocinética, el espectro de la sensibilidad y los mecanismos de resistencia.

La última parte está dedicada al estudio de las micosis. Son 17 capítulos que describen todas las infecciones micóticas que se encuentran en la práctica clínica. Son capítulos uniformes que de manera práctica abordan el diagnóstico y el tratamiento de las micosis.

El capítulo sobre la paracoccidioidomicosis, muy didáctico y actualizado, fue escrito por la doctora Ángela Restrepo y otros reconocidos micólogos, la mayoría de ellos colombianos. Al comienzo de esta edición del libro se le rinde un sentido homenaje a la doctora Restrepo al cumplirse un año de su fallecimiento; se resaltan allí su formi-

dable trayectoria vital y sus grandes logros en el campo de la micología en general y de la paracoccidioidomicosis en particular; además, se reconoce su destacadísima labor educativa y la perdurable impronta que dejó en todos aquellos que fuimos sus discípulos y amigos.

El libro contiene los últimos avances en la investigación y el uso de la evidencia clínica en el manejo de las micosis. Es práctico, fácil de leer y bien ilustrado. Es una muy buena guía para los médicos generales en hospitales, los estudiantes de posgrado en enfermedades infecciosas y para todos aquellos médicos especialistas no infectólogos que manejan las micosis.

Jairo Lizarazo, MD FACP, médico neurólogo
Hospital Universitario Erasmo Meoz de Cúcuta
Universidad de Pamplona

Semblanza

La Academia soy yo: el liderazgo de Enrique Forero

La paradójica expresión que titula este homenaje a Enrique Forero González remite, naturalmente, a la frase atribuida (sin fuente primaria) a Louis XVI: *L'État c'est moi*. Esta misma expresión se ha utilizado hasta la fecha como símbolo de absolutismo, pero en el caso de Enrique parece justificada y sin visos de autosuficiencia: resume bien su voluntad indeclinable de trabajar en función de una institución con la que se identificó hasta el punto de, prácticamente, fusionarse con ella.

Enrique Forero brilló en la historia de la Academia como uno de sus presidentes más destacados y dedicados en sus 88 años de existencia desde 1936. Con nueve años en la presidencia entre 2013 y 2022, solo lo sobrepasaron, desde el punto de vista cronológico, Luis Eduardo Mora Osejo (20 años), Jorge Álvarez Lleras (13 años) y Jesús Emilio Ramírez, SJ (10 años). No es fácil resumir sus logros, que fueron justamente los de la Academia en la última década. Una buena aproximación a estos podría intentarse recorriendo el portal web institucional, y en particular en los temas tratados en los diversos programas de difusión de la ciencia, presenciales, radiales o virtuales, que promovió uno a uno.

En este preámbulo a los sentidos textos biográficos que se incluyen a continuación, he intentado una aproximación diferente. Al releer la Presentación que Enrique escribió para el libro conmemorativo de los 85 años de la Academia en 2021, me pareció que, además de representar lo que para él había sido la Academia, representaba bien lo que él fue para la Academia. Así es que solo tuve que sustituir en cursivas “Academia” por “Enrique”, incluir un par de precisiones, y ajustar los tiempos verbales para darle fluidez al texto:

Con más de 80 años de vida, *Enrique Forero González participó* en el crecimiento y el fortalecimiento de la ciencia y la educación en el país, construyendo sobre los cimientos forjados a lo largo de 150 años por sus *antecesores* [...]. Desde el momento en que ingresó a la *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* como *Miembro Correspondiente el 28 de junio de 1986, Enrique se desempeñó* como testigo, defensor y actor principal en la lucha de la ciencia por obtener un lugar de privilegio en la sociedad colombiana. En medio de las dificultades naturales que conllevan los periodos de inestabilidad política, *Enrique se mantuvo incólume*, trabajando por el progreso de la ciencia en beneficio del país. Con el paso de los años, la ciencia colombiana avanzó, sus áreas de actuación se multiplicaron y con ellas la Academia ha crecido y se ha afianzado en diversas regiones del país, contribuyendo así al progreso de la ciencia y al bienestar de la sociedad en el ámbito nacional, cumpliendo con su objetivo de fomentar el desarrollo de las ciencias exactas, físicas y naturales, sus aplicaciones y su enseñanza.

Enrique también estuvo presente en la construcción de las relaciones internacionales de los científicos colombianos y apoyó prioritariamente el establecimiento de vínculos entre los investigadores nacionales. Para dar cumplimiento a sus objetivos misionales, que se han ido perfeccionando y enriqueciendo a lo largo de los años, la Academia tradicionalmente ha reconocido a quienes han hecho aportes a la ciencia, lo que ha permitido que entre sus miembros se encuentren muchas de las figuras más prestantes de la comunidad científica e intelectual. Gracias a su calidad de presidente de un cuerpo consultivo del Gobierno nacional, *Enrique participó* en las discusiones sobre política pública en ciencia, tecnología, educación y medio ambiente, principalmente. Con una actitud visionaria, fue motor fundamental en la promulgación de leyes, [...] y en el establecimiento de la Misión Internacional de Sabios 2019. Así mismo, en años recientes *Enrique desempeñó* un papel crucial en la reactivación del Colegio Máximo de las Academias de Colombia, entidad que agrupa a diez instituciones que, como la nuestra, son cuerpos consultivos del Gobierno nacional.

En el comienzo de la segunda década del siglo XXI la Academia es un centro de pensamiento independiente, crítico, que está en capacidad de movilizar a los mejores científicos para orientar a la sociedad en asuntos relevantes para el país. Aquí se incluyen

la búsqueda de una educación de calidad en todos los niveles, el estudio y la protección de la biodiversidad, el aprovechamiento sostenible de los recursos naturales, el clima, los problemas de género, la bioeconomía, la salud, las políticas públicas y los recursos hídricos. La Academia es una institución que propende a la construcción de una visión de futuro para el país [...].

Es en esa dirección que *Enrique invitó* a trabajar a la sociedad colombiana [...] para lograr entre todos una Colombia en paz, equitativa y sostenible, de la mano de la ciencia. *Con el liderazgo de Enrique*, la Junta Directiva de la Academia [...] decidió preparar una publicación con la que se quiere rendir homenaje a la institución y a quienes la han hecho crecer y fortalecerse en el transcurso del tiempo. Se designó un comité editorial compuesto por cinco académicos, con una persona de apoyo editorial, y se invitó a otros a que contribuyeran con apartes específicos. Se dio independencia para la escritura de los textos, de tal manera que en este volumen se encuentran capítulos de gran erudición junto con relatos técnicos e informativos sobre las actividades y las personas que han construido la entidad. [...] *Enrique honró a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales entregando* a la comunidad científica y académica, y a la sociedad en general, este tributo a la vida, la obra y las contribuciones que la institución ha hecho, continúa haciendo y seguramente hará en el futuro, al desarrollo de las ciencias exactas, físicas y naturales, su enseñanza y sus aplicaciones.¹

Con este ejercicio, puede constatarse que, consciente o inconscientemente, metafóricamente o no, Enrique *fue* la Academia, mucho más allá de lo que se entiende que cada académico debería serlo en función del Art. 17 de nuestros estatutos:

"Es deber de los académicos conocer y cumplir los estatutos y reglamentos de la Academia, *contribuir al logro de sus objetivos*, asistir a las sesiones, colaborar y participar en sus tareas y actividades, realizar las que le sean solicitadas y cooperar en el mantenimiento de un clima de mutuo respeto entre todos los miembros y personal de la Academia".²

Es evidente que, tal y como cada uno de nosotros podrá atestiguarlo, Enrique cumplió a cabalidad.

Alberto Gómez Gutiérrez

Miembro de Número

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales



Figura 1. Grupo de académicos, mayo de 2019. Celebración de los 83 años de creación de la Academia, Teatro Faenza (Universidad Central), Bogotá, D. C.

¹ Forero, E. "Presentación". Forero, E. y col.(eds.). *Ciencia, humanismo y nación. 85 Años Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Bogotá. Universidad Nacional de Colombia, 2021, pp. 11-12.

² https://accefn.org.co/2021/estatutos-academia/Academia-ESTATUTOS-25-julio-2018_c.pdf

Semblanza

Enrique Forero y su legado a las mujeres científicas colombianas

Enrique Forero deja una huella muy profunda con un gran impulso al fomento y desarrollo de la ciencia en el país a través de su gestión como presidente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Tuve el honor y el placer de acompañar a Enrique en el tema ciencia y mujer desde el inicio de su presidencia pues coincidimos en el interés por trabajar con y por las mujeres científicas colombianas. Su entusiasmo por visibilizar el trabajo científico de las mujeres en la ciencia se manifestó desde 2014 cuando me propuso organizar el Primer Simposio Ciencia, Mujer y Tecnología en la fecha de la sesión solemne estatutaria de la Academia; este evento fijó el inicio de la creación de la Red Colombiana de Mujeres Científicas que él mismo lanzó como una organización adscrita a la Academia en una ceremonia en la sede de la misma dos años más tarde.

En 2017 conjuntamente con la Embajada de Polonia organizamos un homenaje a María Sklodowska Curie, científica polaca y ganadora de dos premios nobel con el ánimo de motivar las jóvenes hacia la ciencia. En 2019, como presidente de la Academia de Colombia, ofreció a la Red Interamericana de Academias de Ciencias (IANAS) ser la sede de la reunión anual del programa Women for Science, y como anfitrión hizo gala de sus cualidades carismáticas haciendo que las representantes o puntos focales de los 14 países no se olviden de las innumerables atenciones de que fueron objeto y se hayan manifestado con mensajes muy sentidos con motivo de su fallecimiento.

Como es imposible enumerar todas las actividades desarrolladas por Enrique en favor de la visibilización del aporte femenino en la ciencia, creo que el dato que lo muestra claramente es el crecimiento del número de miembros durante su presidencia. Este número creció de manera extraordinaria, pero es de resaltar especialmente como al comienzo de su gestión, solamente el 9% eran mujeres y Enrique Forero logró doblar ese porcentaje a un 18% de mujeres académicas y entregó la presidencia de la Academia a una científica, Helena Groot.

El apoyo que Enrique brindó a la Red Colombiana de Mujeres Científicas ha sido una parte importante de su respuesta a imperativos del mundo moderno para asegurar la consolidación de las políticas científicas y humanistas en bien de la nación, como él mismo lo afirmó.

Angela Stella Camacho Beltrán

Miembro de Número

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Semblanza

Remembranza

Las palabras no son suficientes para expresar la tristeza que me embarga por la temprana partida de mi maestro y colega, Enrique Forero. Enrique fue un completo hombre de ciencia, de aquellos que rara vez se encuentran. No solo era un gran botánico, con innumerables publicaciones científicas, sino también un gran administrador científico, creador de múltiples programas y becas, y un humanista que entendía el papel de la ciencia en la sociedad y se promulgaba al respecto con una voz que se escuchaba en todos los estamentos sociales y económicos.

Enrique recibió incontables premios, condecoraciones y distinciones; dirigió numerosas tesis de pre y posgrado; fue miembro de variados cuerpos directivos en instituciones y revistas; en fin, la lista es tan larga que me tomaría varias páginas en detallar sus logros y reconocimientos. Ya cuando estaba pensionado, y mientras la mayoría de nosotros comenzamos a pensar en cuántos partidos de fútbol veremos al día por televisión, Enrique se postuló y fue elegido (¡y reelegido dos veces!) como presidente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Durante los casi 10 años de su presidencia, su incesante actividad tuvo un efecto inmediato en la Academia, trayéndola a la palestra pública y haciéndola partícipe en las discusiones de ámbito nacional donde la ciencia generalmente había sido ignorada. La relevancia que la Academia adquirió durante su mandato nos representa un reto a todos sus miembros, para que esta continúe teniendo la importancia que la Academia debe y merece tener en el ámbito nacional.

Enrique me acompañó durante muchas batallas contra la creciente burocracia estatal colombiana que constantemente es fuente de talanqueras y absurdas reglas que hacen cada vez más difícil el quehacer científico en nuestro país. Esto, sumado al cada vez más bajo presupuesto para la ciencia nacional, eran motivo de constante preocupación para él, escribiendo al respecto hasta sus últimos días.

Hemos perdido a uno de los defensores más grandes de la ciencia en Latinoamérica, pero nos queda su inmenso legado, su fino humor y su optimismo contagioso.

Adiós Enrique, ¡te vamos a extrañar!

Carlos Jaramillo

Miembro correspondiente

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Semblanza

Una carta para Enrique Forero

Apartes de una carta dirigida a Enrique Forero el 29 de junio de 2022 con el fin de destacar algunos logros propiciados durante sus nueve años como presidente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales:

Los esfuerzos para consolidar en el país una auténtica comunidad de científicos, mediante incorporación de un número creciente de miembros en las diferentes categorías, siempre exigiendo las más altas calidades posibles y propiciando la participación de las regiones de Colombia. A la vez, con un gran interés en la formación de científicos e investigadores, en particular mediante el Programa STEM-Academia y el apoyo al Programa Ondas.

El fortalecimiento de las relaciones internacionales, en especial con entidades similares en el mundo, lo cual se confirma por el prestigio alcanzado, puesto de relieve en los encargos recibidos del exterior y en la numerosa participación internacional cuando en todo un día se celebraron los 85 años de la Academia.

Su presencia en el debate sobre grandes problemas del país, con respecto a lo cual señalaría su contribución a la paz, la constante búsqueda y recomendación de políticas públicas relacionadas con la ciencia y la educación científica, y su participación en el proceso que llevó a la creación del ministerio de ciencia, tecnología e innovación.

La constitución de la Academia Joven para estimular, como se ha logrado, la participación de jóvenes científicos en diferentes actividades de la Institución y, de esta manera, estimular el avance de su carrera científica e ir preparando a quienes el día de mañana podrían conducir la Academia. También de interés la creación de Miembros institucionales y de Amigos de la Academia.

La amplia participación de miembros de la Academia en la Misión Internacional de Sabios 2019, cuyos resultados están recibiendo difusión, discusión y crítica por parte de la Academia, con el fin de mantener presentes y concretar las recomendaciones de la Misión.

La presencia de la Academia en la sociedad mediante programas por diferentes medios de comunicación, publicación de varias colecciones de libros, una revista de gran calidad, los Premios que estimulan la actividad científica, declaraciones públicas y el empleo intenso de los recursos digitales, todo ello con la ayuda de una eficiente administración que se ha logrado constituir.

Podría extenderme más, pero prefiero terminar con dos comentarios que tuve oportunidad de expresarle personalmente a usted, señor presidente: primero, un muy alto y digno desempeño del cargo, lo que constituye todo un reto para sus sucesores, así como la responsabilidad que todos los miembros tenemos de conservar y fortalecer en lo posible su valioso legado; y, segundo, la capacidad demostrada por usted para proponer, dirigir, coordinar y apoyar múltiples actividades que le han exigido un desvelo y una capacidad gerencial fuera de lo común.

Darío Valencia Restrepo

Miembro Honorario

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Semblanza

Enrique Forero G.: su gran legado

Intentar describir en unas pocas líneas lo que significó la dedicación y pasión por la ciencia de Enrique Forero es tarea difícil. El mayor legado que recibimos de Enrique, adicional a su trayectoria académica e investigativa de excelencia, es su alta capacidad de gestión para la promoción de la ciencia y la tecnología en múltiples espacios, no solamente académicos, incluyendo intentos de sensibilización de la clase política hacia la actividad científica y su impacto en el desarrollo y bienestar de toda la sociedad. Su infatigable actividad y su compromiso permitieron una gran presencia y visibilidad de la Academia de Ciencias de Colombia, tanto en el ámbito nacional como a nivel internacional. Con su entusiasmo desbordante, nos involucraba a quienes lo rodeábamos para participar en sus diversas misiones de impulso a la ciencia.

Uno de sus logros a nivel político fue la creación de la “Misión Internacional de Sabios 2019”, que buscó que un grupo de científicos destacados de distintos campos del conocimiento y la cultura analizaran e hicieran recomendaciones sobre una hoja de ruta para que el conocimiento sirva de base para el desarrollo y bienestar del país y sus habitantes. Impulsó la creación del Ministerio de Ciencia y Tecnología y la Academia Joven para incluir a jóvenes investigadores en la divulgación y promoción de la ciencia, el intercambio disciplinario y la política científica. También fortaleció notablemente la presencia de la Academia en los Capítulos Regionales a través de las cátedras en donde los académicos participaban en diferentes temas de actualidad en Ciencia & Tecnología en las universidades e instituciones regionales de investigación.

En cuanto a la incorporación del saber, coherente con la propuesta de “la sociedad del conocimiento”, un simple ejemplo es la creación de un diplomado conjunto con el Instituto SINCHI denominado “Perspectiva de la ciencia para la formulación de políticas públicas regionales para el Departamento del Guaviare” realizado en 2023. El objetivo de este diplomado fue el fortalecimiento de funcionarios para enfocar la ciencia como soporte para la construcción de política pública, para el desarrollo regional. Se basó en el concepto de valorización, conservación y aprovechamiento de la riqueza natural y recursos hidrobiológicos con un enfoque de bioeconomía para el beneficio regional, mediante la convergencia de saberes y tecnologías, integrando los saberes tradicionales.

En el plano internacional, para nombrar solamente unos pocos, fortaleció notablemente la cooperación con IANAS (InterAmerican Network of Academies of Sciences) en diversas actividades de seguridad alimentaria, mujeres en la ciencia, y estudios en agua, varias vinculadas con IAP (Interacademy Partnership), integrando a varios académicos en su desarrollo. Algunos de los productos incluyen publicaciones en español y en inglés como “Retos y oportunidades de la seguridad alimentaria y nutricional en las Américas. El punto de vista de las Academias de Ciencias” en inglés y en español en 2017, y en 2018 “Oportunidades y desafíos para la investigación sobre la seguridad alimentaria y nutricional en la agricultura de las Américas. Análisis regional elaborado por IANAS a partir de evaluaciones nacionales”. A través de esta participación surgió la invitación a una académica para participar en el Grupo Científico de la Cumbre de Sistemas Alimentarios de Naciones Unidas 2021 (UN Food Systems Summit), del cual surgieron varias publicaciones sobre transformación de sistemas alimentarios, sostenibilidad y bioeconomía para América Latina y el Caribe.

Enrique estableció también relaciones de cooperación con varias academias como la Academia de Ciencias y Tecnología Hassan II de Marruecos, a la cual se realizaron varias visitas para intercambio de experiencias y conferencias sobre las experiencias en Colombia

y América Latina en agrobiotecnologías y bioseguridad de OGM. En el aspecto de asesoramiento científico político y legislativo, también afianzó las relaciones y actividades de la Academia con INGSA (International Network for Governmental Science Advice) y se realizaron talleres y conferencias con científicos y el sector político.

Faceta poco conocida de Enrique Forero es la de cómo con su afabilidad y afecto logró una interacción maravillosa con su equipo de trabajo y colaboradores cercanos. Esto hizo que trabajar con él se convirtiera en un agradable compartir de ideas y trabajar “por la causa” con perseverancia y compromiso en un ambiente familiar de camaradería. Contaba con un magnetismo que le permitía contagiar con facilidad el interés por las actividades propuestas y trabajar hombro a hombro en su implementación, en beneficio de la Academia y para la promoción del conocimiento en todos los ámbitos.

¡Gracias Enrique por tu desbordante energía y los valores que nos transmitiste!

Elizabeth Hodson de Jaramillo

Académica de Número

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Semblanza

Enrique Forero: su paso a paso por diversas instituciones

Enrique fue profesor del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, donde realizó una carrera docente ocupando todos los cargos administrativos: fue Profesor Asistente, Asociado y Titular, ayudó a crear la Maestría en Sistemática y Taxonomía, el primer posgrado en esta temática en Colombia, del cual fue posteriormente su director. Fue jefe de Botánica, director del Herbario Nacional Colombiano y realizó la primera sistematización del “Herbario Col”, en rollos de cintas, en un computador de la Universidad que ocupaba un cuarto completo por su tamaño. En un momento dado, renunció a la Universidad para ocupar el cargo Director de investigaciones de Missouri Botanical Garden y luego Director del Instituto de Botánica Sistemática del New York Botanical Garden. Posteriormente la Universidad Nacional de Colombia lo llamó y lo reintegró a la carrera docente para que fuera director del Instituto de Ciencias Naturales, cargo que ocupó durante tres meses cuando fue nombrado por el rector de la Universidad como decano de la Facultad de Ciencias, haciendo parte como tal, del Consejo Académico y representante de los decanos ante el Consejo Superior Universitario, creó la red latinoamericana de Botánica, la Asociación Colombiana de Herbarios. Tuvo la fortuna de organizar con Enrique el Primer y Segundo Congreso Colombiano de Botánica y el Primer Congreso Colombiano de Zoología.

Enrique se caracterizó toda su vida por ser una persona muy trabajadora, muy organizada, un buen líder, siempre fortaleciendo los estudios de taxonomía, sistemática, biodiversidad y conservación, defensor de la ciencia en todas sus vertientes. Trabajé con él como director del Instituto de Ciencias Naturales, como decano de la Facultad, como presidente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, y en cada una de estas instancias fue un honor hacerlo; aprendí mucho de él, me enseñó muchas estrategias académicas, de administración, de protocolo, de colecciones científicas, de la vida.

Enrique fue un buen amigo y colega: gracias Enrique, su legado es inmenso.

Gonzalo Andrade

Miembro de Número

Coordinador Comisión de Áreas Protegidas

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Director del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia

Semblanza

Enrique Forero

Quiero hacer memoria del muy ilustre botánico Enrique Forero, como trabajador incansable, entusiasta e incondicional de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas y Naturales. Se posesionó como Académico Correspondiente el 28 de junio de 1986 y como Académico de Número el 25 de junio de 1997, ocupó la Silla No. 21. Fue su presidente durante 9 años y cuando cumplió con este cargo, el 17 de agosto de 2022, fue nombrado por la Asamblea General, Miembro Honorario, máxima distinción de la Academia, por sus “*excepcionales méritos y elevada jerarquía científica*”, tal como se lee en los estatutos de la Academia sobre las cualidades que deben reunir los merecedores de dicha distinción.

Su labor en beneficio de la Academia fue muy extensa, y fundamental para dar a conocer la importancia que tiene la ciencia como elemento de cultura y desarrollo. Fomentó y apoyó la investigación científica, orientó a la sociedad en temas de interés nacional e internacional, contribuyó a la divulgación y a la apropiación de la ciencia. Contribuyó con la enseñanza de las ciencias. Asesoró al gobierno y a otras entidades del estado para crear acciones y políticas de desarrollo científico y académico. Estimuló la actividad científica, y respaldó los programas e iniciativas de los capítulos que tiene la Academia en diferentes regiones del país. Con el ánimo decidido de valorar e impulsar la ciencia entre los jóvenes, creó la “Academia Joven”. Consolidó nuevas formas de apoyar a la Academia, ampliando el número de “Miembros Institucionales” y de “Amigos de la Academia”.

Enrique Forero, perteneció a varias entidades internacionales y nacionales, todas ellas referentes al impulso de la ciencia, de la innovación o de la tecnología. Solo para mencionar algunas: IANAS (*International Association of National Academies of Science*), ISC (*International Science Council, Chair, Latin American and Caribbean Region*), INGSA (*International Network for Government Science Advice*), Universidad de las Naciones Unidas (presidente), Colegio Máximo de las Academias Colombianas (COLMAC), donde actuó como vicepresidente y presidente por varios años. En todas estas instituciones dejó muy alto el nombre de nuestra academia dado su brillante desempeño.

Quiero resaltar su gran capacidad de trabajo, su gran poder de convocatoria, su necesidad incansable de estimular la investigación y trabajar por la ciencia, siempre con nuevas ideas y nuevos planes para cumplir.

Enrique deja un imborrable ejemplo de esfuerzo y de trabajo para lograr un ideal.

Helena Groot

Presidente

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Semblanza

Profesor Enrique Forero, toda una vida dedicada a las plantas y a la investigación en Colombia

Incansable y eficiente trabajador en favor de la botánica y la investigación en Colombia que ocupó cargos muy relevantes en importantes instituciones académicas de Colombia (Universidad, Academia) y en prestigiosos centros de investigación fuera del país, como los Jardines Botánicos de Missouri y de Nueva York.

Como botánico pionero graduado en la Universidad Nacional de Colombia y doctorado en la Universidad de Nueva York (1972), aplicó su amplia formación y experiencia –ya como profesor de la Universidad Nacional– en la defensa y organización de los estudios taxonómicos y de los herbarios en Colombia. Como tal fue el responsable del primer programa de postgrado en sistemática en territorio colombiano, que tanta relevancia tuvo en la formación de nuevos botánicos en el país. Asimismo, logró ya en la década de 1970 la sistematización del Herbario Nacional Colombiano (COL), trabajando después incansablemente con la Asociación Colombiana de Herbarios (ACH) en la organización y fortalecimiento de las colecciones botánicas en Colombia, con herramienta indispensable en los estudios en Flora y en otras investigaciones en biología vegetal. Prueba de ello son varias publicaciones sobre herbarios en la revista internacional *Taxon* –década 1970– y el inicio de la *Revista de la Asociación Colombiana de Herbarios* –década 1990–. Su trabajo de investigación se centró en algunas familias de angiospermas como la de las Connaráceas –fue su especialista para la región neotropical– y de las Leguminosas, amplia familia en la que hiciera su primera publicación científica (1966) y en la que llevó a cabo un importante trabajo de formación de estudiantes con los que publicó varios volúmenes. Fue también coautor de dos de los volúmenes de la flora de Mutis, dedicados a las Leguminosas.

Propició asimismo los estudios florísticos regionales, como el llevado a cabo –años 1980– en el Catálogo de plantas del Departamento del Chocó, siempre en coordinación con los herbarios regionales y apoyando su desarrollo.

Tuve la fortuna de compartir una de las expediciones organizadas por el profesor Forero con su proyecto *Calliandra* (Leguminosae) en marzo de 1986, al piedemonte llanero y los Llanos Orientales; de conocer sus cuidadas colecciones de campo y de aprender también al lado del inolvidable profesor Roberto Jaramillo.

José Luis Fernández Alonso

Científico Titular

Real Jardín Botánico (RJB), CSIC,

Plaza de Murillo 2, 28014, Madrid, España

Miembro Correspondiente Extranjero

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Semblanza

El Enrique Forero que conocí

Conocí a Enrique Forero en 2013 cuando hizo algo inusitado hasta entonces en la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, él mismo promocionó su candidatura a la presidencia de la academia y visitó los capítulos para divulgar su propuesta. En su visita al capítulo de Antioquia, nos explicó su programa y nos convenció de que él era la mejor opción para la institución. ¡No estaba equivocado! Durante los tres períodos en que se desempeñó como presidente de la Academia, esta tuvo un crecimiento cuantitativo y cualitativo sin precedentes. Seguramente las reseñas de Enrique incluidas en este número de la revista enumerarán sus múltiples logros nacionales e internacionales para posicionar la Academia como una institución científica de primer nivel y asesora del gobierno para asuntos de ciencia, tecnología y educación; por eso quisiera más bien resaltar la calidad del ser humano, su bonhomía, la calidez y el respeto en el trato con los demás sin renunciar a sus principios y a los objetivos de la Academia que el representaba, independientemente de si se trataba de un candidato a la presidencia, de un político, un empresario, un dirigente universitario, un investigador o uno de sus colaboradores en el manejo diario de la Academia.

Me hubiera gustado conocer a Enrique como botánico, recorriendo las selvas del Chocó en busca de leguminosas, emocionado ante una posible nueva especie, o en la dirección de un Jardín Botánico organizando las expediciones al campo, analizando el material que éstas colectaban, estableciendo colaboraciones con otros científicos, en fin, haciendo ciencia. Lo conocí después de haber superado esa etapa de su vida, dedicado a la promoción de la ciencia en el país, buscando el reconocimiento de la Academia como la principal asociación de científicos colombianos, tratando de convencer a los políticos y a las instituciones gubernamentales que en la ciencia se encuentra la solución a muchos de los problemas que generan nuestro atraso. Lo hizo siempre con una dedicación y una generosidad absolutas, sin ningún interés personal. No siempre lo logró, no por falta de argumentos sino por las limitaciones de sus interlocutores, más interesados en sus propios beneficios.

Durante su penosa enfermedad tuve la oportunidad de acercarme más al hombre que era consciente de su lucha por vivir, hablamos muchas veces de la calidad de vida que se merecía, él y cualquier otro paciente con una enfermedad terminal, de como mitigar el dolor, de las muchas cosas que le decían y las pocas explicaciones que le daban los médicos. La semana antes de su deceso me llamó desde su lecho en la Unidad de Cuidados Intensivos y supe que era la despedida de un amigo y de un líder irremplazable para la ciencia colombiana.

Luis F. García

Miembro Honorario

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Semblanza

Enrique Forero

El 5 de septiembre pasado murió en Bogotá, a los 80 años, Enrique Forero. Soy poco dado a los panegíricos, entre otras cosas, porque aquellas personas que siento que más los merecen se hubieran sentido incómodas leyéndolos. Sin embargo, a veces hay que hacer excepciones, no tanto por el bien del elogiado como por el de los demás, que pueden encontrar inspiración en algunas de sus acciones e historias.

Enrique estudió botánica en la Universidad Nacional y fue un investigador desde joven: su primera publicación apareció cuando tenía 24 años. Su área de énfasis (no la única) fue la de las leguminosas, que son un grupo de plantas con algo más de 20.000 especies. Para los legos (como yo) son plantas cuyos frutos son vainas que portan las semillas. Hay algunas muy conocidas y nutritivas como el frijol y la soya, también hay árboles y forrajes.

Poco después de graduarse viajó a Nueva York, donde hizo su doctorado, becado por el Jardín Botánico. A su regreso se dedicó a la investigación y a la formación de más botánicos. Participó en el estudio de la flora del Chocó, en la sistematización del Herbario Nacional Colombiano, dirigió el primer programa de posgrado en botánica sistemática, dictó numerosos cursos y dirigió estudiantes de pregrado y posgrado.

Ya siendo profesor titular viajó a los Estados Unidos para ejercer por cinco años el cargo de director de investigación del jardín botánico de Missouri (en Saint Louis) y por cuatro más el de director del Instituto de Botánica Sistemática del jardín botánico de Nueva York.

Más que hacer una enumeración de cargos me interesa resaltar algunos rasgos de personalidad. Uno, que parecía casi una obsesión, fue su disposición a asumir responsabilidades de dirección y coordinación en donde veía que se necesitaba (en la academia, diferente a otros campos, eso no da ni mejores salarios, ni más honores; más bien quita tiempo y tranquilidad). Fue director del Instituto de Ciencias Naturales, decano de la Facultad de Ciencias, fundador y presidente de la Asociación Latinoamericana de Botánica y, dejando de nombrar otros cargos, presidente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por nueve años.

Otro rasgo notable de su personalidad fue su insensibilidad a los halagos; y uno más, su incapacidad para entrar en conflictos. No perdía el tiempo con eso. Como toda persona inteligente tenía posiciones claras, pero ellas jamás interferían con su disposición para colaborar con cualquiera, del gobierno que fuera, en acciones que promovieran la ciencia.

Era obsesivo con el cumplimiento de las responsabilidades que asumía. Hace cerca de dos meses, después de cirugías y tratamientos contra un cáncer muy agresivo y habiendo perdido algo así como una tercera parte de su peso, viajó a un encuentro científico en Seattle (Estados Unidos); a una reunión del comité directivo de la Universidad de las Naciones Unidas en Tokio, y a una reunión de las academias latinoamericanas en Panamá.

Voy a ser indiscreto y contar una anécdota que solo yo conocía (hasta ahora) y que muestra algo de su carácter: la Academia define en sus estatutos que un expresidente debe ser parte de la junta directiva. Como somos muy pocos (y la edad no ayuda) yo he cumplido esa función en los últimos años. Cuando él terminó sus labores como presidente parecía lógico que asumiera la representación. Me pidió que siguiera un año más, porque le parecía poco amable con su sucesora estar en la junta, tan cerca al fin de su administración. Me pareció muy considerado con ella y acepté.

Hace como un mes me llamó y me dijo que tenía que disculparse conmigo porque creía que no podría cumplir su compromiso. No me dio más explicaciones; no fueron necesarias.

Moisés Wassermann

Miembro Honorario Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Artículo publicado en el periódico El Tiempo de Bogotá, el viernes 15 de septiembre de 2023

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.



