

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXXIII

SEPTIEMBRE DE 2009

NÚMERO 128

DIRECTOR DE LA REVISTA: PEDRO PRIETO



## CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
<b>Bioquímica (Biochemistry)</b>			
La desnutrición proteica y la infección regulan la expresión del receptor de quimioquina CXCR4 en subpoblaciones linfoides de ratón [Protein malnutrition and infection regulate the expression of the CXCR4 chemokine receptor in mouse lymphocyte subpopulations] <i>Sergio Cuervo Escobar, Adriana Umaña Pérez, Karina Vargas Sánchez, Catalina Arévalo Ferro, Wilson Mejía Naranjo, Myriam Sánchez Gómez</i> .....	313	Clima de oleaje en el Pacífico Sur de Colombia, delta del río Mira: comparaciones estadísticas y aplicación a procesos costeros [Wave climate in the southern Pacific of Colombia, Mira river delta: statistical comparisons and application to coastal processes] <i>Juan Camilo Restrepo L., Luis Otero D. &amp; Sergio A. López I.</i>	357
Análisis de algunos componentes de resistencia en los híbridos de plátano FHIA-20 y de banano FHIA-23 a las sigatokas negra ( <i>Mycosphaerella fijiensis</i> Morelet) y amarilla ( <i>Mycosphaerella musicola</i> Leach) [Analysis of some components of resistance in the hybrids of banana FHIA-23 and plantain FHIA-21 to black ( <i>Mycosphaerella fijiensis</i> Morelet) and yellow ( <i>M. musicola</i> Leach) sigatokas] <i>Oscar Adrián Guzmán Piedrahita &amp; Jairo Castaño Zapata</i> ..	323	<b>Genética (Genetic)</b> Estudios bioquímicos de los errores innatos del metabolismo en Colombia, durante dos décadas [Twenty two years of biochemical studies of inborn errors of metabolism in Colombia.] <i>Luis Alejandro Barrera Avellaneda</i> .....	377
<b>Botánica (Botany)</b> Primer registro de <i>Nitzschia martiana</i> (Agardh) Van Heurck (Bacillariophyceae) viviendo en tubos en la costa Caribe colombiana [First record of <i>Nitzschia martiana</i> (Agardh) Van Heurck (Bacillariophyceae) living in tubes in colombian caribbean coast] <i>Luis Alfonso Vidal, Carolina Noguera Segura, Olga Camacho Hadad &amp; Daniel Bohórquez</i> .....	331	<b>Matemáticas (Mathematics)</b> Acerca del Triángulo de Sierpiński [About Sierpiński Triangle] <i>Gilberto Arias Díaz &amp; Sonia M. Sabogal Pedraza</i> .....	395
<b>Ciencias de la Tierra (Earth Sciences)</b> Escala de información, escala de fluctuación y entropía de las lluvias en el Valle de Aburrá, Colombia [Scale of Fluctuation, Scale of Information and Entropy of Rainfall in the Aburrá Valley, Colombia] <i>Germán Poveda</i> .....	339	<b>Zoología (Zoology)</b> Arqueofauna encontrada en Puerto Chacho, sitio arqueológico del Caribe colombiano (3300 a. C.) [Archaeofauna opposing in Puerto Chacho, archaeological site of the colombian caribbean (3300 a. C.)] <i>Ricardo Álvarez León &amp; Hernando Maldonado Pachón</i> ..	407
		Descripción de la estructura interna del mesencéfalo de <i>Aotus</i> (Primates: Simiiformes: Aotidae) con referencia a <i>Homo</i> (Primates: Simiiformes: Hominidae): posibles implicaciones en la evolución de los ciclos circadianos de mamíferos [ <i>Aotus</i> (Primates: Simiiformes: Aotidae) mesencephalon internal structure description with reference to <i>Homo</i> (Primates: Simiiformes: Hominidae): possible implications on mammal's circadian cycles evolution] <i>Juan Fernando Duque Osorio</i> .....	425
		<b>Constitución de la Academia</b> (Members of the Academy) .....	445
		<b>Publicaciones de la Academia</b> (Publications of the Academy) .....	447

# LA DESNUTRICIÓN PROTEICA Y LA INFECCIÓN REGULAN LA EXPRESIÓN DEL RECEPTOR DE QUIMIOQUINA CXCR4 EN SUBPOBLACIONES LINFOIDES DE RATÓN

Por

**Sergio Cuervo Escobar<sup>1</sup>, Adriana Umaña Pérez<sup>1</sup>, Karina Vargas Sánchez<sup>1</sup>, Catalina Arévalo Ferro<sup>1</sup>, Wilson Mejía Naranjo<sup>2</sup> & Myriam Sánchez Gómez<sup>1</sup>**

## Resumen

**Cuervo Escobar, S., A. Umaña Pérez, K. Vargas Sánchez, C. Arévalo Ferro, W. Mejía Naranjo & M. Sánchez Gómez:** La desnutrición proteica y la infección regulan la expresión del receptor de quimioquina CXCR4 en subpoblaciones linfoides de ratón. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 33(128): 313-322, 2009. ISSN 0370-3908.

La nutrición es un determinante de la respuesta inmune, y el déficit de proteína y calorías tienen efectos deletéreos en los sistemas de defensa de un organismo. La relación entre nutrición, migración y resistencia a infecciones es muy compleja. La quimiotaxis, o migración celular dirigida, es un fenómeno fundamental en procesos fisiológicos y patológicos. La quimioquina CXCL12 o factor derivado de células estromales-1 (SDF-1) y su receptor CXCR4 son reguladores de la hematopoyesis, la iniciación de la respuesta inmune adaptativa y la vigilancia inmunológica en tejidos periféricos. No se conoce el papel regulador de la nutrición sobre la expresión del receptor CXCR4 y sus implicaciones en la respuesta inmune. En este trabajo se examinó la expresión del receptor CXCR4 en esplenocitos y timocitos de ratón bajo restricción nutricional y frente a un reto con un agente infeccioso, *Listeria monocytogenes*. El análisis de la distribución de las diferentes subpoblaciones linfoides y la expresión del receptor CXCR4 se realizó el día 3 post-infección mediante citometría de flujo. Los resultados mostraron que el receptor CXCR4 se expresa con mayor abundancia en timocitos que en esplenocitos. La infección bacteriana indujo cambios significativos en los niveles de expresión del receptor y se observó que el perfil de expresión es sensible a los cambios en la ingesta de proteína.

**Palabras clave:** desnutrición, linfocitos, quimioquina, CXCR4, *listeria monocytogenes*.

<sup>1</sup> Laboratorio de Hormonas, Departamento de Química, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.  
Correspondencia: Myriam Sánchez de Gómez, Laboratorio de Hormonas, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.  
Tel. 316 5000 Ext. 14466. Correo electrónico: mysanchezd@unal.edu.co

<sup>2</sup> Departamento de Bioquímica y Nutrición, Facultad de Ciencias Básicas, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

### Abstract

Nutrition is a determinant of the immune response and deficits in protein and calories have deleterious effects on host defense systems. The relationship among nutrition, migration and resistance to infection is very complex. Chemotaxis or cell migration is a basic phenomena for both physiological and pathological processes. Stromal-derived factor-1 (SDF-1) or CXCL12 chemokine and its receptor CXCR4 are important regulators of hematopoiesis, adaptative immunity and immunological surveillance in peripheral tissues. The regulatory role of nutrition in the CXCR4 expression and immune response are poorly understood. In the present study, we investigated the CXCR4 receptor expression in splenocytes and thymocytes of protein restricted mice infected with *Listeria monocytogenes*. Lymphocyte subsets and chemokine receptors were analysed by flow cytometry. Our results demonstrated higher levels of expression of the CXCR4 receptor in thymus in comparison with spleen. Infection induced significant changes in the CXCR4 expression levels and it was observed that the expression profile is affected by the level of protein intake.

**Key words:** malnutrition, lymphocytes, chemokine, CXCR4, *listeria monocytogenes*.

### Introducción

Existen múltiples mecanismos a través de los cuales la desnutrición incrementa la susceptibilidad a infecciones. La función inmune tanto humoral como celular se encuentra considerablemente afectada en individuos con deficiencias energéticas o proteicas (Derek, 2005). La desnutrición proteico-calórica es la causa más común de inmunodeficiencia a nivel mundial. Un estado nutricional deficiente puede ocurrir no solo por el acceso limitado a los alimentos, sino también como resultado de alguna enfermedad. Se ha demostrado que la producción de células T y su función disminuyen en proporción a la severidad de la carencia de nutrientes (Chinen & Shearer, 2008). En niños, frecuentemente se asocia con un incremento en la susceptibilidad a infecciones bacterianas, fúngicas y virales. Estudios llevados a cabo en nuestro grupo de investigación, han mostrado como la desnutrición proteica afecta la distribución de poblaciones linfoides en bazo y timo de ratón (Naranjo *et al.*, 2002), así como otros investigadores han mostrado la asociación entre el déficit energético y procesos infecciosos con cambios en las subpoblaciones e índice apoptótico en linfocitos humanos (Najera *et al.*, 2004; El-Hodhod *et al.*, 2005). Adicionalmente se ha demostrado que estos y otros cambios generados en poblaciones fagocíticas, se encuentran asociados a una función inmune celular deficiente (Norine & John, 2003). Aunque existen diversos estudios que soportan el efecto devastador de la desnutrición sobre la función inmune, aun no se ha determinado con claridad el mecanismo por el cual se desarrolla esta inmunosupresión.

Dentro de los fenómenos involucrados en la función inmune, la migración celular resulta fundamental para la respuesta a agentes infecciosos. La migración celular es

esencial en diversos procesos biológicos, tanto fisiológicos como patológicos (Yamaguchi & Condeelis, 2007). La quimiotaxis, un tipo de migración celular dirigida a favor o en contra de un gradiente químico, es necesario en procesos de inflamación, curación de heridas y en general en respuesta inmune (Jin & Hereld, 2006). Dentro de las sustancias quimiotácticas más importantes se encuentran las quimioquinas, familia de aproximadamente 50 proteínas de bajo peso molecular que coordinan con precisión el tráfico de leucocitos a microambientes linfoides, regulando el reclutamiento de linfocitos a sitios de inflamación e infección (Pease & Williams, 2006). Una desregulación en la expresión de quimioquinas o sus receptores puede originar estados patológicos de tipo inmunológico (Tarrant & Patel, 2006; Desmetz *et al.*, 2007; Yoshinouchi *et al.*, 2007). Entre las distintas quimioquinas, CXCL12 o factor derivado de células estromales-1 (SDF-1) y su receptor CXCR4, expresados sobre la superficie de células T, células dendríticas y linfocitos B (Tarrant & Patel, 2006; Aboumrad *et al.*, 2007; Yoshinouchi *et al.*, 2007) son reguladores importantes en varios sistemas. Por ejemplo, se reporta que modulan la hematopoyesis en médula ósea y timo, la iniciación de la respuesta inmune adaptativa en bazo y nódulos linfáticos y la vigilancia inmunológica en tejidos periféricos (Moser *et al.*, 2004; Ebert *et al.*, 2005; Ghosh *et al.*, 2006). A diferencia de otros receptores de quimioquina, CXCR4 es ampliamente expresado por linfocitos inmaduros y está involucrado en su tráfico basal.

La relación entre nutrición, migración y resistencia a infecciones resulta compleja. Se ha mostrado que niveles reducidos del factor de crecimiento similar a la insulina tipo I (IGF-I), como los observados en desnutrición (Naranjo *et al.*, 2002), podrían modular la capacidad migratoria de células

hematopoyéticas (Welniak *et al.*, 2004). Así mismo, se ha visto como la desnutrición y deficiencias hormonales interfieren con la migración de leucocitos y neutrófilos y disminuye la expresión de moléculas de adhesión en leucocitos y células endoteliales (Landgraf *et al.*, 2005; Cavalcanti *et al.*, 2006; Landgraf *et al.*, 2007). Sin embargo, hasta el momento no se ha establecido claramente cómo el régimen nutricional puede afectar la migración de las células y sus efectos, específicamente sobre la migración dirigida de células del sistema inmune en estado de infección. En este estudio se examinó la expresión del receptor CXCR4 en esplenocitos y timocitos de ratón bajo restricción nutricional y frente a un reto con un agente infeccioso, con el objetivo de establecer si alteraciones en dicho receptor pueden afectar algunos de los mecanismos de la respuesta inmune celular.

## Métodos

### Animales y protocolo experimental

Ratones macho BALB/c (n=36) de 4 semanas de edad provenientes del Instituto Nacional de Salud (INS) criados bajo condiciones estándar, se mantuvieron en grupos de seis animales por jaula, estuvieron sujetos a ciclos de luz/oscuridad de 12 h a una temperatura constante de 22°C. El alimento se administró en forma de tabletas. Los animales tuvieron acceso libre al agua y alimento. Durante el período de adaptación de una semana se administró dieta con contenido de proteína de 12% (12 g de proteína cruda por 100 g de alimento, ICN Biomedicals, Aurora, USA). Después de este periodo, los animales se asignaron al azar en dos grupos (n=18), un grupo de ratones recibió dieta del 12% y el otro de 4% en proteína (ICN Biomedicals, Aurora, USA). Las dietas fueron isocalóricas y cada una suministró 3,7 kcal/g. Se llevó un registro de peso para cada animal. De cada régimen nutricional, al día séptimo se escogieron aleatoriamente 9 animales que recibieron vía intravenosa un inóculo con 100 unidades formadoras de colonia (UFC) de *L. monocytogenes* (Cepa ATCC 19115) por gramo de peso corporal y a los restantes 9 animales se les aplicó el vehículo (solución salina 0,85%). Esto generó cuatro grupos de estudio: animales no infectados en dieta del 12% (12) y 4% (4), y animales infectados en dieta del 12% (12i) y 4% (4i). Al tercer día post-inoculación se tomaron muestras de sangre de cada animal previa anestesia con avertina 0.2% vía intraperitoneal. El sacrificio se realizó en cámara de CO<sub>2</sub> e inmediatamente se removieron los tejidos, se pesaron y procesaron para los análisis respectivos. Para verificar la presencia de infección se tomó una muestra de tejido de bazo (aproximadamente 5 mg) y se maceró en 100 µl de buffer fosfato salino (PBS) con Tritón X-100 1% (Foster *et al.*, 2000); la solución se centrifugó y

50 µl del sobrenadante se sembraron en medio LB-Agar 1% (Sambrook *et al.*, 1989). Se incubó a 35°C por 48 h y las colonias resultantes se repicaron a cajas de petri con agar *Oxford* selectivo para *Listeria* (Scharlau Chemie, España). Después de dos días se observó la formación de colonias bacterianas. Los experimentos se llevaron a cabo en el bioterio del Departamento de Farmacia de la Universidad Nacional de Colombia y el protocolo experimental fue avalado por el Comité de Ética del Instituto de Biotecnología de la Universidad Nacional de Colombia.

### Medición de niveles de Interferón-γ (IFN-γ) en suero

Se separó la fracción correspondiente al suero por centrifugación en frío durante 20 minutos a 3000 rpm. El suero se almacenó a -20°C hasta el análisis. Los niveles de IFN-γ se determinaron por ELISA específico para ratón (eBioscience, USA). La detección se realizó por lectura espectrofotométrica a 450 nm (Lin & Wu-Hsieh, 2004; Murciano *et al.*, 2006).

### Análisis de subpoblaciones celulares

Se preparó una suspensión de esplenocitos y timocitos por perfusión del tejido con PBS-BSA 1%. En el caso del bazo los glóbulos rojos presentes en la suspensión se eliminaron por lisis diferencial (eBioscience, USA). La viabilidad celular se determinó usando azul Trypan y se realizó conteo en hemocitómetro. Aproximadamente 10<sup>6</sup> células de la suspensión de bazo o timo se usó para evaluar las subpoblaciones de linfocitos por citometría de flujo. La identificación de las subpoblaciones se realizó con anticuerpos monoclonales anti-CD4 conjugado a Isotiocianato de Fluoresceína (FITC), anti-CD8a conjugado a ficoeritrina (PE) y B220 conjugado a PE-Cy7 (eBioscience, USA). La expresión del receptor de quimioquina CXCR4 en las distintas poblaciones linfocitarias de bazo y timo se llevó a cabo usando como marcador el anticuerpo monoclonal anti-CXCR4 conjugado a Aloficocianina (APC) (R&D Systems, USA). Brevemente, las células se marcaron con 1 µg de anticuerpo específico incubando a 4°C durante 1 hora, después se lavaron, resuspendieron en PBS-BSA 1% y fijaron con una solución de paraformaldehído 1% en PBS. La adquisición de células se realizó en un citómetro de flujo *Cyan® ADP* (Dako Colorado Inc., USA) y el análisis de datos a través del programa *Summit V4.3*.

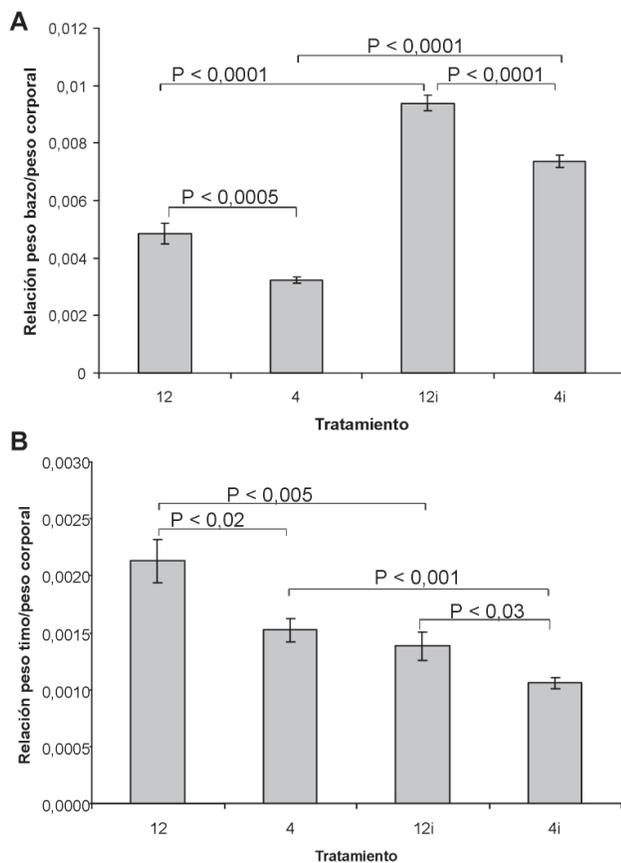
### Análisis estadístico

Los resultados se analizaron usando pruebas t de Student no pareadas usando el programa SAS (SAS Institute Inc, 1999). Las diferencias se consideraron significativas cuando los valores de P<0,05.

## Resultados

### Efecto del contenido de proteína en la dieta y de la infección sobre el peso de órganos

En la figura 1 se muestra la variación en el peso relativo de órganos linfoides (timo y bazo) por el tipo de dieta y la infección bacteriana al final del período experimental de 10 días. El cambio de la dieta del 12% de proteína a la de 4% resulta en una disminución significativa del peso de bazo y timo con relación al peso corporal ( $P < 0,0005$  y  $P < 0,02$  respectivamente). Al tercer día post-infección el peso relativo del bazo de los animales infectados fue significativamente mayor (35%,  $P < 0,0001$ ) en comparación con el control no infectado. En contraste, el tamaño relativo del timo en los dos grupos dietarios, se redujo significativamente en los animales infectados en comparación con los controles.



**Figura 1.** Efecto del déficit proteico e infección con *Listeria monocytogenes* en el peso de bazo (A) y timo (B) de ratón. La medida de peso se expresa en relación al peso corporal el día 10 de tratamiento. Los valores se expresan como la media  $\pm$  sem para  $n=9$  en cada grupo.

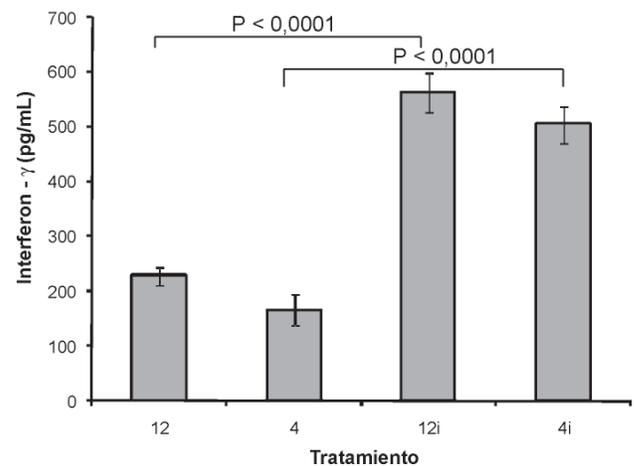
### Niveles séricos de Interferón- $\gamma$

Los niveles séricos de IFN- $\gamma$  mostraron una elevación significativa ( $P < 0,0001$ ) en los animales inoculados con el patógeno en comparación con los controles no infectados para los animales de los dos regímenes nutricionales (Figura 2). La restricción en el consumo de proteína, mostró una disminución en los niveles séricos de la citoquina pero no se alcanzó una diferencia significativa.

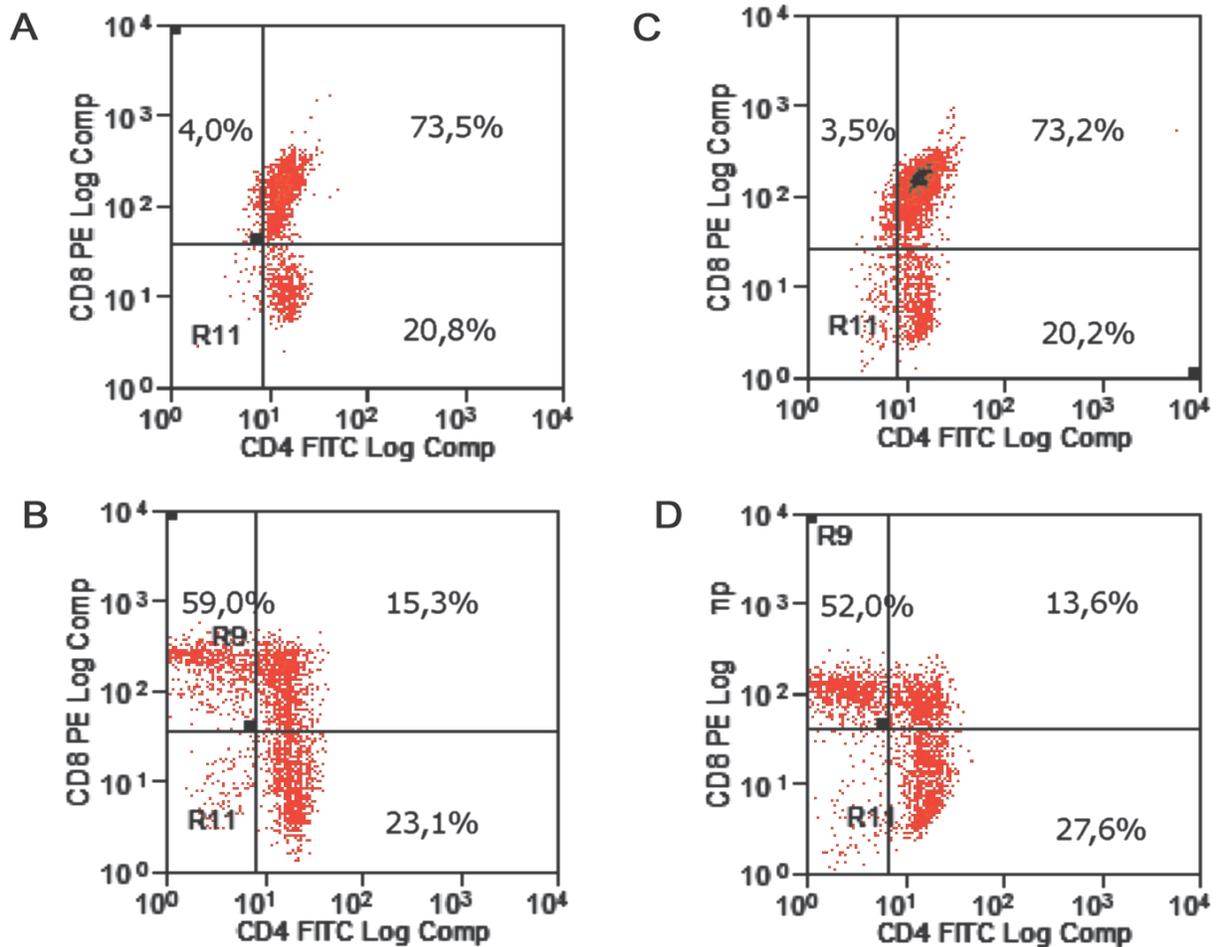
### Efecto del consumo de una dieta deficiente en proteína y de la infección sobre la distribución de poblaciones linfocitarias en bazo y timo

En la figura 3 se puede observar el resultado típico para el análisis por citometría de flujo de timocitos (cada figura muestra el resultado obtenido para un animal proveniente de cada tratamiento). En los grupos de estudio, no infectados, el porcentaje de linfocitos T inmaduros dobles positivos (CD4+ CD8+) representó alrededor del 70% del total de timocitos (Figura 3). La infección redujo este porcentaje a aproximadamente un 12% en los ratones de los dos grupos dietarios. Los timocitos T CD8+ disminuyeron significativamente en el grupo restringido nutricionalmente y el proceso infeccioso incrementó marcadamente su porcentaje, tanto en el grupo del 12% (9 veces) como del 4% (15 veces) (Tabla 1). En contraste, la población de linfocitos maduros T CD4+ no sufrió cambios por la deficiencia en proteína ni por la infección.

El análisis por citometría de flujo no mostró cambios significativos en el porcentaje de linfocitos T CD8+, T CD4+ y



**Figura 2.** Niveles séricos de IFN- $\gamma$  en ratones alimentados con dietas isocalóricas de diferente contenido de proteína (12 y 4%) e infectados con *Listeria monocytogenes*. La cuantificación fue llevada a cabo por medio de ensayo de ELISA tal como se describe en Métodos. Los valores se expresan como la media  $\pm$  sem para  $n=4$  en cada grupo.



**Figura 3.** Efecto del consumo de una dieta deficiente en proteína y de la infección bacteriana (*Listeria monocytogenes*) sobre la distribución de células T CD4+, T CD8+ y T CD4+CD8+ en timocitos de ratón. (A) dieta 12%, (B) dieta 12% e infección, (C) dieta 4% y (D) dieta 4% e infección. Las células se analizaron por citometría de flujo como se describe en Métodos. Las figuras corresponden a los resultados obtenidos para un animal proveniente de cada tratamiento.

**Tabla 1.** Distribución de linfocitos en timo de ratones alimentados con dieta deficiente en proteína e infectados.

Grupo	%Linfocitos T CD8 <sup>+</sup>	%Linfocitos T CD4 <sup>+</sup>	%Linfocitos T CD8 <sup>+</sup> CD4 <sup>+</sup>
12	6.00 ± 0.97	20.97 ± 2.10	70.41 ± 1.94
4	3.49 ± 0.59 <sup>a</sup>	24.27 ± 3.18	69.18 ± 2.62
12i	56.03 ± 2.84 <sup>b</sup>	22.10 ± 1.96	12.70 ± 2.15 <sup>b</sup>
4i	54.23 ± 3.10 <sup>c</sup>	24.57 ± 2.74	10.97 ± 1.51 <sup>c</sup>

Las subpoblaciones se identificaron y cuantificaron por citometría de flujo tal como se describe en Métodos.

Los grupos corresponden a: 12: Animales con dieta del 12%; 4: Animales con dieta del 4%; 12i: Animales con dieta del 12% e infectados. 4i: Animales con dieta del 4% e infectados.

Los valores se expresan como la media ± sem para n=9 en cada grupo. <sup>a</sup> P <0.05 respecto al grupo del 12%. <sup>b</sup> P <0.0001 respecto al grupo del 12%. <sup>c</sup> P <0.0001 respecto al grupo del 4%.

**Tabla 2.** Distribución de linfocitos en bazo de ratones alimentados con dieta deficiente en proteína e infectados.

Grupo	%Linfocitos T CD8 <sup>+</sup>	%Linfocitos T CD4 <sup>+</sup>	%Linfocitos B
12	18.86 ± 1.80	27.55 ± 1.45	35.32 ± 3.09
4	22.14 ± 2.40	31.50 ± 1.80	32.45 ± 4.03
12i	13.34 ± 0.98 <sup>a</sup>	25.14 ± 2.14	48.76 ± 1.95 <sup>a</sup>
4i	17.00 ± 1.59	30.72 ± 3.12	44.05 ± 2.07 <sup>b</sup>

Las subpoblaciones se identificaron y cuantificaron por citometría de flujo tal como se describe en Métodos.

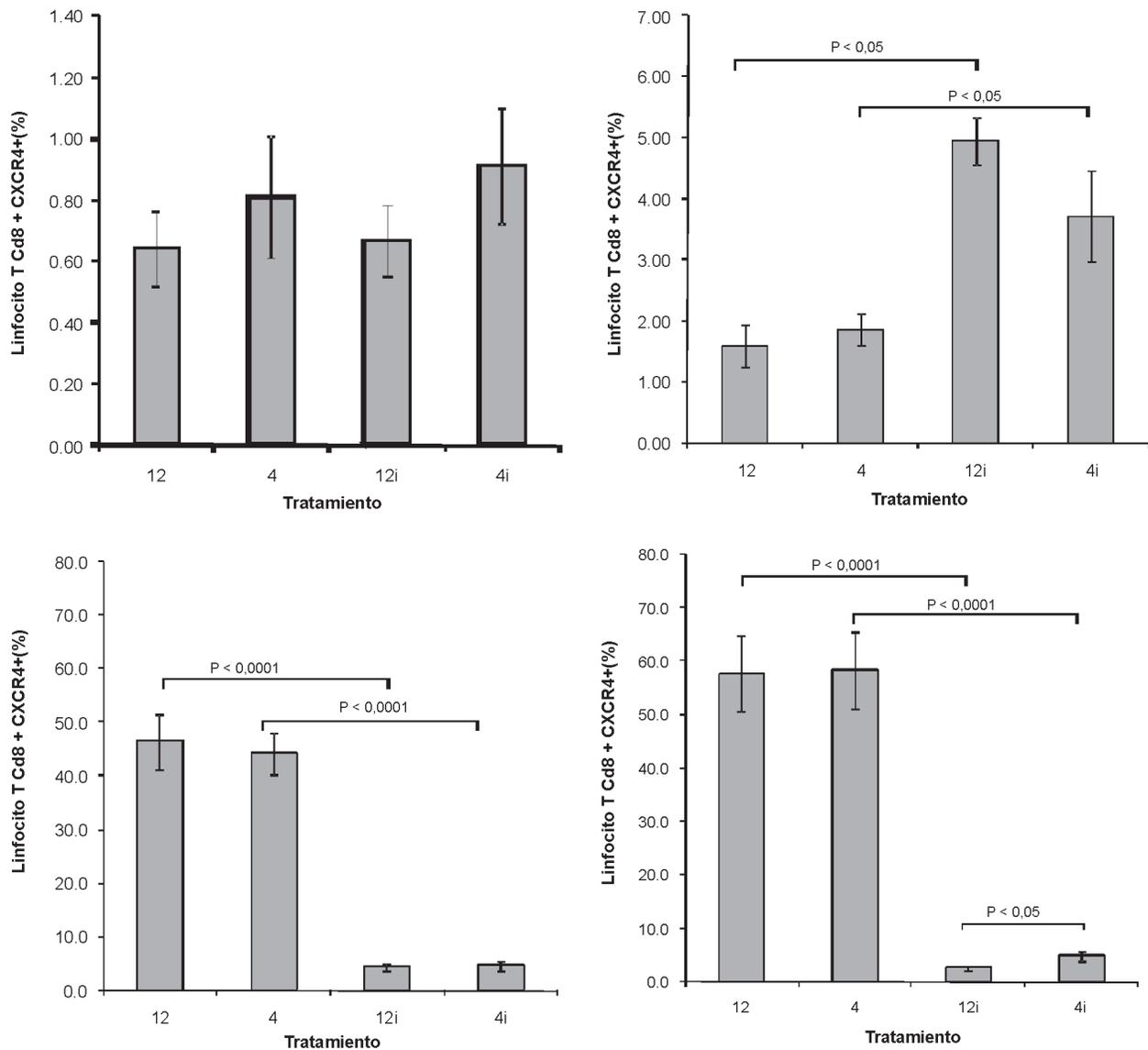
Los grupos corresponden a: 12: Animales con dieta del 12%; 4: Animales con dieta del 4%; 12i: Animales con dieta del 12% e infectados. 4i: Animales con dieta del 4% e infectados.

Los valores se expresan como la media ± sem para n=9 en cada grupo. <sup>a</sup> P <0.02 respecto al grupo del 12%. <sup>b</sup> P <0.003 respecto al grupo del 12%.

B en el bazo de los animales alimentados con la dieta deficiente en proteína en comparación con los controles bien nutridos. La infección, por su parte, elevó significativamente ( $P < 0,02$ ) el porcentaje de células B y disminuyó el de linfocitos T CD8+ esplénicos en los animales de los dos regímenes nutricionales (Tabla 2). A nivel de la población de linfocitos T CD4+ se observó una tendencia al aumento como consecuencia de la infección pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

#### Efecto del consumo de una dieta deficiente en proteína y de la infección sobre la expresión en timo y bazo del receptor de quimioquina CXCR4

La expresión del receptor CXCR4 fue más abundante en timocitos que en esplenocitos de ratón; en estos últimos las células B presentaron los niveles más altos de expresión (datos no mostrados). No se observaron diferencias en el porcentaje de células que expresan el receptor en timo y bazo al reducir el contenido de proteína



**Figura 4.** Efecto de la desnutrición y la infección sobre la distribución de subpoblaciones positivas para CXCR4 en linfocitos T de bazo CD8+ (A) y CD4+ (B) y linfocitos T de timo CD8+ (C) y CD4+ (D). Las subpoblaciones fueron identificadas y cuantificadas por citometría de flujo tal como se describe en métodos. Los valores se expresan como la media  $\pm$  sem para  $n=9$  en cada grupo.

(Figura 4). La infección alteró significativamente el porcentaje de células que expresan el receptor CXCR4 en los dos órganos linfoides, pero de manera opuesta. Mientras que el número de linfocitos T CD8+ que expresan el receptor en timo disminuye drásticamente por la presencia del patógeno, en bazo parece no ser afectado (Figura 4 A y C). De forma similar, el porcentaje de células T CD4+ de bazo, positivas para el receptor, se eleva significativamente por el proceso infeccioso mientras que el de timo se ve reducido (Figura 4 B y D).

## Discusión

El propósito de este estudio fue determinar la distribución relativa de los receptores de quimioquina CXCR4 en linfocitos de algunos tejidos linfoides y sus cambios en respuesta a la infección en ratones bajo desnutrición proteica. El modelo experimental de infección con *L. monocytogenes* ha aportado información valiosa sobre el papel de las citoquinas y quimioquinas en la respuesta inmune (Mackness, 1971). La respuesta en citoquinas a *L. monocytogenes* es predominantemente proinflamatoria de tipo 1, dentro de las cuales la producción de Interferón- $\gamma$  es esencial para controlar la infección con patógenos intracelulares, como *L. monocytogenes*. La secreción de IFN- $\gamma$  es muy rápida y las fuentes de la citoquina durante las fases tempranas de la infección incluye células NK, macrófagos, células dendríticas y células T. En nuestro modelo de infección en ratones BALB/c se observó una elevación marcada en los niveles circulantes de IFN- $\gamma$  al día 3 post-infección, confirmando la activación de la respuesta inmune. La deficiencia nutricional en proteína mostró una reducción en el IFN- $\gamma$  endógeno, que aunque no fue significativa dada la gran variabilidad biológica de los animales, sugiere en estos animales una alteración en la principal función listericida del IFN- $\gamma$ , como es la activación de los macrófagos (Barsig *et al.*, 1998). Adicionalmente, los cambios globales observados en los tejidos analizados, timo y bazo, corroboraron el papel determinante de la nutrición en la respuesta a la bacteria.

Una característica interesante de la respuesta inmune a *L. monocytogenes* es la gran respuesta por células T CD8+ (Pamer *et al.*, 1997). La habilidad de esta bacteria para escapar del fagosoma hacia el citoplasma de los macrófagos implica que los péptidos derivados de ella sean rápidamente presentados por las moléculas del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) clase I, lo que a su vez conlleva a la presentación de éstos a los linfocitos T citotóxicos. De hecho, se ha descrito que las células T CD8+ son considerablemente más potentes que las células T CD4+ en el control de la infección por *L. monocytogenes* (Mombaerts *et al.*, 1993).

Los resultados de este estudio a nivel de las distintas subpoblaciones de linfocitos T en condiciones de infección, pueden interpretarse como un incremento en la maduración de linfocitos T en timo orientada a la activación de la población de linfocitos T CD8+ y un posible mecanismo de migración, en esta misma población, hacia los sitios de infección a partir del bazo. Alternativamente, la reducción en la población de células T CD8+ en bazo se podría explicar por un ataque temprano del microorganismo sobre los linfocitos. La distribución relativa de las poblaciones en animales infectados, estaría indicando que este ataque se produce preferentemente hacia los linfocitos T CD8+. Esta afirmación está de acuerdo con algunos reportes que indican que *L. monocytogenes* puede desencadenar apoptosis en linfocitos al interior del bazo (Merrick *et al.*, 1997; Carrero *et al.*, 2006).

Lo anterior es coherente con el modelo de infección de *L. monocytogenes*, en ratones, en el que se ha determinado que la activación de células T es requerida para la eliminación total de la bacteria. Las células T CD4+ y CD8+ específicas para *Listeria* son generadas rápidamente una vez se da la infección. Como consecuencia directa de la función efectora y reguladora de las células T, la eliminación total de la infección es típicamente observada dentro del séptimo al décimo día de infección (North & Conlan, 1998; Schaible *et al.*, 1999; Edelson & Unanue, 2000).

Los resultados de la distribución de la población de linfocitos B de bazo, no evidenciaron cambios en el porcentaje de estas células por efecto de la restricción proteica. Lo anterior concuerda con estudios previos en ratones normales y con silenciamiento específico del gen *Igf-1* hepático (Liver *Igf-1* deficient - LID) (Naranjo *et al.*, 2002). Nuestros resultados mostraron que los animales infectados, independientemente de la dieta, presentan un aumento significativo en el porcentaje de linfocitos B. Esta observación resulta contradictoria con el modelo de infección de *L. monocytogenes* puesto que el principal mecanismo de control de la infección vendría dado por la inmunidad mediada por células. No obstante en estudios previos se ha reportado que, aunque el papel de la respuesta inmune humoral en el control de la infección con *L. monocytogenes* resulta controversial, existe evidencia de la presencia de altos títulos de anticuerpos en suero (Bhunja, 1997), contra Listeriolisina O (LLO) (Berche *et al.*, 1990; Baetz & Wesley, 1995; Grenningloh *et al.*, 1997), la cual promueve la ruptura de la membrana fagosomal y permite a la bacteria escapar hacia el ambiente citoplasmático rico en nutrientes, además de otros anticuerpos relacionados con factores de virulencia de este microorganismo (Peel *et al.*, 1988; Gentshev *et al.*, 1992; Grenningloh *et al.*, 1997).

gloh *et al.*, 1997). La evidencia de estos estudios sugiere que las células B o los anticuerpos, directa o indirectamente, proveen una protección limitada pero efectiva contra la infección de *L. monocytogenes*.

Edelson y colaboradores (Edelson *et al.*, 1999; Edelson & Unanue, 2001) demostraron que la administración pasiva de un anticuerpo monoclonal contra LLO proveía resistencia contra la infección con *Listeria* en ratón. Incluso se ha reportado un papel de las células B en activación de células T, en infección con *L. monocytogenes*, independiente de producción de inmunoglobulinas o presentación de antígenos (Matsuzaki *et al.*, 1999). Adicionalmente un estudio más reciente demostró que *L. monocytogenes* puede infectar y eliminar células B como una posible estrategia para iniciar una infección exitosa (Menon *et al.*, 2003). Estas observaciones son evidencia clara que los linfocitos B o sus productos secretados desempeñan roles significativos en el control de la infección por *L. monocytogenes*, por lo cual no se descarta que el aumento observado en la población de células B en este estudio, esté relacionado con una participación activa de estas células en respuesta a la infección.

Aunque la producción y el papel de la quimioquina CXCL12 ha sido muy poco estudiada en infección con *L. monocytogenes*, se ha descrito su importancia en hematopoyesis, vigilancia inmunológica y respuesta inmune. En este estudio se investigó la expresión de su receptor de membrana CXCR4 en las distintas poblaciones linfocitarias analizadas. Se encontró en primer lugar, una expresión más abundante del receptor en timocitos, en comparación con esplenocitos, sin efecto aparente por la nutrición. En contraste, la infección con *L. monocytogenes* indujo cambios diferenciales en su expresión. El porcentaje de linfocitos maduros de timo positivos para CXCR4 se redujo de manera sustancial, lo que resulta contradictorio si se tienen en cuenta estudios anteriores que muestran la importancia de las células T CD8+ en la respuesta a *L. monocytogenes*. Sin embargo, aunque los fenómenos de migración celular y quimiotaxis son críticos dentro de la función inmune (Baggiolini, 1998; Franz *et al.*, 2002) y se espera una alta expresión de receptores de quimioquina a nivel de estas células, la extensa variedad de quimioquinas y sus receptores (Baggiolini, 1998; Pease & Williams, 2006) hacen que, dependiendo de la naturaleza de la célula y el tipo de infección, se exprese preferencialmente solo algún tipo de receptor específico (Pease & Williams, 2006). Es así como la quimioquina conocida como proteína inflamatoria de macrófago 1 $\alpha$  (MIP-1 $\alpha$ ), producida en hígado (Barsig *et al.*, 1998) y en bazo (Rossi & Zlotnik, 2000) de ratones infectados con *L. monocytogenes* presenta un máximo de activación que coincide con el máximo de activación de las

células T. Sobre la base de un ensayo de transferencia adoptiva (Cook *et al.*, 1999) se postuló un papel de protección para MIP-1 $\alpha$  derivada de células T CD8+. Además mediante ensayos con ratones *knockout* se ha llegado a establecer que MIP-1 $\alpha$  está involucrada en el “homing” de las células T CD8+ a los sitios de infección (Cook *et al.*, 1999). Por esta razón es importante investigar el papel del receptor CCR1 a través del cual ejerce sus efectos MIP-1 $\alpha$  (Pease & Williams, 2006).

Los resultados mostraron que los efectos de la deficiencia de proteína sobre la expresión del receptor CXCR4 son evidentes en la infección con *L. monocytogenes*. En este contexto, pareciera que las células T CD4+ del bazo tienen un papel importante a juzgar por el incremento marcado en la proporción de las mismas que expresan CXCR4 en su superficie. La población de células B positivas para CXCR4 no mostró ningún cambio entre las distintas condiciones evaluadas, probablemente debido a que su migración, una vez en el bazo, podría no revestir mayor importancia a nivel de la respuesta inmune frente a *L. monocytogenes*.

En conclusión, este es uno de los pocos estudios que demuestran el papel regulador de la infección con *L. monocytogenes* sobre el receptor de quimioquinas CXCR4 y sugieren la importancia de un nivel nutricional adecuado en el mantenimiento de sus niveles de expresión en células linfoides.

### Agradecimientos

Los autores agradecen a la Dirección de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá (DIB), por la financiación otorgada al proyecto Código: 8003096.

### Bibliografía

- Aboumrad, E., Madec, A. M. & Thivolet, C., 2007. The CXCR4/CXCL12 (SDF-1) signalling pathway protects non-obese diabetic mouse from autoimmune diabetes. *Clin Exp Immunol.* **148** (3): 432-9.
- Baetz, A. L. & Wesley, I. V., 1995. Detection of anti-listeriolysin O in dairy cattle experimentally infected with *Listeria monocytogenes*. *J Vet Diagn Invest.* **7** (1): 82-6.
- Baggiolini, M., 1998. Chemokines and leukocyte traffic. *Nature.* **392** (6676): 565-8.
- Barsig, J., Fleisch, I. E. & Kaufmann, S. H., 1998. Macrophages and hepatocytic cells as chemokine producers in murine listeriosis. *Immunobiology.* **199** (1): 87-104.
- Berche, P., Reich, K. A., Bonnichon, M., Beretti, J. L., Geoffroy, C., Raveneau, J., Cossart, P., Gaillard, J. L., Geslin, P.,

- Kreis, H. & et al.**, 1990. Detection of anti-listeriolysin O for serodiagnosis of human listeriosis. *Lancet*. **335** (8690): 624-7.
- Bhunia, A. K.**, 1997. Antibodies to *Listeria monocytogenes*. *Crit Rev Microbiol*. **23** (2): 77-107.
- Carrero, J. A., Calderon, B. & Unanue, E. R.**, 2006. Lymphocytes are detrimental during the early innate immune response against *Listeria monocytogenes*. *J Exp Med*. **203** (4): 933-40.
- Cavalcanti, D. M., Lotufo, C. M., Borelli, P., Tavassi, A. M., Pereira, A. L., Markus, R. P. & Farsky, S. H.**, 2006. Adrenal deficiency alters mechanisms of neutrophil mobilization. *Mol Cell Endocrinol*. **249** (1-2): 32-9.
- Chinen, J. & Shearer, W. T.**, 2008. 6. Secondary immunodeficiencies, including HIV infection. *J Allergy Clin Immunol*. **121** (2 Suppl): S388-92; quiz S417.
- Cook, D. N., Smithies, O., Strieter, R. M., Frelinger, J. A. & Serody, J. S.**, 1999. CD8+ T cells are a biologically relevant source of macrophage inflammatory protein-1 alpha in vivo. *J Immunol*. **162** (9): 5423-8.
- Derek, M.**, 2005. Malnutrition and infection. **33** (3): 14-16.
- Desmetz, C., Lin, Y. L., Mettling, C., Portales, P., Noel, D., Clot, J., Jorgensen, C. & Corbeau, P.**, 2007. Cell surface CCR5 density determines the intensity of T cell migration towards rheumatoid arthritis synoviocytes. *Clin Immunol*. **123** (2): 148-54.
- Ebert, L. M., Schaerli, P. & Moser, B.**, 2005. Chemokine-mediated control of T cell traffic in lymphoid and peripheral tissues. *Mol Immunol*. **42** (7): 799-809.
- Edelson, B. T., Cossart, P. & Unanue, E. R.**, 1999. Cutting edge: paradigm revisited: antibody provides resistance to *Listeria* infection. *J Immunol*. **163** (8): 4087-90.
- Edelson, B. T. & Unanue, E. R.**, 2000. Immunity to *Listeria* infection. *Curr Opin Immunol*. **12** (4): 425-31.
- Edelson, B. T. & Unanue, E. R.**, 2001. Intracellular antibody neutralizes *Listeria* growth. *Immunity*. **14** (5): 503-12.
- El-Hodhod, M. A., Nassar, M. F., Zaki, M. M. & Moustafa, A.**, 2005. Apoptotic changes in lymphocytes of protein energy malnutrition patients. *Nutrition Research*. **25** (1): 21-29.
- Foster, M. P., Jensen, E. R., Montecino-Rodriguez, E., Leathers, H., Horseman, N. & Dorshkind, K.**, 2000. Humoral and cell-mediated immunity in mice with genetic deficiencies of prolactin, growth hormone, insulin-like growth factor-I, and thyroid hormone. *Clin Immunol*. **96** (2): 140-9.
- Franz, C. M., Jones, G. E. & Ridley, A. J.**, 2002. Cell migration in development and disease. *Dev Cell*. **2** (2): 153-8.
- Gentschev, I., Sokolovic, Z., Kohler, S., Krohne, G. F., Hof, H., Wagner, J. & Goebel, W.**, 1992. Identification of p60 antibodies in human sera and presentation of this listerial antigen on the surface of attenuated salmonellae by the HlyB-HlyD secretion system. *Infect Immun*. **60** (12): 5091-8.
- Ghosh, S., Preet, A., Groopman, J. E. & Ganju, R. K.**, 2006. Cannabinoid receptor CB2 modulates the CXCL12/CXCR4-mediated chemotaxis of T lymphocytes. *Mol Immunol*. **43** (14): 2169-79.
- Grenningloh, R., Darji, A., Wehland, J., Chakraborty, T. & Weiss, S.**, 1997. Listeriolysin and IrpA are major protein targets of the human humoral response against *Listeria monocytogenes*. *Infect Immun*. **65** (9): 3976-80.
- Jin, T. & Hereld, D.**, 2006. Moving toward understanding eukaryotic chemotaxis. *Eur J Cell Biol*. **85** (9-10): 905-13.
- Landgraf, M. A., Martinez, L. L., Rastelli, V. M., Franco Mdo, C., Soto-Suazo, M., Tostes Rde, C., Carvalho, M. H., Nigro, D. & Fortes, Z. B.**, 2005. Intrauterine undernutrition in rats interferes with leukocyte migration, decreasing adhesion molecule expression in leukocytes and endothelial cells. *J Nutr*. **135** (6): 1480-5.
- Landgraf, M. A., Tostes Rde, C., Borelli, P., Zorn, T. M., Nigro, D., Carvalho, M. H. & Fortes, Z. B.**, 2007. Mechanisms involved in the reduced leukocyte migration in intrauterine undernourishment. *Nutrition*. **23** (2): 145-56.
- Lin, J. S. & Wu-Hsieh, B. A.**, 2004. Functional T cells in primary immune response to histoplasmosis. *Int Immunol*. **16** (11): 1663-73.
- Mackaness, G. B.**, 1971. Resistance to intracellular infection. *J Infect Dis*. **123** (4): 439-45.
- Matsuzaki, G., Vordermeier, H. M., Hashimoto, A., Nomoto, K. & Ivanyi, J.**, 1999. The role of B cells in the establishment of T cell response in mice infected with an intracellular bacteria, *Listeria monocytogenes*. *Cell Immunol*. **194** (2): 178-85.
- Menon, A., Shroyer, M. L., Wampler, J. L., Chawan, C. B. & Bhunia, A. K.**, 2003. In vitro study of *Listeria monocytogenes* infection to murine primary and human transformed B cells. *Comp Immunol Microbiol Infect Dis*. **26** (3): 157-74.
- Merrick, J. C., Edelson, B. T., Bhardwaj, V., Swanson, P. E. & Unanue, E. R.**, 1997. Lymphocyte apoptosis during early phase of *Listeria* infection in mice. *Am J Pathol*. **151** (3): 785-92.
- Mombaerts, P., Arnoldi, J., Russ, F., Tonegawa, S. & Kaufmann, S. H.**, 1993. Different roles of alpha beta and gamma delta T cells in immunity against an intracellular bacterial pathogen. *Nature*. **365** (6441): 53-6.
- Moser, B., Wolf, M., Walz, A. & Loetscher, P.**, 2004. Chemokines: multiple levels of leukocyte migration control. *Trends Immunol*. **25** (2): 75-84.
- Murciano, C., Villamon, E., O'Connor, J. E., Gozalbo, D. & Gil, M. L.**, 2006. Killed *Candida albicans* yeasts and hyphae inhibit gamma interferon release by murine natural killer cells. *Infect Immun*. **74** (2): 1403-6.
- Najera, O., Gonzalez, C., Toledo, G., Lopez, L. & Ortiz, R.**, 2004. Flow cytometry study of lymphocyte subsets in malnourished and well-nourished children with bacterial infections. *Clin Diagn Lab Immunol*. **11** (3): 577-80.
- Naranjo, W. M., Yakar, S., Sanchez-Gomez, M., Perez, A. U., Setser, J. & D, LeRoith.**, 2002. Protein calorie restriction affects nonhepatic IGF-I production and the lymphoid system: studies using the liver-specific IGF-I gene-deleted mouse model. *Endocrinology*. **143** (6): 2233-41.
- Norine, J. D. & John, R. S.**, 2003. Role of neutrophils in decreased resistance of protein-malnourished mice to *Candida albicans*. **23** (7): 945-958.

- North, R. J. & Conlan, J. W.**, 1998. Immunity to *Listeria monocytogenes*. *Chem Immunol.* **70**: 1-20.
- Pamer, E. G., Sijts, A. J., Villanueva, M. S., Busch, D. H. & Vijn, S.**, 1997. MHC class I antigen processing of *Listeria monocytogenes* proteins: implications for dominant and subdominant CTL responses. *Immunol Rev.* **158**: 129-36.
- Pease, J. E. & Williams, T. J.**, 2006. Chemokines and their receptors in allergic disease. *J Allergy Clin Immunol.* **118** (2): 305-18; quiz 319-20.
- Peel, M., Donachie, W. & Shaw, A.**, 1988. Temperature-dependent expression of flagella of *Listeria monocytogenes* studied by electron microscopy, SDS-PAGE and western blotting. *J Gen Microbiol.* **134** (8): 2171-8.
- Rossi, D. & Zlotnik, A.**, 2000. The biology of chemokines and their receptors. *Annu Rev Immunol.* **18**: 217-42.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F. & Maniatis, T.**, 1989. *Molecular Cloning. A Laboratory Manual*. C. S. H. L. Press. NY.
- Schaible, U. E., Collins, H. L. & Kaufmann, S. H.**, 1999. Confrontation between intracellular bacteria and the immune system. *Adv Immunol.* **71**: 267-377.
- Tarrant, T. K. & Patel, D. D.**, 2006. Chemokines and leukocyte trafficking in rheumatoid arthritis. *Pathophysiology.* **13** (1): 1-14.
- Welniak, L. A., Karas, M., Yakar, S., Anver, M. R., Murphy, W. J. & LeRoith, D.**, 2004. Effects of organ-specific loss of insulin-like growth factor-I production on murine hematopoiesis. *Biol Blood Marrow Transplant.* **10** (1): 32-9.
- Yamaguchi, H. & Condeelis, J.**, 2007. Regulation of the actin cytoskeleton in cancer cell migration and invasion. *Biochim Biophys Acta.* **1773** (5): 642-52.
- Yoshinouchi, T., Naniwa, T., Shimizu, S., Ohtsuki, Y., Fujita, J., Sato, S., Eimoto, T. & Ueda, R.**, 2007. Expression of chemokine receptors CXCR3 and CCR4 in lymphocytes of idiopathic nonspecific interstitial pneumonia. *Respir Med.* **101** (6): 1258-64.

Recibido: febrero 12 de 2009.

Aceptado para su publicación: septiembre 11 de 2009.

# ANÁLISIS DE ALGUNOS COMPONENTES DE RESISTENCIA EN LOS HÍBRIDOS DE PLÁTANO FHIA-20 Y DE BANANO FHIA-23 A LAS SIGATOKAS NEGRA (*MYCOSPHAERELLA FIJIENSIS* MORELET) Y AMARILLA (*MYCOSPHAERELLA MUSICOLA* LEACH)

Por

Oscar Adrián Guzmán Piedrahita<sup>1</sup> & Jairo Castaño Zapata<sup>2</sup>

## Resumen

**Guzmán Piedrahita O. A. & J. Castaño Zapata:** Análisis de algunos componentes de resistencia en los híbridos de plátano FHIA-20 y de banano FHIA-23 a las sigatokas negra (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) y amarilla (*Mycosphaerella musicola* Leach). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **33**(128): 323-329, 2009. ISSN 0370-3908.

Se determinó el comportamiento de FHIA-20 y FHIA-23 a *Mycosphaerella fijiensis* y *M. musicola*. El estudio se realizó en una casa de malla en la granja Montelindo de la Universidad de Caldas, a 1010 msnm, temperatura media de 22.8 °C, precipitación anual de 2200 mm, humedad relativa del 76%. Se inoculó conidias de *Paracercospora fijiensis* y *Pseudocercospora musae*, y la combinación de ambos, en plántulas entre cuatro y seis hojas. Se evaluó período de incubación (PI), tiempos de evolución de síntomas (TES) y desarrollo de las enfermedades (TDE), además, número de lesiones por hoja (NLH). En FHIA-20, *P. musae*, *P. fijiensis* y *P. musae* + *P. fijiensis* tuvieron un PI más largo que en Dominico Hartón, superior en 3, 20 y 10 días, respectivamente; así mismo, el TES de las sigatokas amarilla y negra y la combinación de ambas, fue más prolongado en FHIA-20, en 5, 49 y 26 días que en el material local, respectivamente. En FHIA-23, *P. musae*, *P. fijiensis* y *P. musae* + *P. fijiensis* presentaron 2, 6 y 3 días más de PI, respectivamente, que en Gros Michel; además, FHIA-23 presentó un TDE de las sigatokas amarilla y negra y la combinación de ambas, superiores a Gros Michel en 9, 16 y 11 días, respectivamente; comportándose FHIA-20 altamente resistente y tolerante a las sigatokas negra y amarilla, respectivamente, y FHIA-23 resistente.

**Palabras clave:** resistencia, banano, plátano, sigatokas, *Mycosphaerella fijiensis*, *Mycosphaerella musicola*.

<sup>1</sup> M. Sc. Fitopatólogo. Instituto Colombiano Agropecuario, ICA. Palmira. Correo electrónico: oguzp76@yahoo.com

<sup>2</sup> Ph. D. Profesor Titular. Universidad de Caldas, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Fitotecnia. Correo electrónico: jairo.castano\_z@ucaldas.edu.co

### Summary

Analysis of some components of resistance in the hybrids of banana FHIA-23 and plantain FHIA-21 to black (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) and yellow (*M. musicola* Leach) sigatokas

It was determined the performance of FHIA-20 and FHIA-23 to both *Mycosphaerella fijiensis* and *M. musicola*. The study was conducted in a screen house at the Montelindo's farm of the University of Caldas, at 1010 mosl, average temperature 22.8°C, annual precipitation 2200 mm, and relative humidity 76%. Conidia of *Paracercospora fijiensis* and *Pseudocercospora musae*, and mixture of both, were inoculated to seedlings having between 4 and 6 leaves. It was evaluated incubation period (IP) of both pathogens, times of evolution of symptoms (TES) and disease development (TDD), also, lesions per leaf (NLL). In FHIA-20, *P. musae*, *P. fijiensis* and *P. musae+P. fijiensis*, had a longer IP than in Dominico Hartón, being 3, 20 and 10 days longer, respectively; in addition, the TES of yellow and black sigatokas and the combination of both diseases, was more prolonged in FHIA-20, in 5, 49 and 26 days, respectively, than in local material. In FHIA-23, *P. musae*, *P. fijiensis* and *P. musae + P. fijiensis*, had 2, 6 and 3 more days of IP, respectively, than in Gros Michel; furthermore, FHIA-23 had a TES of yellow and black sigatokas and the combination of both, higher than in Gros Michel, in 9, 16 and 11 days, respectively. In general, FHIA-23 behaved as highly resistant and tolerant to black and yellow sigatokas, respectively, and FHIA-23, resistant.

**Key words:** resistance, banana, plantain, sigatokas, *Mycosphaerella fijiensis*, *Mycosphaerella musicola*.

### Introducción

En la actualidad, la mayor limitante para los cultivos de plátano y banano es la presencia de la Sigatoka negra, causada por *Mycosphaerella fijiensis* Morelet (sin. *M. fijiensis* var. *Difformis* Mulder y Stover) [anamorfo *Paracercospora fijiensis* (Morelet) Deighton, sin. *Cercospora fijiensis* Morelet y *Pseudocercospora fijiensis* (Morelet) Deighton] y la Sigatoka amarilla, causada por *Mycosphaerella musicola* Leach [anamorfo *Pseudocercospora musae* (A. Zimmerm.) Deighton, sin. *Cercospora musae* A. Zimmerm.] (Mourichon & Fullerton, 1990), las cuales causan daños de gran importancia económica debido a que afectan el crecimiento y productividad de las plantas al disminuir el área foliar funcional y, consecuentemente, la producción de fotosintatos que son necesarios para el engrosamiento de los frutos, peso y calidad de los racimos (Chuang, 1981; Mobambo *et al.*, 1993; Merchan, 1998; Pérez, 1998).

Para el manejo de las sigatokas se recurre al uso de productos químicos bastante eficientes en explotaciones dedicadas a la exportación (Mobambo *et al.*, 1994; Noupadja & Tomekpé, 1999; Ploetz, 1999). En cultivos para consumo interno, el manejo químico no es de uso común debido a los escasos recursos de los productores, por el alto costo de los fungicidas y su aplicación y por el sistema tradicional de explotación (Belalcazar *et al.*, 1996; Merchan, 1996).

Teniendo en cuenta que la resistencia genética es la mejor estrategia para el manejo de enfermedades, la Fundación Hondureña de Investigación Agrícola, FHIA, ha producido híbridos tetraploides de plátano como el FHIA-20 y de banano como el FHIA-23, seleccionados por su resistencia y tolerancia a las sigatokas negra y amarilla, respectivamente, y alto potencial de rendimiento (FHIA, 1996), con el propósito de mejorar el bienestar y nivel de vida de las comunidades rurales y urbanas.

El período de incubación y el número de lesiones por hoja, son parámetros que permiten evaluar la existencia de resistencia en diferentes genotipos de arroz (Kozaka, 1975; Rodríguez & Gálvez, 1975; Susuki, 1965; Yorinoni & Thurston, 1975, citados por Castaño-Zapata *et al.*, 1989). En banano y plátano, se ha demostrado que además del periodo de incubación, el periodo de latencia, el tiempo de evolución de síntomas y el tiempo de desarrollo de las sigatokas amarilla y negra, son parámetros epidemiológicos importantes para identificar materiales resistentes a ambas enfermedades (Aguirre-Gaviria & Castaño-Zapata, 2005; Hoyos-Castaño & Castaño-Zapata, 2005; Molina-Tirado & Castaño-Zapata, 2003).

La información sobre el comportamiento de estos materiales en Colombia, principalmente en la zona cafetera central, es inexistente, razón por la cual se llevó a cabo el presente estudio cuyo objetivo fue determinar el compor-

tamiento de los híbridos FHIA-20 (AAAB) y FHIA-23 (AAAA) a las sigatocas negra y amarilla, bajo condiciones de casa de malla, en comparación con los materiales locales Dominico Hartón (*Musa balbisiana* AAB) y Gros Michel (*Musa acuminata* AAA), susceptibles a ambas sigatocas (Corpoica, 2000). La investigación se llevó a cabo en una casa de malla, en la granja Montelindo de la Universidad de Caldas, localizada a 1050 msnm, con temperatura media anual de 22.8°C, precipitación anual de 2200 mm y humedad relativa del 76%, condiciones favorables para el desarrollo de ambos hongos.

### Materiales y métodos

La inoculación de los hongos *P. fijiensis* y *P. musae* se realizó sobre plántulas de plátano FHIA-20 y Dominico Hartón, y de banano FHIA-23 y Gros Michel obtenidos de cormos de un campo experimental de la Granja Montelindo de la Universidad de Caldas. Los cormos tenían aproximadamente 500 g de peso y fueron sembrados en bolsas de polietileno (17 X 25 cm) con 2 Kg de una mezcla de gallinaza, cascarilla de arroz y suelo (relación 3:2:1). Después de sembrados, todos los materiales fueron ubicados en una casa de malla que estaba provista de un nebulizador (sistema de niebla intermitente), cubierto con un saram de color negro que producía 65% de sombra, ubicado a 2 m de altura desde el suelo, con seis canaletas de eternit de 6 m de largo levantadas 60 cm del suelo, y activado por un comando TC – 1800 LXII entre las 6 a.m., y las 4 p.m., nebulizando las plántulas durante 50 s cada 2 h.

Para la obtención de conidias se utilizó la metodología propuesta por Du Pont (1983), la cual consiste en recolectar en el campo tejido foliar muerto por *Mycosphaerella fijiensis* y *M. musicola*, en donde se producen peritecios y ascosporas. Las hojas con tejido necrótico se recolectaron después de 3 días sin lluvia y se incubaron por 48 h, en bolsas de plástico transparente, a temperatura ambiente para permitir la maduración de las ascosporas. Posteriormente, las hojas se extrajeron de las bolsas plásticas, se numeraron con tinta y se cortaron trozos de aproximadamente 2 cm<sup>2</sup> con el mismo número; cinco de estos se pegaron con grapas a círculos de papel filtro de 9 cm de diámetro marcados con lápiz con el mismo número de la hoja. Luego se sumergieron en agua corriente por 5 min y después se colocaron en una tapa de caja Petri, sobre una solución de agar-agua al 2%, dejando que estos descargaran ascosporas durante 1 h. La caja Petri fue volteada y se identificaron las áreas de descarga de cada uno de los trozos de hoja, luego se retiró el papel filtro con los trozos de hoja. Los platos con agar se observaron en un microscopio marca Nikon a través del objetivo 40X para localizar y señalar,

con un lápiz de cera, los lugares de descarga de las ascosporas, las cuales se identificaron en un microscopio compuesto a través de un aumento de 100X.

Luego, las ascosporas se aislaron con una aguja de disección y se sembraron en 10 cajas de Petri en medio de cultivo PDA (39 g L<sup>-1</sup> de agua), para ser incubadas en una incubadora marca 1DiES modelo D53VU a 24°C durante 20 días en oscuridad para producir micelio. La colonia obtenida se mezcló con 10 mL de agua destilada estéril por 10 s en un tubo de ensayo de donde se tomaron 10 alícuotas de 1 mL que se dispersaron en cajas de Petri con medio de cultivo agar- V<sub>8</sub> modificado (100 mL de jugo V<sub>8</sub>, 0.2 g de CaCO<sub>3</sub> y 20 g de agar L<sup>-1</sup> de agua y pH 6), usando una pipeta Pasteur y rayando la superficie con una asa de transferencia. Las siembras fueron incubadas en una incubadora de tablex de 82 X 42 X 55 cm de largo, ancho y alto, respectivamente, exponiéndolas a luz continua con una lámpara marca Philips de 20 watts ubicada a 15 cm de la superficie donde se encontraban las cajas, a aproximadamente 25°C durante 15 días para la producción de conidias (Jacome & Schuh, 1993; Mourichon *et al.*, 1987; Romero & Sutton, 1997). Posteriormente se hizo la identificación de conidias de *Paracercospora fijiensis* (presentan engrosamiento del hilio basal con cicatriz) y *Pseudocercospora musae* (no presentan engrosamiento del hilio basal, ni cicatriz) (Craenen, 1998), tomándolos con una aguja de disección del medio de cultivo y observándolos en un microscopio compuesto marca Nikon a través del objetivo 40 X.

La suspensión conidial se preparó agregando 10 mL de agua destilada estéril a la colonia y raspando la superficie con un pincel estéril; luego se depositó en un Beaker de 200 mL de capacidad, se aforó hasta 100 mL con agua destilada estéril y se filtró a través de una gasa doble. A las suspensiones obtenidas se les adicionó el agente dispersante Tween 80 (0.01%) y se hizo conteo de conidias con una cámara de recuento Neubauer mejorada marca Loptik Labor y se preparó suspensiones individuales de 10<sup>3</sup> conidias mL<sup>-1</sup> de agua destilada estéril de *P. fijiensis*, *P. musae* (Mourichon *et al.*, 1987) y la combinación de éstas a una concentración de 500 conidias mL<sup>-1</sup> de agua destilada estéril. Posteriormente, cuando las plántulas tenían entre cuatro y seis hojas, se hicieron inoculaciones individuales (Mourichon *et al.*, 1987), afuera del nebulizador, dirigidas hacia el envés de las tres últimas hojas, inoculando uniformemente hasta formar goteo a una distancia de aproximadamente 15 cm, con un atomizador DeVilbiss modelo 15 adaptado a una bomba de vacío marca Welch Thomas modelo No. 2545B-01 y con un manómetro Ashroft 723-09 a una presión de 2 Kg cm<sup>-2</sup> (28 psi). Las plántulas se cubrieron con bolsas de plástico transparente de 70 x 50 cm, para crear una humedad relativa aproxi-

mada al 100%, a una temperatura de aproximadamente 25°C y durante 48 h. Se empleó un diseño bifactorial combinatorio de 4 X 3 y 3 repeticiones (materiales X tres tipos de inóculo y repeticiones).

Posteriormente se marcó la hoja más joven inoculada con un marcador de tinta permanente marca Feltpen y se evaluaron las siguientes variables: Período de incubación (PI), definido como los días transcurridos desde la inoculación hasta la aparición de los primeros síntomas de la enfermedad, que son pequeñas manchas de color blancuzco o amarillo en el envés de las hojas en Sigatoka negra y, pequeños puntos de color amarillo verdoso de aproximadamente 1.0 x 5.0 mm en Sigatoka amarilla (Orjeda, 1998); tiempo de evolución de los síntomas (TES), que son los días transcurridos desde la aparición de los primeros síntomas hasta el desarrollo de manchas con centros secos o necrosados; tiempo de desarrollo de la enfermedad (TDE), considerado como los días transcurridos desde la inoculación hasta la aparición de manchas con centros secos o necrosados (Merchan, 1998), y número de lesiones producidas en la hoja (NLH) por *M. musicola*, *M. fijiensis* y la combinación de ellas en estados 5 y 6, respectivamente. Las evaluaciones se realizaron semanalmente durante tres meses.

## Resultados y discusión

**Tabla 1.** Resultados del tiempo de incubación, tiempo de evolución de los síntomas, tiempo de desarrollo de la enfermedad y número de lesiones por hoja en los cuatro genotipos de plátano y banano inoculados con *Pseudocercospora musae*, *Paracercospora fijiensis* y *P. musae + P. fijiensis* bajo condiciones de casa de malla.

Genotipo	HONGO											
	<i>Pseudocercospora musae</i>				<i>Paracercospora fijiensis</i>				<i>P. musae + P. fijiensis</i>			
	PI	TES	TDE	NLH	PI	TES	TDE	NLH	PI	TES	TDE	NLH
	(días)	(días)	(días)		(días)	(días)	(días)		(días)	(días)	(días)	
<b>Plátanos:</b>	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
Dominico Hartón (AAB)	12 a <sup>1</sup>	30 a	42 a	42 b	10 a	30 a	40 a	44 b	11 a	30 a	41 a	42 b
<b>FHIA-20 (AAAB)</b>	15 b	32 b	47 b	26 a	30 b	58 b	89 b	1 a	21 b	45 b	66 b	20 a
<b>Bananos:</b>	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
Gros Michel (AAA)	10 a	26 a	36 a	53 b	8 a	24 a	32 a	48 b	9 a	25 a	34 a	57 b
<b>FHIA-23 (AAAA)</b>	12 b	33 b	45 b	34 a	14 b	34 b	48 b	33 a	12 b	33 b	45 b	32 a

PI = período de incubación, TES = Tiempo de evolución de los síntomas, TDE = Tiempo de desarrollo de la enfermedad y NLH = Número de lesiones por hoja.

1. Dentro de las columnas, los valores seguidos por la misma letra, no se diferencian significativamente de acuerdo a la prueba de rangos múltiples de Duncan al 5%.

\*\* Diferencias altamente significativas de acuerdo a la prueba de rangos múltiples de Duncan al 1%.

De acuerdo al análisis de contrastes ortogonales, la reacción de los genotipos de plátano a las inoculaciones artificiales con *P. musae*, *P. fijiensis* y *P. musae + P. fijiensis*, mostró diferencias estadísticas significativas para período de incubación de los hongos, tiempo de evolución de síntomas y de desarrollo de las sigatokas negra, amarilla y la combinación de ambas y número de lesiones por hoja (Tabla 1). En FHIA-20, los tiempos de desarrollo de las sigatokas amarilla y negra y la combinación de éstas, fueron más largos en 5, 49 y 25 días, respectivamente, con respecto a Dominico Hartón (Tabla 1). El período de incubación de los hongos (*P. musae*, *P. fijiensis* y *P. musae + P. fijiensis*) fue mayor en FHIA-20 en 3, 20 y 10 días, respectivamente, en comparación con Dominico Hartón.

En FHIA-20, el tiempo de desarrollo de la Sigatoka negra fue 42 y 23 días más largo que la Sigatoka amarilla y la combinación de ambas enfermedades, respectivamente, demostrando una alta resistencia a la Sigatoka negra y tolerancia a la Sigatoka amarilla; así mismo, después de 89 días de evaluación de las hojas inoculadas con *P. fijiensis*, solo se presentó una lesión por hoja (Tabla 1), ocurriendo la muerte de éstas debido a la senectud de las hojas, corroborando la alta resistencia de éste híbrido a *P. fijiensis*. Después de 47 y 66 días de evaluación en las hojas inoculadas con *P. musae* y *P. musae + P. fijiensis*, FHIA-20 presentó 26 y 20 lesiones

por hoja, respectivamente, menor que Dominico Hartón que tuvo 42 lesiones, demostrando la tolerancia de FHIA-20 a la Sigatoka amarilla y la susceptibilidad de Dominico Hartón a la Sigatoka amarilla. Estos resultados corroboran los registros de **Álvarez (1997)**, **Aguirre-Gaviria y Castaño-Zapata (2005)** y **Hoyos-Castaño y Castaño-Zapata (2005)**, quienes indican que la resistencia a las sigatokas negra y amarilla de los materiales de plátano y banano, se explica en gran parte, por tener períodos de incubación de los hongos más largos, y tiempo de evolución de los síntomas y desarrollo de ambas sigatokas también más largos que los genotipos susceptibles. La resistencia de FHIA-20 a la Sigatoka negra se explica también por el número reducido de conidias de *P. fijiensis* muestreados en el campo (Tabla 2), coincidiendo con los registros de la **FHIA (1996)** acerca de la resistencia que tiene éste material a la Sigatoka negra bajo condiciones de campo.

**Tabla 2.** Cuantificación de conidias de *Paracercospora fijiensis* y *Pseudocercospora musae* en los cuatro genotipos de plátano y banano evaluados.

Genotipo	Promedio de conidias cm <sup>-2</sup> <sup>a</sup>	
	<i>Paracercospora fijiensis</i>	<i>Pseudocercospora musae</i>
Plátanos:		
Dominico hartón	74 <sup>a)</sup>	37
FHIA-20	5	29
Bananos:		
Gros Michel	84	44
FHIA-23	27	38

a) Promedio de 20 evaluaciones realizadas cada 20 días

Las inoculaciones de los bananos con *P. musae*, *P. fijiensis* y *P. musae + P. fijiensis*, presentaron diferencias estadísticas altamente significativas en el período de incubación de los hongos, tiempo de evolución de los síntomas y de desarrollo de las sigatokas negra, amarilla y la combinación de éstas (Tabla 1). En FHIA-23, el tiempo de desarrollo de las sigatokas amarilla, negra y la combinación de éstas, fue más largo en 9, 16 y 11 días, respectivamente, con respecto a Gros Michel (Tabla 1), lo cual muestra una mayor resistencia del híbrido a las sigatokas con respecto al material local. En FHIA-23, el período de incubación de *P. fijiensis*, fue 2 días más largo que el de *P. musae* y *P. musae + P. fijiensis*; así mismo, el tiempo de desarrollo de la Sigatoka negra, fue 3 días más largo que el de la Sigatoka amarilla y la combinación de ambas (Tabla 1). Estos resultados demuestran una mayor resistencia de FHIA-23 a la Sigatoka negra con respecto a la Sigatoka amarilla, y una alta susceptibilidad de Gros Michel a ambas sigatokas.

Después de aproximadamente 45 días de evaluación de las hojas inoculadas con *P. musae*, *P. fijiensis* y *P. musae + P. fijiensis* en FHIA-23, se presentaron 34, 33 y 32 lesiones por hoja de Sigatoka amarilla, Sigatoka negra y la combinación de ambas, respectivamente, resultados que fueron menores a los obtenidos en Gros Michel cuyos valores fueron 53, 48 y 57, respectivamente (Tabla 1), lo cual confirma la resistencia de FHIA-23 a ambas sigatokas y la alta susceptibilidad del material regional a las mismas.

La evaluación de plántulas bajo condiciones de casa de malla, corroboraron la alta resistencia del híbrido FHIA-20 a la Sigatoka negra y tolerancia a la Sigatoka amarilla y la resistencia del FHIA-23 a ambas sigatokas, al igual que la alta susceptibilidad de los materiales regionales a ambas enfermedades, así mismo, se pudo determinar que las inoculaciones de plántulas con los agentes causales de las sigatokas, permiten establecer la resistencia, en estado de plántula, a éstas enfermedades, como lo demostró **Pasber-Gauhl (1990)**, siendo más rápida la evaluación, en tiempo y en espacio, y la respuesta del hospedante a *M. fijiensis* y *M. musicola*.

El análisis de varianza de la cuantificación de conidias de *P. fijiensis* y *P. musae*, mostró diferencias altamente significativas entre los genotipos, con valores promedios de ambos hongos de 111 y 34 conidias en Dominico Hartón y FHIA-20, respectivamente, y 128 y 65 conidias en Gros Michel y FHIA-23, respectivamente (Tabla 2); lo cual indica que los elementos climáticos (temperatura, humedad relativa y precipitación), las características genéticas de los materiales, la presión y tipo de inóculo influyeron significativamente en la esporulación y por consiguiente en la relación del número de conidias muestreados cm<sup>-2-1</sup>.

En FHIA-20, se obtuvo el menor número de conidias cm<sup>-2-1</sup> de *P. fijiensis* y *P. musae*, con 5 y 29 conidias cm<sup>-2-1</sup> (relación promedio de 0.5: 3.0, respectivamente), comparado con Dominico Hartón en el cual se obtuvo 74 y 37 conidias cm<sup>-2-1</sup> (relación promedio de 2:1, respectivamente) (Tabla 2). El número reducido de conidias de *P. fijiensis* en FHIA-20 confirma su alta resistencia a la Sigatoka negra (**FHIA, 1996**) y el relativamente alto número de conidias de *P. musae* (29 conidias cm<sup>-2-1</sup>), demuestra su tolerancia a la Sigatoka amarilla. Dominico Hartón, debido a la alta cantidad de conidias muestreadas de *P. fijiensis* y *P. musae*, indica la susceptibilidad a ambas sigatokas (**Merchan, 1996; Craenen, 1998; Corpoica, 2000**).

Entre los bananos, se obtuvo menor número total de conidias de *P. fijiensis + P. musae* en FHIA-23 (65 conidias cm<sup>-2-1</sup>) que en Gros Michel (128 conidias cm<sup>-2-1</sup>), produciéndose, en FHIA-23, menor cantidad de conidias de *P. fijiensis* y *P. musae* con 27 y 38 conidias cm<sup>-2-1</sup> (relación

promedio de 1.25 : 1.75, respectivamente) comparado con la mayor producción de conidias de *P. fijiensis* y *P. musae*, en Gros Michel que fue 84 y 44 conidias cm<sup>-2</sup> (relación promedio de 2 : 1, respectivamente) (Tabla 2); lo cual corrobora la resistencia de FHIA-23 a las sigatokas negra y amarilla (FHIA, 1996; Orjeda *et al.*, 1998) y la alta susceptibilidad del Gros Michel a ambas sigatokas (Corpoica, 2000; Aguirre-Gaviria & Castaño-Zapata, 2005).

## Conclusiones

Bajo condiciones de casa de malla, los híbridos presentaron un excelente comportamiento al ataque de las sigatokas negra y amarilla, siendo FHIA-20 altamente resistente y resistente a las sigatokas y FHIA-23 resistente; Dominico Hartón fue susceptible y Gros Michel altamente susceptible.

FHIA-20 y FHIA-23 presentaron mayores valores para el período de incubación de los hongos (*P. musae*, *P. fijiensis*, y *P. musae* + *P. fijiensis*), tiempo de evolución de los síntomas y tiempo de desarrollo de la Sigatoka negra, Sigatoka amarilla y la combinación de ambas, y menores valores en el número de lesiones producidas en la hoja; en comparación con Dominico Hartón y Gros Michel.

## Bibliografía

- Aguirre-Gaviria, M. C. (Q.E.P.D.) & J. Castaño-Zapata. 2005. Epidemiología de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet y *M. musicola* Leach, en siete genotipos de musáceas. *Fitopatología Colombiana* **29**(1): 7-11.
- Álvarez, J. 1997. Introducción, evaluación, multiplicación y diseminación de híbridos FHIA en Cuba. *InfoMusa* **6**(2): 10-14.
- Belalcázar, C.S.L., P. M. I. Arcila, M. L. A. Valencia, H. Reichel & V. J. Narvaez. 1996. Efecto del virus del Mosaico del pepino, CMV, sobre los parámetros de crecimiento, desarrollo y producción del clon de banano Gros Michel. *Tecnología del eje cafetero para la siembra y explotación rentable del cultivo del plátano*. Comité de Cafeteros del Quindío, Armenia. Pp: 88-94.
- Castaño-Zapata, J.; D. R. MacKenzie & R. R. Nelson. 1989. Components analysis of race non-specific resistance to blast disease of rice caused by *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology* **Z. 127**: 89-99.
- Chuang, T. Y. 1981. Chemical control of banana leaf spot caused by *Mycosphaerella fijiensis* var. *difformis*. *Plant Prot. Bull.* **23**: 87-94.
- Corpoica. 2000. Plan de investigación y transferencia para aumentar la sostenibilidad y competitividad del plátano en Colombia. <http://www.corpoica.org.co/html/planes/platano/texto/Platano.html>
- Craenen, K. 1998. Black Sigatoka disease of banana and plantain. A reference manual. Ibadan, Nigeria: International Institute of Tropical Agriculture. Pp. 9-34.
- Du Pont. 1983. Sigatoka negra y amarilla. Técnicas mejoradas para manejo e identificación. Coral Gables, Florida. 14p.
- Fundación Hondureña de Investigación Agrícola, FHIA. 1996. Programa de banano y plátano. La Lima, Cortés. Honduras, C.A. Pp. 1-8.
- Hoyos-Castaño, J. E & J. Castaño-Zapata. 2005. Estudio de algunos componentes de resistencia en cuatro materiales de plátano y banano a las sigatokas negra (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) y amarilla (*Mycosphaerella musicola* Leach). *Fitopatología Colombiana* **29**(1): 12-14.
- Jacome, L. & W. Schuh. 1993. Spore production and artificial inoculation techniques for *Mycosphaerella fijiensis* var. *difformis*. *Trop. Agric.* **70**(1): 33-38.
- Merchan, V. V. M. 1996. Prevención y manejo de la Sigatoka negra. Manizales. ICA. Pp 1-14.
- Merchan, V. V. M. 1998. Manejo de problemas fitosanitarios del cultivo del plátano en la zona cafetera central. *Memorias Seminario Internacional Sobre Producción de Plátano*, Armenia, Quindío. Pp. 177-191.
- Mobambo, K. N., M. Naku & Z. Nganga. 1993. La enfermedad de la Sigatoka negra del banano y plátano en Zaire. *InfoMusa* **2**(2): 14-15.
- Mobambo, K. N., C. Pasberg-Gauhl, F. Gauhl & K. Zuofa. 1994. Selección precoz de la resistencia a la enfermedad de la Sigatoka negra bajo condiciones de inoculación natural. *InfoMusa* **3**(2): 14-16.
- Molina-Tirado, O. I. & J. Castaño-Zapata. 2003. Análisis de algunos componentes de resistencia en los híbridos de banano y plátano FHIA-01, FHIA-17 y FHIA-21 a las Sigatokas negra (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) y amarilla (*M. musicola* Leach). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **27**(103): 181-190.
- Mourichon, X., D. Peter & M. F. Zapater. 1987. Inoculation expérimentale de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet sur de jeunes plantules de bananiers issues de culture *in vitro*. *Fruits* **42**(4): 195-198.
- Mourichon, X. & R. A. Fullerton. 1990. Geographical distribution of the two species *Mycosphaerella musicola* Leach (*Cercospora musae*) and *Mycosphaerella fijiensis* Morelet (*Cercospora fijiensis*), respectively agents of Sigatoka diseases in bananas and plantains. *Fruits* **45**(3): 213-218.
- Noupadja, P. & K. Tomekpe. 1999. Desempeño agronómico de seis cultivares de *Musa* mejorados del IITA en condiciones agroecológicas de Mbalmayo (Camarún). *InfoMusa* **8**(2): 13-15.
- Orjeda, G. 1998. Evaluación de la resistencia de los bananos a las enfermedades de Sigatoka y Marchitamiento por *Fusarium*. Roma, Italia. Instituto Interamericano de Recursos Fitogenéticos. (Guías Técnicas INIBAP 3). Pp. 1-61.
- Orjeda, G., J. Escalant & N. Moor. 1998. Programa internacional de evaluación de *Musa* (IMTP) fase II sinopsis del informe final y resumen de los resultados. *InfoMusa* **8**(1): 3-10.
- Pasberg-Gauhl, C. 1990. Development of black Sigatoka disease (*Mycosphaerella fijiensis*) on different banana and plantain clones propagated by rhizomes and shoot-tip-culture in Costa

Rica. Report of the first research coordination meeting on mutation breeding of bananas and plantain, FAO/IAEA, Vienna, Austria. Pp. 41-55.

**Pérez, V.** 1998. Control de la Sigatoka negra en Cuba: Un enfoque de manejo integrado de la enfermedad. *InfoMusa* 7(1): 26-30.

**Ploetz, R.** 1999. The most important disease of a most important fruit. [en línea]: APSnet feature, March 1 thru april 6, 1999. <<http://aps@scisoc.org>> [ Consulta: 3 de marzo de 2000].

**Romero, A. R. & T. B. Sutton.** 1997. Sensitivity of *Mycosphaerella fijiensis*, causal agent of black Sigatoka of banana, to propiconazole. *Phytopathology* 87: 96-100.

Recibido: mayo 13 de 2009.

Aceptado para su publicación: septiembre 1 de 2009.

## FE DE ERRATAS

Por error involuntario el artículo titulado “Comportamiento en el infinito de las soluciones de una clase abstracta de ecuaciones de evolución”, de los autores Gilberto Arenas Díaz, Henry Lamos Díaz y Elder Jesús Villamizar Roa, apareció publicado en la Revista No. 122, pp. 47-59 y nuevamente se publicó en la Revista No. 126, pp. 79-92.

El artículo titulado “Abundancia, Disposición Espacial e Historia Natural de *Hypsiboas Lanciformis* (Anura:Hylidae) al Suroeste de los Andes Venezolanos” de los autores William Tovar-Rodríguez, Andrés Chacón-Ortiz y Rosa de Jesús Durán, publicado en la Revista No. 127, pp.193-199, apareció dentro de la disciplina Botánica, cuando debió haber sido ubicado en la disciplina Ecología.

Pedimos disculpas a los autores.

# PRIMER REGISTRO DE *Nitzschia martiana* (AGARDH) VAN HEURCK (BACILLARIOPHYCEAE) VIVIENDO EN TUBOS EN LA COSTA CARIBE COLOMBIANA\*

Por

Luis Alfonso Vidal<sup>1</sup>, Carolina Noguera Segura<sup>2</sup>, Olga Camacho Hadad<sup>3</sup> & Daniel Bohórquez<sup>†</sup>

## Resumen

**Vidal L. A., C. Noguera Segura, O. Camacho Hadad & D. Bohórquez:** Primer registro de *Nitzschia martiana* (Agardh) Van Heurck (Bacillariophyceae) viviendo en tubos en la costa Caribe colombiana. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **33**(128): 331-337, 2009. ISSN 0370-3908.

*Nitzschia martiana* (Agardh) Van Heurck (Bacillariophyceae) se registra por primera vez viviendo en tubos sobre el sustrato rocoso para la región de Santa Marta en la costa Caribe colombiana. La colecta del material se realizó en la zona intermareal y franja del infralitoral. Se hicieron observaciones en laboratorio con un microscopio fotónico. Su presencia local y su distribución mundial muestran que la especie ha presentado una amplia distribución latitudinal entre los 52° N y los 32° S, posiblemente ha sufrido desplazamiento de algunas regiones como el sur de Inglaterra y el Mediterráneo. La especie prefiere aguas cálidas, es generalmente bentónica, formadora de tubos y colonial, se ubica principalmente en la zona intermareal, es más frecuente sobre un sustrato firme y duradero como la roca pero, también, se puede considerar de vida libre o ticolanctónica.

**Palabras clave:** diatomea marina, tubos mucilaginosos, *Nitzschia martiana*, Colombia, distribución mundial.

## Summary

*Nitzschia martiana* (Agardh) Van Heurck (Bacillariophyceae) is registered for the first time living in tubes on the rocky substratum for the region of Santa Marta in the Colombian Caribbean Coast. The collection of the material was conducted in the intertidal and infralittoral fringe zones.

\* Programa de Biología Marina de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta. Cra. 2 No. 11-68. Santa Marta, Colombia

1 Calle 8 No. 16-48 Bonda, Santa Marta, Colombia. Correos electrónicos: lavidalve@yahoo.com o rafaelvi01@gmail.com.

2 Carrera 18 No. 51-40, Bogotá, Colombia. Correo electrónico: carolinanogueras@yahoo.com.

3 Correo electrónico: olgacamacho76@yahoo.com.

Laboratory observations were made with a light microscope. Their local presence and global distribution show that the species has displayed a wide latitudinal distribution between 52° N and 32° S, but it has possible undergone displacement of some regions as southern England and The Mediterranean Sea. The species prefers warm waters, is generally benthic, forming tubes and colonials, and is located mainly in the intertidal zone. It is more prevalent on a strong and durable substratum as the rock but, also, can be considered free or picoplanktonic life.

**Key words:** Marine diatom, Mucilaginous tubes, *Nitzschia martiana*, Colombia, Global distribution.

## Introducción

Especies de diatomeas pennadas con rafe, pertenecientes a los géneros *Navicula*, *Berkeleya*, *Nitzschia*, *Parlibellus*, *Haslea*, *Amphora*, *Cymbella*, *Gyrosigma*, *Cylindrotheca* y *Frustulia*, de ambientes marino, estuarino o de agua dulce, tienen la propiedad de vivir dentro de tubos de textura mucilaginosa (Van Heurck, 1896; Cox, 1981; Lobban, 1983; Lobban, 1984, Carr y Hergenrader, 1987; Cox, 1988). Estos tubos son construidos, en su mayoría, por ellas mismas, en el ambiente marino, en la zona intermareal e infralitoral, adheridos al sustrato ya sea roca, arena, algas macroscópicas, raíces de mangle, pastos marinos, coral vivo o muerto, conchas de bivalvos, tubos de gusanos calcáreos o placas artificiales (Crosby y Wood, 1959; Hendey, 1970; Giffen, 1971; Cox, 1977, Cox, 1981; Navarro, 1982; Chastein y Stewart, 1985; Lobban, 1985; Lobban y Mann, 1987; Navarro, 1987; Navarro *et al.*, 1989; Soler *et al.* 2003). Los tubos pueden ser unirámeos o ramificados, manifiestan colores pardo-amarillento, marrón o castaño oscuro y sus colonias, a simple vista, tienden a confundir al observador con verdaderas macroalgas (Cox, 1981; Lobban, 1983; Navarro, 1987; este estudio). En *Nitzschia*, se conocen las siguientes especies que viven dentro de tubos: *N. martiana*, *N. angularis*, *N. frustulum*, *N. lanceolata*, *N. filiformis*, *N. tubicola*, *N. fontifuga*, *N. longissima*, *N. dissipata*, *N. pseudofonticola* y *N. peridistincta*. Las cinco primeras fabrican sus propios tubos (Lobban, 1983; Lobban y Mann, 1987), las restantes, viven como huéspedes dentro de los tubos de otras especies (Lobban, 1983; Lobban, 1985; Carr y Hergenrader, 1987). *Nitzschia filiformis* se ha encontrado también como huésped (Carr y Hergenrader, 1987). El objeto de este trabajo es dar a conocer la existencia de *N. martiana* en la región.

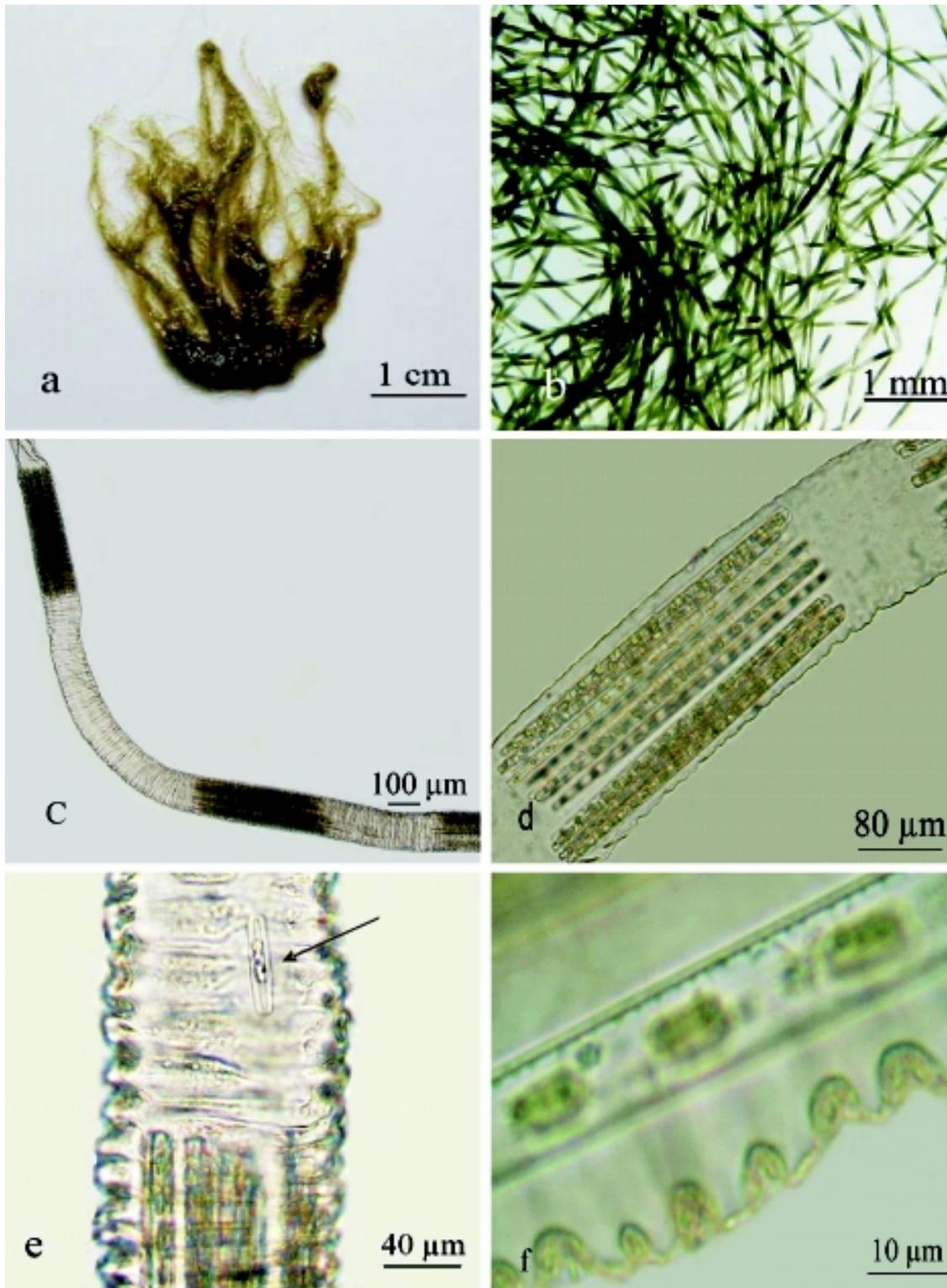
## Materiales y métodos

El material, conteniendo *Nitzschia martiana*, fue colectado en septiembre del 2006 y 2007 y en agosto del 2008 durante colectas de macroalgas en las zonas rocosas del

intermareal y la franja del infralitoral en la playa del aeropuerto (11°06'59' N y 74° 14'01' W) de la ciudad de Santa Marta, costa Caribe-colombiana. El clima de esta zona está caracterizado por dos épocas climáticas predominantes: una época seca, de diciembre a abril y una época de lluvias, de mayo a noviembre (Salzwedell y Müller, 1983). En el aeropuerto, durante la época seca, la temperatura promedio del agua superficial es 27.5°C y la salinidad 37.4‰ y, durante la época de lluvias, la temperatura promedio es 30.1°C y la salinidad 32.3‰ (Jaimes *et al.*, 2005). El material fue colectado de forma manual utilizando una espátula y se transportó al laboratorio en bolsas plásticas con suficiente volumen de agua de mar para evitar su desecación. En el laboratorio, se procedió a lavar el material, se depositó en una bandeja para una descripción macroscópica y se midió, luego se fijó con alcohol al 70% y se procedió finalmente a su observación microscópica a través de un microscopio Nikon Eclipse E200. Las fotografías fueron tomadas con una cámara digital Nikon Coolpix 3200.

## Resultados

Tubos mucilaginosos, fabricados por células de *Nitzschia martiana*, se encontraron formando penachos no ramificados (fig. 1a y 1b) de color marrón-dorado, en gran número, sobre sustrato rocoso, en la zona intermareal y la franja del infralitoral (hasta 3m de profundidad), semejando una población del alga parda *Ectocarpus*. Los penachos alcanzaron una altura de 2 a 10 (15) cm (fig. 1a). Al microscopio, se vió que las células se ubicaron a lo largo de los tubos, formando haces o paquetes de 10 a 50 células dispuestas en paralelo, dejando un espacio más o menos equidistante entre los haces (fig. 1c y 1d). Los tubos tenían un diámetro entre 88 y 180 µm, presentando sus paredes invaginaciones o rugosidades (fig. 1c y 1e) con una distancia de aproximadamente 10 µm entre ellas (fig. 1f). Las células presentaron valvas lineales con ápices redondeados a cuneiformes, quillas opuestas y ligeramente dispuestas diagonalmente y cloroplastos cocoides distribuidos uniformemente a lo largo de la célula (fig. 1d y 1f). Largo de la célula: 255-330 µm; ancho valvar: 5 µm; ancho



**Figura 1.** *Nitzschia martiana*. a) Penacho macroscópico. b) Tubos mucilaginosos no ramificados con células de *N. martiana*. c) Tubo con invaginaciones conteniendo haces o paquetes de células. d) Haz formado por varias células. e) Diatomea huésped (flecha) dentro de un tubo. f) Invaginaciones al exterior del tubo y parte de una célula con cloroplastos cocoides.

pervalvar: 8-10  $\mu\text{m}$ ; fibulas: 5/10  $\mu\text{m}$ ; la estriación fue inconspicua. Se encontró una diatomea pennada, pequeña (ca. 40  $\mu\text{m}$ ); localizada dentro de un tubo de *N. martiana* (fig. 1e). Dos registros (Tabla 1) ubican a ésta libre dentro de la columna de agua: Bahía Gaira, costa Caribe colombiana, 225  $\mu\text{m}$  LT valvar, 5  $\mu\text{m}$  A valvar, 4-6 fibulas / 10  $\mu\text{m}$  (datos sin publicar) y Ciénaga Grande de Santa Marta, costa caribe colombiana, 255  $\mu\text{m}$  LT valvar, 4,8  $\mu\text{m}$  A valvar, 7,5  $\mu\text{m}$  A pervalvar, ca. 5 fibulas / 10  $\mu\text{m}$ . (datos sin publicar).

*Nitzschia martiana* (Tabla 1) se conoce desde hace aproximadamente 180 años (Agardh, 1827, 1830; Lobban y Mann, 1987) y se ha encontrado entre los paralelos 52° N (Smith, 1856; Lobban y Mann, 1987) y 34° S (Giffen, 1971). La especie (Tabla 1), ha sido hallada en el Mar Caribe en Puerto Rico y Jamaica, en el Atlántico oeste en La Florida, en la costa pacífica este en Panamá y Costa Rica, en el Atlántico noreste al sur de Inglaterra, en el Mediterráneo en el Adriático y Mar de Liguria, en el extremo sur del cono africano, en el Índico en el Golfo Pérsico y en el Pacífico suroeste sobre la costa australiana (Peragallo y Peragallo, 1897-1908; Crosby y Wood, 1959; Hendey, 1970; Giffen, 1971; Navarro, 1982; Lobban y Mann, 1987; Basson y Mohamed, 1989; Navarro *et al.*, 1989; Soler *et al.*, 2003). La mayoría de los registros muestran que la especie vive dentro de tubos fijos al sustrato, solo un registro (Tabla 1) la ubica dentro de la columna de agua: Crosby y Wood (1959). Casi todos los lugares de hallazgo de *N. martiana*, viviendo en tubos, están ubicados en los tres primeros metros del intermareal (Giffen 1971; Lobban y Mann, 1987; Soler *et al.*, 2003). En Kuwait, placas como sustrato para estudio de incrustaciones fueron colocadas dos metros por debajo del nivel mínimo de marea (Hendey, 1970) y el único sitio donde se halló a mayor profundidad, 20-25 m, fue en Isla Caja de Muertos, en Puerto Rico (Navarro *et al.*, 1989).

## Discusión

Casi todos los registros de *Nitzschia martiana* son sobre el sustrato (Crosby y Wood, 1959; Hendey, 1970; Giffen, 1971; Navarro, 1982; Lobban y Mann, 1987; Navarro *et al.*, 1989; Basson y Mohamed, 1989; Soler *et al.*, 2003; este estudio), solo tres hacen referencia a su presencia dentro de la columna de agua: Crosby y Wood (1959), en Port Jackson, Australia; Bahía Gaira, en la costa caribe colombiana (datos sin publicar) y Ciénaga Grande de Santa Marta, en la costa caribe colombiana (datos sin publicar). Al respecto, la formación y fijación de tubos sobre placas artificiales (Crosby y Wood, 1959; Hendey, 1970), demuestran que la formación y fijación de tubos es normal y no el resultado de una condición extrema. *Parlibellus hamulifer* (Grun.) Cox, 1988, cre-

ciendo bajo condiciones de laboratorio, regeneró sus tubos (Navarro, 1987, como *Navicula hamulifera* Grunow). Así, *N. martiana* se debe considerar preferentemente de hábito bentónico pero, por otro lado, se podría considerar que, durante un tiempo, el estado libre forme parte activa del ciclo de vida en la dispersión de la especie. La especie ha sido hallada sobre una gran variedad de tipos de sustrato (Tabla 1): roca, raíces de mangle, placas artificiales, algas pardas *Padina* y *Dictyota*, alga roja *Hypnea*, coral vivo, coral muerto y arena. De manera particular, parece ser que la especie tiene alguna preferencia por la roca que le proporcionaría un sustrato firme y duradero. La preferencia por la roca se ha notado en otras especies que viven dentro de tubos (Cox, 1977; Cox, 1981; Chastain y Stewart, 1985; Navarro, 1987). *Berkeleya* sp., en un área cercana a la de este estudio, siempre ha sido hallada sobre roca (datos sin publicar) y *Parlibellus* sp. ha sido encontrada epífita de macroalgas en la zona objeto de este estudio (datos sin publicar). Con todo, algunos autores afirman que la vivencia de otras especies sobre macrófitas expuestas tiene qué ver más con la limitación de la luz que con un sustrato firme (Carr y Hergenrader, 1987).

Se desconoce la función de la adaptación de *Nitzschia martiana* a vivir en colonias dentro de tubos que ella misma fabrica y que se fijan al sustrato principalmente en la zona intermareal. Posiblemente esta adaptación disminuye las probabilidades de ser pastoreada por otros organismos, durante el tiempo de bajamar en que queda temporalmente expuesta, aumentando así su sobrevivencia en un cierto porcentaje diario, dependiendo de los ritmos de marea local. La seguridad no es total, también hay otros organismos que habitan en esta misma zona y que podrían pastorear sobre *N. martiana*, igual que lo hacen chitones sobre *Berkeleya hyalina* que también vive dentro de tubos (Chastain y Stewart, 1985). De otra parte, las invaginaciones que presenta el tubo lo harían más dúctil, propiedad que, posiblemente, las colonias utilizan para soportar la acción de las olas y de las corrientes. Con relación al hallazgo de la diatomea diferente dentro del tubo de *N. martiana* en este trabajo, sería el primer registro de este tipo para la especie.

La mayoría de los sitios donde se ha ubicado *Nitzschia martiana* (Tabla 1), están influenciados por corrientes de aguas cálidas. La Corriente Caribe y la Corriente Ecuatorial del Norte bañan el Caribe; esta última, trasformada en la Corriente de la Florida, barre las costas de la Florida; Panamá y Costa Rica están bañadas por las aguas tropicales del Pacífico; el cono surafricano por la corriente cálida de las Agujas (Giffen, 1971); las aguas en Bahrain (Golfo Pérsico), oscilaron entre 17,5 y 36,6°C (Basson y Mohamed,

**Tabla 1.** Distribución geográfica de *Nitzschia martiana* donde se muestra lugar de hallazgo, fecha, tipo de ambiente y tipo de sustrato. Información ordenada según distancia relativa con relación a este estudio.

Autor	Lugar	Fecha	Ubicación	En columna	Sobre sustrato	Tipo sustrato
<b>Este estudio</b>	<b>Santa Marta Caribe col.</b>	<b>sept 2006 sept 2007 27 ago 2008</b>	<b>11°07'N 74°14'W</b>		<b>X</b>	<b>roca, hasta 3m profundidad</b>
Datos sin publicar	Bahía Gaira Caribe col.	1 abr 1995	11°12'N 74°14'W	X		
Datos sin publicar	C.G.S.M. Caribe col.	5 may 1995	10°52'N 74°23'W	X		
Navarro <i>et al.</i> , 1989	I. Caja de Muertos Puerto Rico	1985-1986	7°54'N 66°33'W		X	<i>Padina</i> & <i>Dictyota</i> , roca y coral (20-25m)
Lobban & Mann, 1987	Jamaica costa norte	dic 1985	18°30'N 77°24'W		X	arena, entre pastos marinos (2m)
Navarro, 1982	Florida Costa este	jun-sep 1980 oct-jun 1981	27°30'N 80°18'W		X	raíces de mangle
Soler <i>et al.</i> , 2003	Panamá Pacífico	1990 1993-1994	ca.08°39'N ca.79°42'W		X	roca, pozas, raíces de mangle
En: Lobban & Mann, 1987	Costa Rica Pacífico	15 jun 1957 20 jul 1962	10°00'N ca.85°00'W		X	coral muerto (1-3m), zona con oleaje fuerte
En: Lobban & Mann, 1987	Inglaterra al suroeste	1856	ca.51°20'N ca.04°00'W	?	?	
En: Lobban & Mann, 1987	Canal Inglés	1856	ca.50°00'N ca.0° a 4°W	?	?	
En: Lobban & Mann, 1987	Nayland South Wales	1856	ca.52°00'N ca.01°30'E	?	?	
En: Lobban & Mann, 1987	Normandía Francia	1856	ca.49°30'N ca.01°00'W	?	?	
En: Lobban & Mann, 1987	Venecia Mediterráneo	1827-1830	45°27'N 12°21'E	?	?	
En: Lobban & Mann, 1987	Mar Adriático Mediterráneo	1862	ca.41° a 45°N ca. 13° a 18°E	?	?	
Peragallo & Peragallo, 1897-1908	Niza Mediterráneo	?	43°42'N 07°15'E	?	?	
Giffen, 1971	False Bay, Cape Province, Sur África	1945	ca.34°15'S ca. 18°30'E		X	<i>Dictyota</i> , en piscinas de marea
Hendey, 1970 G. Pérsico	Kuwait	feb-may 1951	29°30'N 48°00'E		X	placas de bakelita (2m)
Basson & Mohamed, 1989	Bahrain G. Pérsico	-	26°00'N 50°30'E		X	sedimento, aguas turbias
Crosby & Wood, 1959	Port Jakson Australia	-	ca.33°50'S ca.151°14'E	X	X	placas artificiales

Nota: Algunas fechas solo indican el año de muestreo.

C.G.S.M.: Ciénaga grande de Santa Marta.

ca.: ubicación aproximada según los autores de este artículo.

?: información incompleta según los autores de este artículo.

-: ausencia de información por parte del autor del artículo original.

1989) y la costa oriental australiana está bañada por la Corriente Este Australiana. Así que, esta especie, a pesar de su amplia distribución latitudinal, se desarrolla bajo la influencia de aguas cálidas. Por las profundidades a que se ha hallado, 1-3 m, pozas y piscinas de marea en el intermareal (**Giffen**, 1971; **Lobban y Mann**, 1987; **Soler et al.**, 2003), se deduce que la especie habita principalmente en la zona intermareal, con alguna proyección a la zona del infralitoral (**Navarro et al.**, 1989; este estudio).

Con relación a los primeros registros de *Nitzschia martiana* (Tabla 1), llama la atención que, a partir de mediados del siglo XIX para el sur de Inglaterra (**Smith**, 1856; **Lobban y Mann**, 1987) y finales del mismo siglo para el Mediterráneo (**Peragallo y Peragallo**, 1897-1908), la especie no se volvió a encontrar, a pesar de estudios posteriores llevados a cabo en estas regiones (**Pavillard**, 1925; **Lebour**, 1930; **Trégouboff y Rosé**, 1957; **Léger**, 1963 a, b; **Hendey**, 1964, 1974; **Rampi y Bernhard**, 1978; **Sims**, 1996). La mayoría de estos trabajos tratan del fitoplancton pelágico y se podría alegar que, como la especie se halla sobre diferentes tipos de sustrato, no debe aparecer registrada. De todas formas, sus registros dentro de la columna de agua, según este estudio, demuestran lo contrario. La especie tampoco es registrada en algunos trabajos llevados a cabo al sur de Inglaterra sobre diatomeas viviendo en tubos (**Cox**, 1977; **Cox**, 1981); dicha observación ya había sido mencionada para el sur de Inglaterra (**Lobban y Mann**, 1987). Es como si la especie hubiese sido desplazada de ambas regiones. No se conoce la razón de este desplazamiento, quizás, polución ambiental industrial o urbana tengan qué ver con dicho comportamiento. Al respecto, **Cox** (1977), hace notar que la invasión de las piscinas de marea por cieno, excluye especies de diatomeas que viven dentro de tubos o, al menos, disminuye sus poblaciones.

La revisión hecha en este trabajo deja ver que se desconocen aspectos importantes en el ciclo de vida de *Nitzschia martiana*: fabricación de tubos, selección de tipo de sustrato, reproducción y papel del estado de vida libre dentro de la columna de agua. Al menos una cosa es clara, todos estos aspectos deben estar relacionados. La razón de su desplazamiento de regiones tan extensas como los mares al sur de Inglaterra y el Mediterráneo merece especial atención.

#### Agradecimientos

Los autores del artículo expresan sus agradecimientos al Programa de Biología Marina de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, seccional Santa Marta, que facilitó su laboratorio y equipos para la revisión del material, a Andrés

Vidal y Guerly Ávila que nos colaboraron en la búsqueda de bibliografía, a Amparo Ospina por su colaboración en la descripción de la especie, así como a David Montoya, Juan Sebastián Osorio y Edwin Farfán por la toma de fotografías. Finalmente, esta publicación está dedicada a la memoria de Daniel Bohórquez<sup>†</sup>, estudiante de Biología Marina (Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia), fallecido en febrero del 2007, que hizo parte de este equipo en las salidas de campo y en la revisión del material en el laboratorio.

#### Referencias

- Basson, WP, Mohamed, AS.** 1989. The tube-dwelling diatom *Nitzschia martiana* (C. A. Agardh) Van Heurck as recorder from Bahrain (Arabian Gulf). *Bot. Mar.* **32**: 253-257.
- Carr, JM, Hergenrader, GL.** 1987. Occurrence of three *Nitzschia* (Bacillariophyceae) taxa within colonies of tube-forming diatoms. *J. Phycol.* **23**: 62-70.
- Chastein, RA, Stewart, JG.** 1985. Studies on *Berkeleleya hyalina* (Round y Brooks) Cox, a marine tube-forming diatom. *Phycol.* **24**: 83-92.
- Cox, EJ.** 1977. The tube-dwelling diatom flora at two sites in the Severn Estuary. *Bot. Mar.* **20**: 111-119.
- . 1981. Mucilage tube morphology of three tube dwelling diatoms and its diagnostic value. *J. Phycol.* **17**: 72-80.
- . 1988. Taxonomic studies on the diatom genus *Navicula* V. The establishment of *Parlibellus* gen. nov. for some members of *Navicula* Sect. Microstigmatae. *Diatom Research*, vol. **3** (1): 9-38.
- Crosby, LH & Wood, E.J.F.** 1959. Studies on Australian and New Zealand Diatoms. 2- Normally epontic and benthic genera. *Trans. Roy. Soc. N. Z.* **86**: 1-58.
- Giffen, MH.** 1971. Marine littoral diatoms from the Gordon's Bay, region of False Bay, Cape Province, South Africa. *Bot. Mar.* **14**: 1-16.
- Hendey, NI.** 1964. Bacillariophyceae (Diatoms). In: An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. *Fishery Invest*, Ser. IV, London, 317 pp.
- . 1970. Some littoral diatoms of Kuwait. (Friedrich-Hustedt Gedenkband), herausgegeben von J. Gerloff & B. J. Cholnoky. *Nova Hedwigia*, pp. 107-167.
- . 1974. Some benthic diatoms from the coast of Cornwall in the neighbourhood of Portleven. In: Simonsen R. (Ed.). 1973. Second symposium on recent and fossil marine diatoms. *Beiheft 45 zur Nova Hedwigia*, pp. 291-327.
- Jaimes J, Pinzón Y. & Trujillo, C.** 2005. Explorando alternativas de pesca responsable con la langosta espinosa en Santa Marta. Fundación SILA KANGAMA: Santa Marta, Colombia. 80pp.
- Lebour, MV.** 1930. The planktonic diatoms of Northern Seas. *Roy Society Publ.*, **116**: 1-244.
- Léger, G.** 1973a. Diatomées et dinoflagellés de la mer Ligure. Systematique et distribution en juillet 1963. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **71** (1425): 36 pp.

- \_\_\_\_\_. 1973b. Diatomées et dinoflagellés de la côte est de Corse. Systématique et distribution en Juillet 1964. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, **71** (1426): 31 pp.
- Lobban, CS.** 1983. Colony and frustule morphology of three tube-dwelling diatoms from eastern Canada. J. Phycol. **19**: 281-289.
- \_\_\_\_\_. 1984. Marine tube-dwelling diatoms of eastern Canada: descriptions, checklist, and illustrated key. Can. J. Bot. **62**: 778-794.
- \_\_\_\_\_. 1985. Marine tube-dwelling diatoms of the Pacific coast of North America. I. *Berkeleya*, *Haslea*, *Nitzschia*, and *Navicula* sect. *Microstigmatica*. Can. J. Bot. **63**: 1779-1784.
- \_\_\_\_\_ & **Mann, DG.** 1987. The systematics of the tube-dwelling diatom *Nitzschia martiana* and *Nitzschia* section *Spathulatae*. Can. J. Bot. **65**: 2396-2402.
- Navarro, JN.** 1982. Marine diatoms associated with mangrove prop roots in the Indian River, Florida, U.S.A. Bibliotheca Phycologica, J. Cramer **61**: 151 pp.
- \_\_\_\_\_. 1987. Observations of a tube-dwelling diatom: *Navicula hamulifera* (Bacillariophyceae). J. Phycol. **23**: 164-170.
- \_\_\_\_\_, **Pérez, C., Arce, N. & Arroyo, B.** 1989. Benthic marine diatoms of Caja de Muertos Island, Puerto Rico. Nova Hedwigia, **49**: 333-367.
- Pavillard, J.** 1925. Bacillariales. Report of the Danish Oceanographical Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent Seas. Biology, Vol. II. 72 pp.
- Peragallo, H. & Peragallo, M.** 1897-1908. Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. Grez-sur-Loing, 491 pp.
- Rampi, L., Bernhard, M.** 1978. Chiave per la determinazione delle diatomee pelagiche Mediterranee. Comitato Nazionale Energia Nucleare, RT/B **10** (78): 1, 71.
- Salzwedel, H. & Müller, K.** 1983. A summary of meteorological and hydrological data from the Bay of Santa Marta, Colombian Caribbean. An. Inst. Invest. Mar.-Punta de Betún, **13**: 67-83.
- Sims, PA.** 1996. An Atlas of British Diatoms. Arranged by B. Hartley, based on illustrations by H. G. Barber and J. R. Carter. Bristol: Biopress Ltd., 601 pp.
- Soler, A., Pérez MI & Aguilar, E.** 2003. Diatomeas de las costas del Pacífico en Panamá. Estudio Florístico. Univ. de Panamá. 384 pp.
- Trégouboff, G., Rose, M.** 1957. Manuel de Planctologie Méditerranéenne. C.N.R.S. Paris: 587 pp.
- Van Heurck, H.** 1896. A treatise on the Diatomaceae. Transl. W. E. Baxter, London. 558 pp.

Recibido: junio 11 de 2009.

Aceptado para su publicación: septiembre 24 de 2009.

# ESCALA DE INFORMACIÓN, ESCALA DE FLUCTUACIÓN Y ENTROPÍA DE LAS LLUVIAS EN EL VALLE DE ABURRÁ, COLOMBIA

Por

Germán Poveda

## Resumen

**Poveda, G.:** Escala de información, escala de fluctuación y entropía de las lluvias en el valle de Aburrá, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **33** (128): 339-356, 2009. ISSN 0370-3908.

Presentamos dos parámetros estadísticos nuevos para el estudio de series de tiempo de variables geofísicas, que denominamos *escala de información*,  $\psi$ , y *escala de información normalizada*,  $\psi^*$ , útiles para cuantificar la dependencia global (no lineal) y la memoria de los procesos geofísicos en el tiempo. Estos nuevos parámetros constituyen una generalización de la escala de fluctuación,  $\theta$ , que cuantifica la dependencia lineal y la persistencia en procesos de memoria corta. Definimos la *escala de información* como la integral de la función de auto-información, análoga a la escala de fluctuación que se define como la integral de la función de autocorrelación. Estimamos las funciones de auto-información y de autocorrelación usando registros de lluvias en estaciones localizadas en el Valle de Aburrá sobre la cordillera central de los Andes de Colombia, con una resolución temporal de 15 min. durante el período 1998-2006. Estimamos tanto la *escala de información* como la escala de fluctuación, y estudiamos cómo se comporta la entropía de las series de lluvia cuando la lluvia se agrega intervalos de tiempo crecientes  $T=15$  y 30 min., así como 1, 3, 6, 12, y 24 horas. Los resultados indican que la entropía y las escalas de información son levemente dependientes del número de intervalos de clase requeridos para estimar la función de distribución de probabilidades del proceso estocástico. Encontramos que las funciones de autocorrelación y de auto-información exhiben un patrón de decaimiento muy rápido (exponencial), lo cual implica convergencia de la escala de fluctuación a en el rango  $\theta \in (58 \text{ min.} - 93 \text{ min.})$ , y de la *escala de información*

$\psi \in (5 \text{ min} - \text{bits a } 16 \text{ min} - \text{bits})$ , mientras que la *escala de información normalizada* exhibe valores en el rango  $\psi^* \in (39 \text{ min.} - 56 \text{ min.})$ . Además, la relación entre las escalas de fluctuación y de información exhibe valores  $\phi = \theta/\psi^* \in (1,41 - 1,79)$ . Finalmente, encontramos que la entropía crece como una función potencial casi perfecta del intervalo de agregación temporal, tal que  $S \sim T^\beta$ , con  $\beta \in (0,533 - 0,758)$ . Este resultado debería explicarse en términos de la ganancia de información sobre la lluvia a medida que transcurre el tiempo, pero que también debería poder ser explicado como consecuencia de la segunda ley de la termodinámica en la lluvia tropical de montaña.

**Palabras clave:** Procesos no lineales, Entropía, Precipitación, Andes tropicales, Colombia.

### Abstract

The scale of information,  $\psi$ , and its normalized version,  $\psi^*$ , are introduced herein as two brand new statistical parameters to quantify the global and nonlinear dependence in time series of geophysical records. They constitute natural extensions of the scale of fluctuation,  $\theta$ , which quantifies linear correlations and short time persistence. Just as the scale of fluctuation is defined as the integral of the auto-correlation function, the scale of information is defined by the integral of the auto-information function. The auto-information and auto-correlation functions are estimated using 15 min.-resolution rainfall data at 18 raingauges located inside inter-Andean Aburrá Valley in the Central Andes of Colombia, for the period 1998-2006. Both the scale of information and the scale of fluctuation are quantified along with the entropy of rainfall for increasing time aggregation intervals,  $T=15$  and 30 minutes, 1, 3, 6, 12, and 24 hours. Results indicate that entropy and the scales of information are slightly dependant on the number of class intervals required to define the probability distribution function. Exponentially decaying auto-correlation and auto-information functions were found, thus implying finite scale of fluctuation  $\theta \in (58 \text{ min.} - 93 \text{ min.})$ , and of the scale of information  $\psi \in (5 \text{ min} - \text{bits a } 16 \text{ min} - \text{bits})$ , whereas the normalized scale of information  $\psi^* \in (39 \text{ min.} - 56 \text{ min.})$ . The relation between the scales of fluctuation and information was found to be  $\phi = \theta/\psi^* \in (1,41 - 1,79)$ . Besides, clear-cut direct power laws were found relating entropy with time aggregation interval, such that  $S \sim T^\beta$ , with  $\beta \in (0,533 - 0,758)$ . This result needs to be explained as a result of the gaining of information on rainfall as time goes by, but also as a consequence of the second law of thermodynamics in tropical mountain rainfall.

**Key words:** Nonlinear Processes, Entropy, Precipitation, Tropical Andes, Colombia.

## 1. Introducción

**1.1. La lluvia en los Andes de Colombia.** Uno de los mayores retos de las geociencias actuales es el entendimiento, diagnóstico y pronóstico de la lluvia sobre regiones tropicales de montaña. Un caso paradigmático es el de la lluvia en los Andes de Colombia, debido a su alta variabilidad espacio-temporal causada por: (i) altos gradientes topográficos en las tres cordilleras de los Andes que cruzan a Colombia de suroeste a noreste, (ii) la influencia climática de las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco, (iii) la influencia de los patrones de circulación atmosféricos sobre el mar Caribe y los océanos Pacífico y Atlántico circundantes, y (iv) las fuertes interacciones de los procesos hidrológicos que suceden en la interfaz suelo-atmósfera (Poveda et al., 2006).

El reciente trabajo de Alvarez et al. (2009) presenta nuevos campos de precipitación promedia multianual

para Colombia, incluyendo los océanos y países circunvecinos.

Tales mapas han sido construidos usando información de más de 1200 estaciones de registro de lluvia en tierra, mediante la implementación de métodos de interpolación geoestadísticos (Kriging y sus variantes), y apoyándose en información de lluvias de la Misión de Medición de la Lluvia Tropical (TRMM) (Kummerow et al., 1998), para una mejor estimación de los mapas de lluvia sobre el país, con énfasis en una mejor estimación de la lluvia sobre los Andes.

En escalas de tiempo intra-anales, la migración meridional de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), ejerce un fuerte control del ciclo anual de la hidro-climatología de Colombia (Snow, 1976; Mejia et al., 1999; León et al., 2001; Poveda, 2004; Poveda et al., 2007; Killeen et al., 2007). Pero no sólo la ZCIT

condiciona el ciclo anual de las lluvias sobre Colombia, ya que otros patrones de la circulación atmosférica interactúan con la ZCIT, entre los que se destacan una corriente en chorro superficial sobre el Mar Caribe (**Poveda & Mesa, 1999; Magaña et al., 1999**), otra sobre las regiones de la Orinoquia y la Amazonia (**Montoya et al., 2001**), además de la corriente superficial de vientos del Chorro del Chocó que sopla desde el Océano Pacífico hacia el interior de Colombia (**Poveda & Mesa, 1999, 2000**). El Chorro del Chocó a su vez está estrechamente ligado con la dinámica de sistemas convectivos de mesoescala que se desarrollan sobre la Costa Pacífica, los cuales exhiben un claro ciclo diurno (**Velasco & Frisch, 1987; Poveda & Mesa, 2000; Mapes et al., 2003a; Houze, 2004; Mejia & Poveda, 2005**).

La variabilidad interanual de la lluvia está fundamentalmente controlada por los efectos de las dos fases (El Niño y La Niña) del sistema El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) (**Hastenrath, 1976; Aceituno, 1988; Lau & Sheu, 1988; Kiladis and Diaz, 1989; Aceituno, 1989; Hastenrath, 1990; Montealegre et al., 1990; Poveda & Mesa, 1993; Poveda, 1994; Mesa et al., 1994; Poveda & Mesa, 1996, 1997; Montealegre & Pabón, 2000; Poveda et al., 2001; Gutiérrez & Dracup, 2001; Waylen & Poveda, 2002; Poveda et al., 2006; Tootle et al., 2008**).

Los efectos del evento El Niño están asociados, en general, con una disminución de la precipitación, y un aumento durante La Niña, dado que las anomalías en las temperaturas de la superficie del océano Pacífico colombiano controlan la intensidad de los vientos y de la advección de humedad a cargo del Chorro del Chocó, reduciéndolos durante El Niño, e intensificándolos durante La Niña, en conjunción con las teleconexiones atmosféricas y con los efectos de retroalimentación entre los procesos hidro-climáticos de la interfaz tierra-atmósfera (**Poveda & Mesa, 1997; Poveda et al., 2001; Poveda, 2004; Poveda et al., 2006**).

En escalas de tiempo intra-estacionales (menores que 4 meses), la oscilación intra-estacional de 40-50 días, también conocida como Oscilación de Madden-Julian, ejerce un importante control sobre la hidroclimatología de Colombia. El trabajo de **Poveda et al. (2005)** demostró que las lluvias sobre los Andes se intensifican durante la fase oeste de la oscilación de Madden-Julian, y disminuyen durante la fase este. El trabajo más completo conocido por el autor en relación con la oscilación intra-estacional y su influencia sobre la hidroclimatología de Colombia es el de **Arias (2005)**, el cual

no ha sido publicado. A escalas de tiempo mucho más cortas, las ondas tropicales del este (OTE) influyen sobre los regímenes de precipitación de diferentes regiones de Colombia (**Martínez, 1993; León et al., 2001; Poveda et al., 2005**). Las OTE son ondas viajeras en la ZCIT con periodicidad entre 4-8 días, que ocurren durante la temporada verano-otoño del hemisferio Norte, sobre el Atlántico Norte, con origen en África occidental.

El rol que ejerce la topografía es fundamental en la génesis y en la dinámica de los patrones del tiempo atmosférico sobre los Andes. Este rol se hace manifiesto en la existencia del llamado *Óptimo Pluviométrico* sobre los valles interandinos (**Oster, 1979; Mesa et al., 1997; Alvarez et al., 2009**). La convección profunda que se desarrolla sobre los altos gradientes topográficos de los Andes induce la formación de tormentas altamente intermitentes en espacio y tiempo, con una estructura altamente fractal (**Gómez & Poveda, 2008**), y de extrema intensidad. Es así que la distribución de la lluvia en las escalas espacio-temporales más pequeñas exhibe una alta variabilidad reflejada en máximos de pluviosidad a distintas horas del día, aún entre sitios muy cercanos (**Poveda et al., 2005**). El trabajo de **Poveda et al. (2009)** demuestra que las lluvias en el Valle de Aburrá exhiben un claro ciclo diurno cuya fase cambia con la época del año, con aguaceros generalmente durante las horas de la tarde (15:00-17:00) en el período Septiembre-Marzo, y con lluvias de madrugada (01:00-04:00) en el período Mayo-Agosto.

El trabajo de **Hurtado & Poveda (2009)** estudia las estructuras de dependencia lineal y no lineal de las lluvias sobre el Valle de Aburrá, mediante análisis de correlaciones ( $\rho$ ) espacio-temporales, y mediante la estimación de la información mutua espacio-temporal, **IM**, entre estaciones de registro de lluvia a una resolución temporal de 15 minutos. En ese estudio de la dependencia espacial de la lluvia se desarrollaron análisis para valores crecientes de: (i) el intervalo de agregación temporal,  $T=15$  min. a  $T=24$  horas; y (ii) el rezago temporal,  $\tau=15$  min. hasta  $\tau=120$  min. Los resultados para (i) indican que tanto **IM** como  $\rho$  decaen como una función potencial del espacio y el intervalo de agregación, es decir  $I(\lambda, T)=A(T)\lambda^{-\alpha(T)}$ , pero además con  $A(T)=aT^\mu$ , y  $\alpha(T)=bT^{-\omega}$ . Con respecto a (ii), el trabajo de **Hurtado & Poveda (2009)** encuentra que las funciones exponenciales se ajustan mejor para representar el decaimiento espacial tanto de **IM** como de  $\rho$ , de tal forma que  $I(\lambda, \tau)=F(\tau)\exp[-\phi(\tau)\lambda]$ , con  $F(\tau)=\exp[-d\tau]$ , y

$\phi(\tau)=j-k\tau$ . Los mapas de **IM** y  $\rho$  sugieren que la información mutua es un estadístico mucho más potente que la correlación lineal para capturar los rasgos de alta singularidad espacio-temporal de la lluvia tropical de montaña.

### 1.2. La enorme amenaza de la deforestación.

A pesar de los avances reportados en el entendimiento de la dinámica espacio-temporal de la lluvia en Colombia, existen muchos vacíos, en particular en las escalas espacio-temporales menores. Es necesario entender los mecanismos físicos que gobiernan la (termo-)dinámica de la lluvia sobre los Andes de Colombia. Este reto es aún más urgente ante la evidencia que indica que los Andes tropicales son el sitio del planeta donde se está destruyendo más rápidamente la biodiversidad por causa de la deforestación (Myers et al., 2000). Tal hecho constituye una amenaza real para el desarrollo (sostenible) del país. Colombia todavía pudiera ser una potencia ambiental mundial en biodiversidad, en términos de los enormes beneficios económicos derivados de la explotación sostenible de los productos del bosque tropical y de los servicios ambientales que proveen sus ecosistemas, pero tales metas están seriamente amenazadas por la deforestación de los Andes tropicales.

En este trabajo se avanza en el estudio de las propiedades estadísticas de las lluvias del Valle de Aburrá, usando para ello herramientas de la teoría de la información como la entropía, la escala de fluctuación, y la información mutua. Además, proponemos dos estadísticos nuevos en la literatura, que denominamos *escala de información*, y *escala de información normalizada*, y los cuantificamos para la región de estudio. Adicionalmente, nos interesa estudiar cómo varía la entropía de las lluvias en función del intervalo de agregación temporal. Para ello, este trabajo está distribuido de la siguiente manera: en la sección 2 se presentan los métodos de análisis, en la sección 3 se describe la información usada; los resultados obtenidos y sus análisis se presentan en la sección 4, y las conclusiones se consignan en la sección 5.

## 2. Métodos

**2.1. Correlación e información mutua.** La dependencia lineal entre dos series de tiempo se puede cuantificar mediante el coeficiente de correlación cruzada de rezago  $\tau$ . Sean  $X_t^{(i)}$  y  $X_t^{(j)}$  dos series de tiempo registradas sitios  $i$ , y  $j$ , entonces el coeficiente de correlación cruzada de rezago  $\tau$ , denotado por  $\rho_{ij}(\tau)$  se

estima mediante (Salas et al., 1980),

$$\rho_{ij}(\tau) = \frac{\sum_{t=1}^{n-\tau} (X_t^i - \mu_t^i)(X_{t+\tau}^j - \mu_{t+\tau}^j)}{\left[ \sum_{t=1}^{n-\tau} (X_t^i - \mu_t^i)^2 \sum_{t=1}^{n-\tau} (X_{t+\tau}^j - \mu_{t+\tau}^j)^2 \right]^{1/2}}, \quad (1)$$

para valores de  $\tau=0, 1, 2, \dots$ . Cuando  $i=j$ , la ecuación (1) denota la función de autocorrelación temporal (FAC) de la serie.

La *información mutua (IM)* es un parámetro estadístico que cuantifica la dependencia global entre dos variables aleatorias,  $X$  e  $Y$ . La **IM** es una medida de dependencia no lineal que cuantifica la reducción en la incertidumbre en  $X$  cuando se conoce el valor de  $Y$ , y viceversa (Simon & Verleysen, 2007). La definición de la **IM** se basa en el concepto de *Entropía de Shannon*, la medida estadística que cuantifica el grado incertidumbre y desorden de una variable aleatoria con base en su función de distribución de probabilidades, la cual se estima como (Shanon, 1948),

$$S(p) = - \sum_{i=1}^k p_i \log(p_i), \quad (2)$$

en donde  $p_1, p_2, \dots, p_k$  representa la función de densidad de probabilidades, que satisface  $\sum_{i=1}^k p_i = 1$ , y  $p_i \geq 0, \forall i$ , para una variable aleatoria. La expresión (2) es válida para cualquier base logarítmica, la que a su vez define las unidades de entropía, siendo el “bit” la unidad asociada con la base 2. Por ejemplo, la entropía del proceso de tirar una moneda al azar es 1 bit (Cover & Thomas, 1991). De otra parte, en forma análoga a la correlación, es posible definir la **IM** entre dos variables aleatorias en función de un tiempo de rezago  $\tau$ , como

$$I_{ij}(\tau) = \sum_{ij} p_{ij}^{\tau} \log \left( \frac{p_{ij}^{\tau}}{p_i \cdot p_j} \right), \quad (3)$$

en donde,

$$p_{ij}^{\tau} = P(X_t = x_i, Y_{t+\tau} = y_j), \quad p_j = \sum_i p_{ij} \quad y$$

$$p_i = \sum_j p_{ij}. \quad (4)$$

Cuando  $i=j$ , la ecuación (3) define la función de autoinformación (FAI) de la serie (Chapeau-Blondeau, 2007; Hurtado & Poveda, 2009).

A diferencia del coeficiente de correlación, el cual puede ser nulo para variables enteramente dependientes, como en el caso de una serie generada con el mapa

logístico en régimen caótico,  $x_{n+1}=4x_n(1-x_n)$  ((**Peitgen et al.**, 1992), cap. 11, pág. 585), la **IM** es siempre mayor o igual que cero, y toma el valor nulo sí, y solo sí, las variables son estadísticamente independientes (**Herzel & Große**, 1995; **Gray**, 2007). Se trata de una propiedad muy fuerte que contrasta radicalmente con la débil propiedad de la correlación (**Brillinger**, 2002).

Además, la **IM** tiene la posibilidad de capturar grados mixtos de asociación. Por ejemplo, en el caso de dos variables  $X$  e  $Y$  que exhiban una asociación lineal cuya pendiente toma valores positivos y negativos, ó en casos donde la asociación es no lineal con diferentes tipos de relaciones funcionales. Por ejemplo, para un par de variables  $X$  e  $Y$  de 60.000 datos cada una, que exhiben correlación positiva perfecta,  $\rho_{xy} = 1,0$  y  $I_{xy} = 4,17$ , mientras que para el caso en que la asociación es lineal con una pendiente  $\beta$  la mitad del tiempo, y con pendiente  $-\beta$  la otra mitad del tiempo, se obtiene  $\rho_{xy} = 0$  y  $I_{xy} = 3,17$ . La correlación lineal es nula aunque haya una fuerte asociación de forma relativamente simple, mientras que la **IM** sí captura tal tipo de asociación. Además, la **IM** también es sensible a dependencias que no se manifiestan en la estructura de covarianza del proceso (**Krashov et al.**, 2007), independientemente de la distribución de probabilidades ó modelo de dependencia específico que se asuma a priori (**Dionisio et al.**, 2004; **Li**, 1990).

Tanto la correlación como la información mutua tienen propiedades teóricas complementarias, y por tanto son simultáneamente útiles para investigar procesos y señales aleatorias complejas. El concepto de **IM** tiene multiples aplicaciones en física y geociencias (**Porporato & Ridolfi**, 2003), pero casi no ha sido usado como una medida de dependencia global, con contadas excepciones (**Harrold et al.**, 2001; **Molini et al.**, 2006; **Hurtado & Poveda**, 2009).

**2.2. Escala de fluctuación.** La escala de fluctuación es un parámetro estadístico que fue propuesto por G. I. Taylor para estimar el intervalo de tiempo óptimo de muestreo de flujos en régimen turbulento. La escala de fluctuación se define como, (**Taylor**, 1921)

$$\theta = \int_{-\infty}^{\infty} \rho(\tau) d\tau, \quad (5)$$

y ha sido estudiada para flujos turbulentos en la atmósfera y en laboratorio (**Bacon et al.**, 1970; **Comte-Bellot & Corrsin**, 1971; **Menevau & Sreenivasan**, 1991; **Sullivan**, 1971; **Shukla**

& **Gutzer**, 1983; **Lenschow & Stankov**, 1986; **Quintarelli**, 1993). El texto de **Vanmarcke** (1983) es referencia fundamental sobre la escala de fluctuación. Para el caso de procesos discretos, la escala de fluctuación se estima como,

$$\theta = 1 + 2 \sum_{\tau=1}^k \rho_{\tau}. \quad (6)$$

En forma equivalente, es posible estimar  $\theta$  mediante la función de varianza (**Vanmarcke** (1983), pág. 188),

$$\theta = \lim_{T \rightarrow \infty} T\Gamma(T), \quad (7)$$

en donde  $\Gamma(T)$  representa la varianza del proceso original promediado en un intervalo de tiempo  $T$ . Otra manera alternativa de estimar  $\theta$  es mediante la función de densidad espectral normalizada (de área unitaria), evaluada alrededor de la frecuencia cero,  $g(0)$ , es decir (**Vanmarcke**, 1983; **Mesa & Poveda**, 1993; **Katul et al.**, 2007),

$$\theta = \pi g(0). \quad (8)$$

**2.3. Escala de fluctuación en procesos de memoria corta.** Con el propósito de ilustrar el concepto, es sabido que para un proceso estocástico autorregresivo de primer orden, ó AR(1), con coeficiente de autocorrelación serial de rezago uno,  $\rho_1$ , definido como,

$$X_t = \phi_1 X_{t-1} + \varepsilon_t, \quad (9)$$

su escala de fluctuación se estima como (**Siddiqui**, 1976; **Poveda**, 1987),

$$\theta = \frac{1 + \phi_1}{1 - \phi_1} = \frac{1 + \rho_1}{1 - \rho_1}, \quad (10)$$

Para un proceso estocástico autorregresivo de segundo orden, ó AR(2), con coeficientes de autocorrelación serial de rezagos uno y dos,  $\rho_1$  y  $\rho_2$ , respectivamente, y definido como,

$$X_t = \phi_1 X_{t-1} + \phi_2 X_{t-2} + \varepsilon_t, \quad (11)$$

su escala de fluctuación se estima como (**Troutman**, 1978),

$$\theta = \left( \frac{1 + \rho_1}{1 - \rho_1} \right) \left( \frac{1 + \rho_2 - 2\rho_1}{1 - \rho_2} \right). \quad (12)$$

Para un proceso estocástico autorregresivo de tercer orden, ó AR(3), con coeficientes de autocorrelación serial de rezagos uno, dos, y tres,  $\rho_1$ ,  $\rho_2$ , y  $\rho_3$ , respectivamente, y definido como,

$$X_t = \phi_1 X_{t-1} + \phi_2 X_{t-2} + \phi_3 X_{t-3} + \varepsilon_t, \quad (13)$$

la escala de fluctuación es (Poveda, 1987),

$$\theta = \left( \frac{1 + \rho_2 - 2\rho_1}{1 - \rho_2} \right) \frac{(1 + \rho_1)(1 + \rho_3) - (\rho_1 + \rho_2)^2}{(1 - \rho_1)(1 - \rho_3) - (\rho_1 - \rho_2)^2}. \tag{14}$$

Igualmente, para un proceso autorregresivo de orden  $p$  y promedio móvil de orden  $q$ , ó ARMA( $p, q$ ), que se define como,

$$X_t = \sum_{i=1}^p \phi_i X_{t-i} + \varepsilon_t - \sum_{j=1}^q \alpha_j \varepsilon_{t-j}, \tag{15}$$

la escala de fluctuación es (Siddiqui, 1976; Mesa & Poveda, 1993),

$$\theta = \frac{1}{\gamma_0} \left[ \frac{(1 - \sum_{j=1}^q \alpha_j)^2}{(1 - \sum_{i=1}^p \phi_i)} \right], \tag{16}$$

en donde  $\gamma_0$  es la relación entre la varianza del proceso y la varianza del ruido estocástico  $\varepsilon$ .

Para procesos autorregresivos de orden  $m$  que tienen una cierta periodicidad, de la forma,

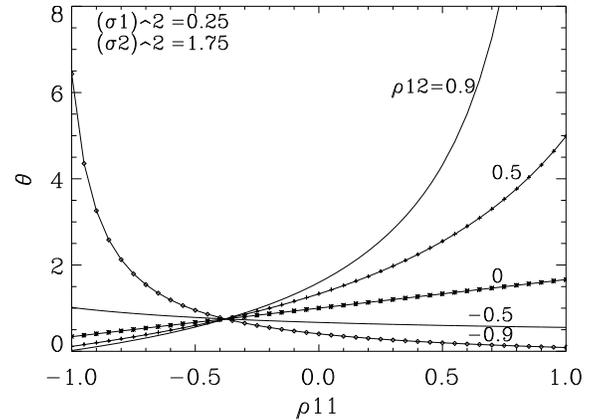
$$(X_s - \mu_s)/\sigma_s = \sum_{j=1}^m \beta_{i,s-i} (X_{s-i} - \mu_{s-i})/\sigma_{s-i} + \beta_s^* \varepsilon_s, \tag{17}$$

en donde  $\beta_{i,s}$ , y los  $\beta_s^*$  son los parámetros (media, desviación típica y coeficientes de correlación), periódicos en  $s$  con periodo  $K$ . Para  $K = 2$  (periodicidad semestral), la escala de fluctuación es,

$$\theta = \frac{(\sigma_1^2 + \sigma_2^2)(1 + \rho_{11}\rho_{12}) + 2\sigma_1\sigma_2(\rho_{11} + \rho_{12})}{2(1 - \rho_{11}\rho_{12})}. \tag{18}$$

En las Figuras 1, 2, y 3 se presentan los resultados de la estimación de la escala de fluctuación para diversos procesos autorregresivos que exhiben una periodicidad (ecuación 17), para diferentes combinaciones de los parámetros involucrados. Obsérvese que la escala de fluctuación es altamente dependiente de los parámetros. El trabajo de Góez & Poveda (2005) estima la escala de fluctuación de series de registros de caudales medios mensuales en varios ríos de Colombia y la cuenca Amazónica, y estudia su variación con el área de la cuenca. A primera vista podría afirmarse que la escala de fluctuación de los caudales medios mensuales crece con el área de la cuenca, dada la mayor capacidad de regulación de los caudales en cuencas de mayor tamaño, pero los datos no muestran tal comportamiento. Los resultados mostrados en las Figuras 1, 2, y 3 sugieren que la periodicidad involucrada en las series de caudales medios mensuales de los ríos de Colombia podría explicar por qué la escala de fluctuación no crece con el área de la

cuenca, pero esto trasciende los objetivos de este trabajo y por ello se deja para una investigación posterior.



**Figura 1.** Escala de fluctuación,  $\theta$ , para un proceso autorregresivo de orden uno, periódico (con período semestral,  $K = 2$ ),  $\bar{\mu} = 0$ ,  $\sigma_1^2 = 0,25$ ,  $\sigma_2^2 = 1,75$ ,  $\bar{\sigma}^2=1$ , para diferentes valores de  $\rho_{12}=-0.9, -0.5, 0, 0.5, 0.9$ .

**2.4. Escala de información.** Como mencionamos anteriormente, para  $i=j$  la ecuación (3) define la función de auto-información (FAI) (Chapeau-Blondeau, 2007; Hurtado & Poveda, 2009), y a su vez la entropía de Shanon está definida como  $I_{ii}(\tau = 0) = S$ . Así, en forma análoga a la escala de fluctuación, definiremos la *escala de información* para el caso continuo como:

$$\psi = \int_{-\infty}^{\infty} I(\tau) d\tau, \tag{19}$$

Para procesos discretos, la escala de información se puede estimar como:

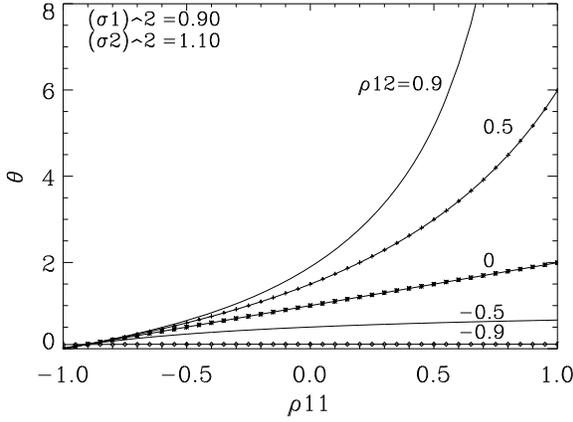
$$\psi = S + 2 \sum_{\tau=1}^k I_{\tau}, \tag{20}$$

en donde  $S$  es la entropía (eqn. 2), y la variable  $I_{\tau}$  representa el valor de la auto-información de rezago  $\tau$ . Para el caso general en el que  $i \neq j$ , es posible definir la *función de información mutua normalizada* mediante,

$$I_{ij}^*(\tau) = \frac{I_{ij}(\tau)}{\sqrt{S_i} \sqrt{S_j}}, \tag{21}$$

la cual toma valores entre 1 y 0; que para el caso de  $i = j$ ,  $I_{ii}(\tau = 0) = S$ , y entonces es posible definir:

$$I_{ii}^*(\tau) = \frac{I_{ii}(\tau)}{S_i}. \quad (22)$$



**Figura 2.** Escala de fluctuación,  $\theta$ , para un proceso autorregresivo de orden uno, periódico (con período semestral,  $K = 2$ ),  $\bar{\mu} = 0$ ,  $\sigma_1^2 = 0,9$ ,  $\sigma_2^2 = 1,10$ ,  $\bar{\sigma}^2 = 1$ , para diferentes valores de  $\rho_{12} = -0,9, -0,5, 0, 0,5$ , y  $0,9$ .

Con base en ello, proponemos estimar la *escala de información normalizada*, para el caso continuo como,

$$\psi^* = \int_{-\infty}^{\infty} I^*(\tau) d\tau, \quad (23)$$

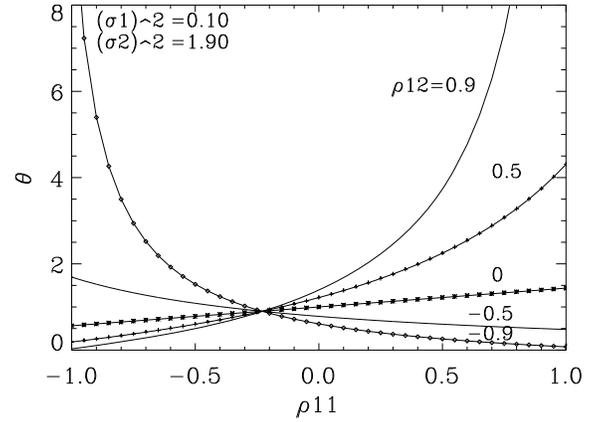
y análogamente para el caso discreto,

$$\psi^* = 1 + 2 \sum_{\tau=1}^k I_{\tau}^*. \quad (24)$$

Este trabajo tiene por objeto presentar la *escala de información* mediante las ecuaciones (19) y (20), para los casos continuo y discreto, respectivamente, y la *escala de información normalizada* mediante las ecuaciones (23) y (24), para los casos continuo y discreto, respectivamente. Se trata de dos parámetros estadísticos útiles para cuantificar la dependencia o memoria no lineal (global) de procesos estocásticos, y el intervalo óptimo de muestreo en procesos no lineales, así como el intervalo de tiempo de rezago usando para la reconstrucción artificial de las trayectorias en el espacio de fases de atractores extraños en sistemas dinámicos no lineales en régimen de caos determinístico, a partir de una sola serie

de tiempo observada, usando el teorema de embebimiento de Ruelle-Takens (Takens, 1981; Poveda-Jaramillo & Puente, 1993).

Hasta donde conoce el autor, tanto la *escala de información* como la *escala de información normalizada* son parámetros desconocidos en la literatura, y por tanto constituyen un aporte novedoso de este trabajo para el entendimiento, diagnóstico y pronóstico de procesos estocásticos. Aquí los estimamos para el caso de las lluvias sobre el Valle de Aburrá. Además, estimamos la escala de fluctuación mediante la ecuación (6), e investigamos el comportamiento de la entropía de las series de lluvias del Valle de Aburrá para valores crecientes del intervalo de agregación temporal,  $T$ .



**Figura 3.** Escala de fluctuación,  $\theta$ , para un proceso autorregresivo de orden uno, periódico (con período semestral,  $K = 2$ ),  $\bar{\mu} = 0$ ,  $\sigma_1^2 = 0,1$ ,  $\sigma_2^2 = 1,9$ ,  $\bar{\sigma}^2 = 1$ , para diferentes valores de  $\rho_{12} = -0,9, -0,5, 0, 0,5$ , y  $0,9$ .

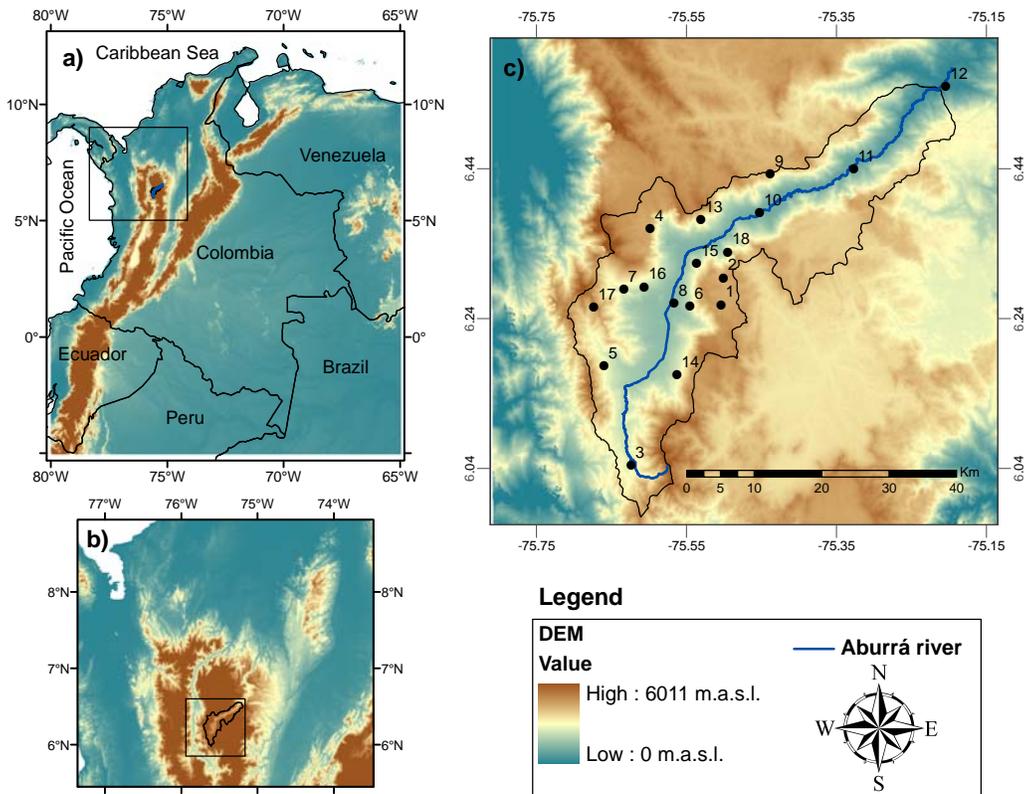
### 3. Información utilizada

El Valle de Aburrá está localizado en el departamento de Antioquia sobre la cordillera Central de los Andes. Es un valle interandino a su vez localizado entre los más profundos valles de los ríos Magdalena y Cauca, entre las coordenadas  $6.0^\circ \text{ N} - 6.6^\circ \text{ N}$ , y  $75.7^\circ \text{ O} - 75.2^\circ \text{ O}$ . El Valle de Aburrá alberga la ciudad de Medellín y su Área Metropolitana, y exhibe elevaciones entre 1500 y 2400-2500 m, con dos direcciones preferenciales, la primera de sur a norte y de suroeste a noreste en la segunda

parte. La Figura 4 muestra la localización del Valle de Aburrá en Colombia.

Los datos de lluvia usados en el presente trabajo corresponden a 18 estaciones pluviográficas con resolución temporal de 15 min., tomados durante el período 1998-2006. En la Figura 4 y en la Tabla se presenta la localización de las estaciones de registro de lluvias usadas en

el trabajo. La información es de las Empresas Públicas de Medellín, y ha sido suministrada por el Área Metropolitana del Valle de Aburrá, como parte de las actividades del proyecto “Sistema de Alerta Temprana contra Inundaciones en el Valle de Aburrá”.



**Figure 4.** Localización de la region de estudio y de las estaciones de medición de lluvias sobre los Andes Centrales de Colombia. (a) Contexto nacional, (b) contexto regional, y (c) contexto local delimitando el Valle de Aburrá, con el río Aburrá fluyendo hacia el noreste.

#### 4. Resultados y discusión

**4.1. Función de autocorrelación y escala de fluctuación.** En la Figura 5 se presentan las funciones de autocorrelación (FAC) ó auto-correlogramas de cuatro estaciones representativas. Los resultados indican un decaimiento muy rápido (exponencial) de la FAC. Por ello, la escala de fluctuación converge muy rápidamente al valor asintótico que se reporta en la segunda columna de la Tabla 2. Los resultados indican valores de la escala

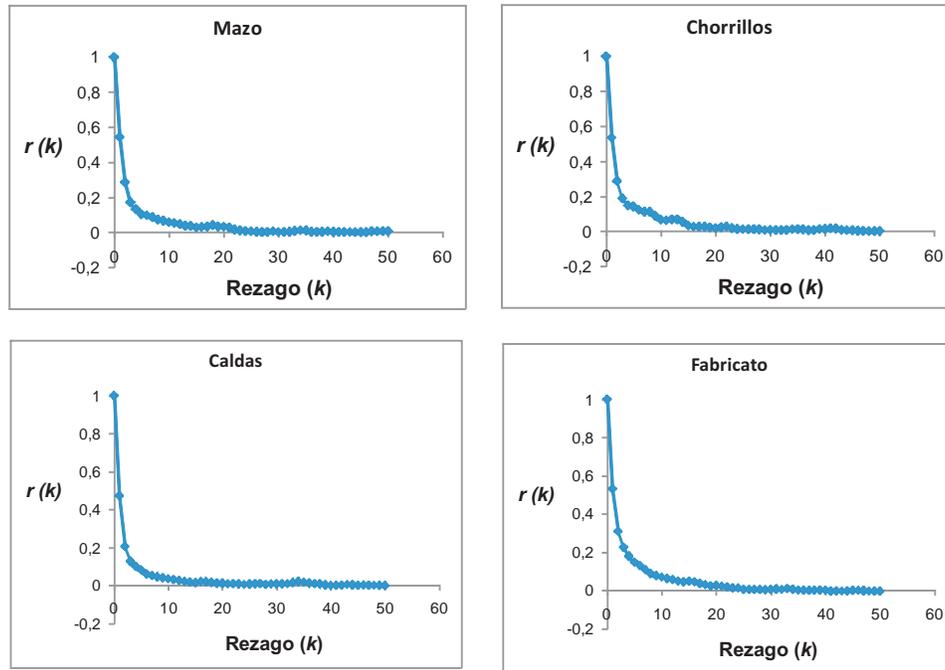
de fluctuación en el rango entre 58 min (Caldas) y 93 min (San Andrés), con un valor promedio de 77 min, y desviación estándar de 7.8 min. No es aparente ningún patrón en el comportamiento espacial de la escala de fluctuación. Otra posibilidad que se pudiera explorar en relación con el tipo de decaimiento que exhiben los auto-correlogramas de las lluvias del Valle de Aburrá, se refiere a la existencia de una combinación de varias escalas de fluctuación en el proceso ((Vanmarcke, 1983), págs 221–226), que dejaremos para posteriores investigaciones.

**Tabla 1.** Localización de las Estaciones de Medición de Lluvias Usadas en el Trabajo.

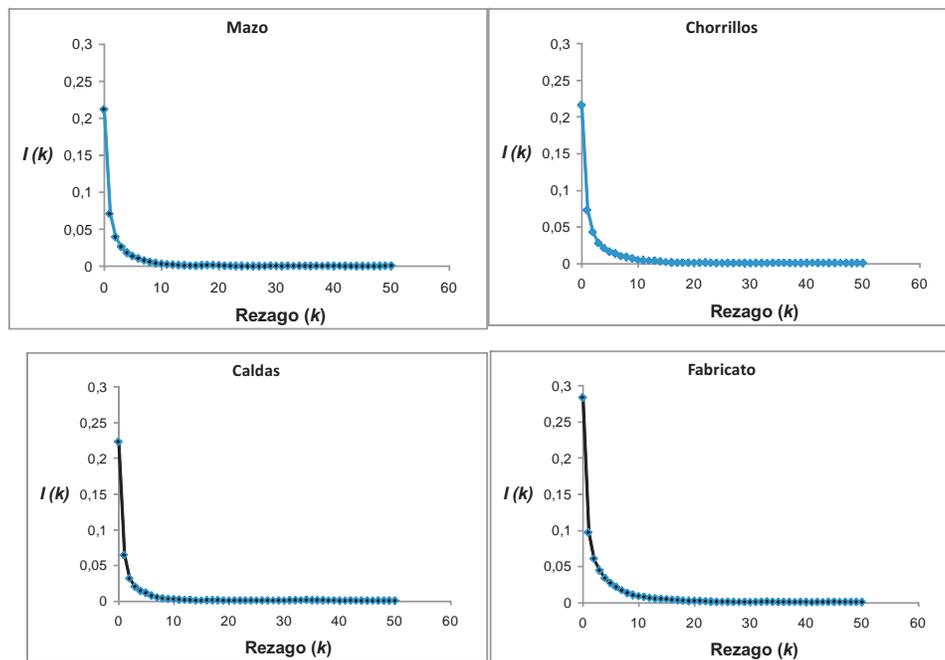
ID	Estación	Longitud (O)	Latitud (N)	Altitud (m)
1	Mazo	75.51	6.26	2455
2	Chorrillos	75.5	6.3	2353
3	Caldas	75.63	6.05	1875
4	Fabricato	75.6	6.36	2422
5	San Antonio de Prado	75.66	6.18	2000
6	Villahermosa	75.55	6.26	1690
7	San Cristóbal	75.64	6.28	1890
8	Miguel de Aguinaga	75.57	6.26	1549
9	Alto San Andrés	75.44	6.43	2240
10	Girardota	75.45	6.38	1350
11	Barbosa	75.33	6.44	1290
12	Gabino	75.21	6.55	1080
13	Niquía	75.53	6.37	2150
14	Ayurá	75.56	6.17	1770
15	Manantiales	75.54	6.31	1790
16	Cucaracho	75.61	6.28	1830
17	Astilleros	75.63	6.26	2450
18	El Convento	75.5	6.33	1580

**Tabla 2.** Valores estimados de los parámetros estudiados: escala de fluctuación,  $\theta$  (ecn. 6; columna 2), *escala de información*,  $\psi$  (ecn. 20; columnas 3 y 5), *escala de información normalizada*,  $\psi^*$  (ecn. 24; columnas 4 y 6), así como la Relación  $\phi = \theta/\psi^*$  (columnas 7 y 8), la relación entre *escalas de información normalizadas* (columna 9); los subíndices denotan el número de intervalos de clase usados en la estimación, y exponente de escalamiento  $\beta$  de la ley potencial entre la entropía y el intervalo de agregación temporal,  $S \sim T^\beta$  (columna 10).

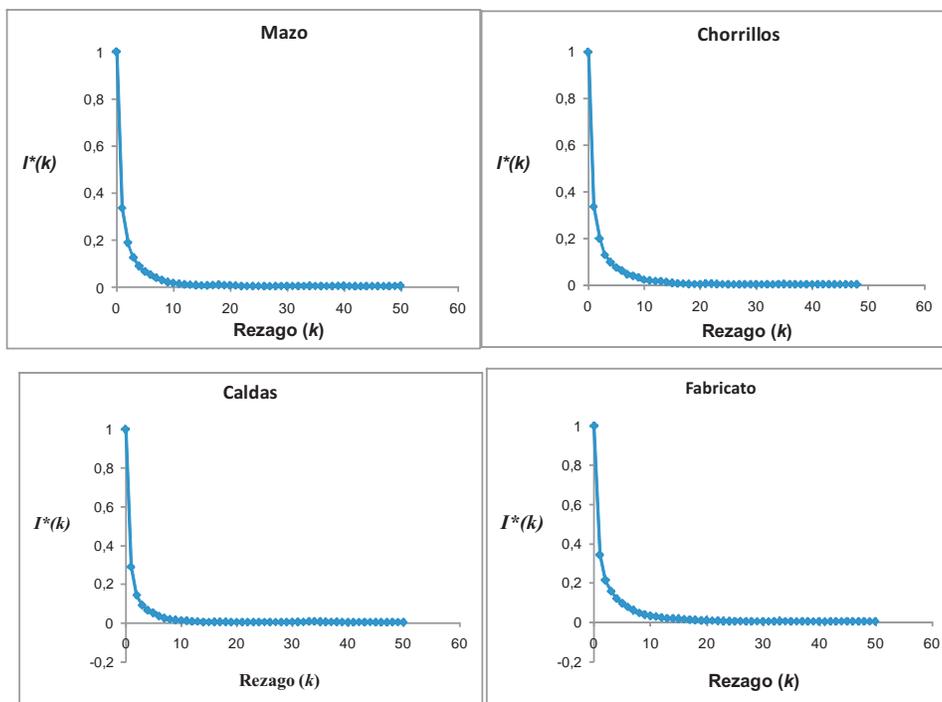
ID	Estación	$\theta$ [min.]	$\psi_{18}$ [min-bits]	$\psi_{18}^*$ [min.]	$\psi_{30}$ [min-bits]	$\psi_{30}^*$ [min.]	$\phi_{18}$	$\phi_{30}$	$\psi_{30}^*/\psi_{18}^*$	$\beta$
1	Mazo	74	4	37	10	46	2.00	1.60	1.26	0.661
2	Chorrillos	80	5	39	11	50	2.07	1.61	1.28	0.616
3	Caldas	58	4	30	9	39	1.91	1.49	1.28	0.665
4	Fabricato	83	8	47	16	55	1.79	1.51	1.19	0.547
5	San Antonio	66	5	35	10	46	1.89	1.42	1.32	0.579
6	Villahermosa	66	2	29	5	41	2.30	1.61	1.42	0.758
7	San Cristóbal	80	3	37	8	48	2.19	1.66	1.32	0.674
8	Miguel de Aguinaga	77	6	43	12	52	1.78	1.47	1.21	0.663
9	San Andrés	93	6	45	13	56	2.05	1.66	1.24	0.534
10	Girardota	84	4	37	8	50	2.28	1.70	1.34	0.617
11	Barbosa	80	3	35	7	45	2.28	1.79	1.27	0.652
12	Gabino	80	6	41	15	56	1.98	1.43	1.38	0.588
13	Niquía	79	3	37	8	49	2.12	1.62	1.31	0.681
14	Ayurá	73	5	39	11	50	1.85	1.47	1.26	0.636
15	Manantiales	78	3	35	6	44	2.26	1.77	1.28	0.675
16	Cucaracho	82	4	40	9	50	2.03	1.64	1.24	0.609
17	Astilleros	77	7	44	14	54	1.74	1.41	1.24	0.533
18	El Convento	76	5	43	10	53	1.76	1.42	1.24	0.661



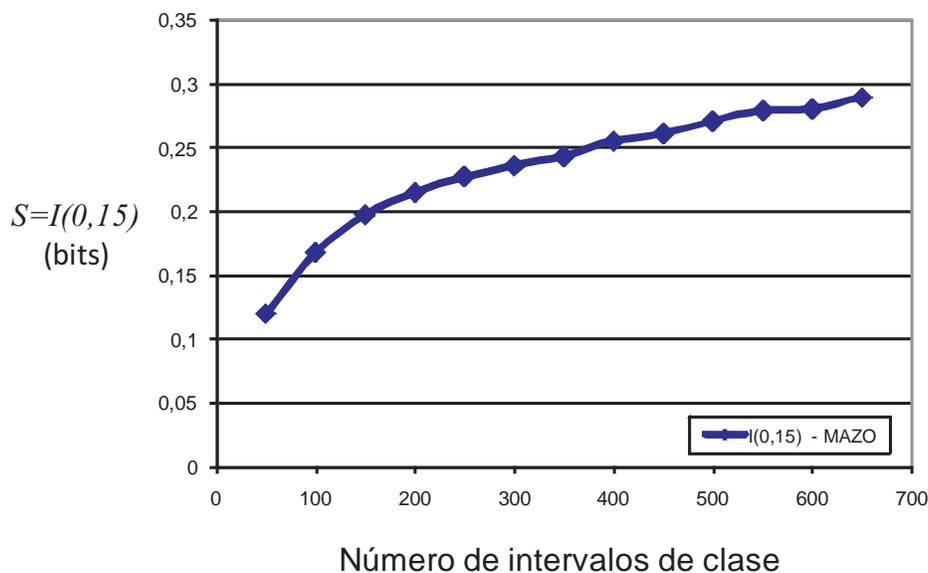
**Figura 5.** Función de autocorrelación para las estaciones Mazo, Chorrillos, Caldas y Fabricato. Nótese que cada rezago equivale a un intervalo de 15 min.



**Figura 6.** Función de autoinformación (ecuación (3)) para las estaciones Mazo, Chorrillos, Caldas y Fabricato. Nótese que cada rezago equivale a un intervalo de 15 min.



**Figura 7.** Función de autoinformación (ecuación (21)) para las estaciones Mazo, Chorrillos, Caldas y Fabricato. Nótese que cada rezago equivale a un intervalo de 15 min.



**Figura 8.** Sensibilidad en la estimación de la entropía de la lluvia en la estación Mazo, con respecto al número de intervalos de clase empleados para estimar el histograma de frecuencias.

Un valor finito de la escala de fluctuación es indicativo de persistencia ó memoria corta en las lluvias del Valle de Aburrá. Esta característica se refiere al tipo de memoria temporal inherente a los procesos geofísicos, un debate vigente desde hace 60 años en relación con el llamado *fenómeno ó efecto de Hurst* en series de tiempo hidro-climáticas y geofísicas (Feller, 1951; Mandelbrot & Wallis, 1969; Klemeš, 1973; Mesa & Poveda, 1993; Oliver & Ballester, 1998; Mandelbrot, 2002; Koutsoyiannis, 2003).

Brevemente, el *efecto de Hurst* se refiere al comportamiento de rango ajustado re-escalado,  $R_n^*$ , de una serie de tiempo con respecto a la longitud del registro temporal,  $n$ .  $R_n^*$  se define como la diferencia entre el máximo y el mínimo de las desviaciones con respecto a la media del proceso, de los valores acumulados de la serie de longitud  $n$ , dividido por la desviación estándar de la serie. La relación obedece una ley potencial,

$$R_n^* \simeq cn^h, \quad (25)$$

en la cual  $h$  representa el exponente de escalamiento de Hurst, por el hidrólogo inglés H. E. Hurst quien estimó un valor promedio de  $h = 0,72$  para una gran conjunto de registros geofísicos, mientras que es posible demostrar que  $h = 0,5$  asintóticamente ( $n \rightarrow \infty$ ) para procesos que pertenecen al dominio de atracción Browniano, como procesos estocásticos independientes e idénticamente distribuidos con varianza finita, procesos de Markov, procesos autorregresivos de tipo AR( $p$ ), ARMA( $p, q$ ), y todos aquellos que exhiben una escala de fluctuación finita (Feller, 1951; Siddiqui, 1976; Gomide, 1978; Bhattacharya et al., 1983; Mesa & Poveda, 1993). La discrepancia en el valor de  $h$  constituye el *efecto de Hurst*, conocido en la literatura hidrológica desde su aparición en el contexto del diseño de embalses para la regulación de caudales sobre el río Nilo.

El debate sobre el *efecto de Hurst* sigue abierto en la literatura científica, y ha trascendido las fronteras de las geociencias a casi todas las ramas de las ciencias incluyendo biológicas, ecológicas, económicas y sociales. Mandelbrot (2002), pág. 481, se refiere al estado del debate sobre el *efecto de Hurst* como un vaso que está medio lleno y medio vacío. Diversos trabajos han demostrado que el prefactor,  $c$ , y el exponente de escalamiento,  $h$ , no son independientes (Siddiqui, 1976; Gomide, 1978; Troutman, 1978; Mesa & Poveda, 1993; Hamed, 2007).

El hecho que la lluvia exhiba una memoria temporal corta, es decir que presente un correlograma sumable y

por tanto una escala de fluctuación finita, no excluye la posibilidad de que pueda exhibir memoria larga y comportamiento fractal en el espacio (Zawadzki, 1987). Para rezagos temporales para los cuales se cumple la hipótesis de Taylor, puede esperarse que el escalamiento en el espacio se refleje en escalamiento temporal (Zawadzki, 1987). Sin embargo, la hipótesis de Taylor no se cumple para el conjunto de datos de lluvia de este trabajo, tal como se ha demostrado en el estudio de Hurtado & Poveda (2009). Sin embargo, la existencia de una escala de fluctuación finita (este estudio) puede coexistir con escalamiento fractal de la lluvia en el espacio, tal como se ha demostrado por Hurtado & Poveda (2009), para este mismo conjunto de datos de lluvia tropical de montaña, así como para otras regiones del mundo de acuerdo con los resultados del trabajo de Marani (2005).

**4.2. Función de autoinformación, escala de información, y escala de información normalizada.** En la Figura 6 se presentan las funciones de autoinformación (ecn. 3 con  $i=j$ ), para las mismas estaciones representativas. En la Figura 7 se presentan las funciones de información normalizadas (ecn. 24), empleando 18 intervalos de clase en la estimación de los histogramas de frecuencia. En este caso también se observa un rápido decaimiento (exponencial) de ambas funciones. En la Tabla se presentan los estimativos de la *escala de información*,  $\psi_{18}$  y  $\psi_{30}$ , usando 18 y 30 intervalos de clase, respectivamente, así como la *escala de información normalizada*,  $\psi_{18}^*$  y  $\psi_{30}^*$ .

Una pregunta que surge desde la misma definición de entropía y de los demás parámetros estadísticos discutidos aquí, es la sensibilidad del análisis con respecto al número de intervalos de clase usados para una adecuada estimación de la función de distribución de probabilidades las variables estudiadas. En la Figura 8 se presentan los resultados del análisis de sensibilidad en la estimación de la entropía,  $S = I(0, 15)$ , en relación con el número de intervalos de clase, para la serie de lluvias de la estación Mazo a una resolución temporal de 15 min. Este y otros resultados (no mostrados aquí) indican que la estimación de la entropía es levemente sensible al número de intervalos de clase.

Es así que la *escala de información* con 18 intervalos de clase toma valores entre 2 min-bits (Villahermosa) y 8 min-bits (Fabricato), con un valor promedio de 4.7 min-bits, y una desviación estándar de 1.7 min-bits. Mientras

que para el caso de 30 intervalos de clase, la *escala de información* toma valores entre 5 min-bits (Villahermosa) y 16 min-bits (Fabricato), con un valor promedio de 10 min-bits, y una desviación estándar de 2.9. La *escala de información normalizada* con 18 intervalos de clase toma valores entre 29 min. (Villahermosa) y 47 min. (Fabricato), con un valor promedio de 38.4 min., y una desviación estándar de 4.8 min, mientras que con 30 intervalos de clase toma valores entre 39 min. (Caldas) y 56.1 min. (Gabino), con un valor promedio de 49.1 min. y desviación estándar 4.9 min.

Cabe preguntarse por la relación entre la escala de fluctuación y la *escala de información normalizada*,  $\phi = \theta/\psi^*$ . En las columnas 7 y 8 de la Tabla se presentan los resultados para 18 y 30 intervalos de clase, respectivamente. Para el caso de 18 intervalos de clase,  $\phi$  toma valores entre 1.74 (Astilleros) y 2.30 (Villahermosa), con un valor promedio de 2, y desviación estándar de 0.19. Y para el caso de 30 intervalos de clase,  $\phi$  toma valores entre 1.41 (Astilleros) y 1.79 (Barbosa), con un valor promedio de 1.57, y desviación estándar de 0.12. Igualmente, de interés resulta la relación entre los valores de la *escala de información normalizada* usando 30 y 18 intervalos de clase,  $\psi_{30}^*/\psi_{18}^*$ , los cuales se presentan en la penúltima columna de la Tabla 2. Se observa que tal relación toma valores entre 1.188 (Fabricato) y 1.426 (Villahermosa), con un valor promedio de 1.28 y desviación estándar de 0.06.

**4.3. Entropía en función del intervalo de agregación temporal.** La entropía fue estimada mediante la ecuación (2) para los siguientes intervalos de agregación temporal:  $T=15$  min.,  $T=30$  min.,  $T=1$  hora,  $T=3$  horas,  $T=6$  horas,  $T=12$  horas, y  $T=24$  horas. Los resultados se presentan en la Tabla 3. Ajustamos funciones lineales, exponenciales, potenciales y polinómicas para representar la relación entre la entropía,  $S$ , y el intervalo de agregación,  $T$ , y encontramos que el mejor ajuste lo exhibe una ley potencial de la forma,

$$S \sim T^\beta. \quad (26)$$

En la Figura 9 se presentan los ajustes potenciales para 6 estaciones representativas. Los valores de los exponentes de escalamiento,  $\beta$ , varían entre 0.533 (Astilleros) y 0.758 (Villahermosa), con un valor promedio de 0.628, y desviación estándar de 0.06. Es de anotar que las mismas estaciones que muestran los extremos del parámetro  $\phi = \theta/\psi^*$  coinciden con las de los extremos de  $\beta$ . Este es un tema que merece profundizarse. Los valores del exponente  $\beta$  se consignan en la última columna de la Tabla 2, anotando que todos los valores del coeficiente

de determinación de los ajustes son  $R^2 \geq 0,98$ , lo cual pone de presente la consistencia de la ecuación (26).

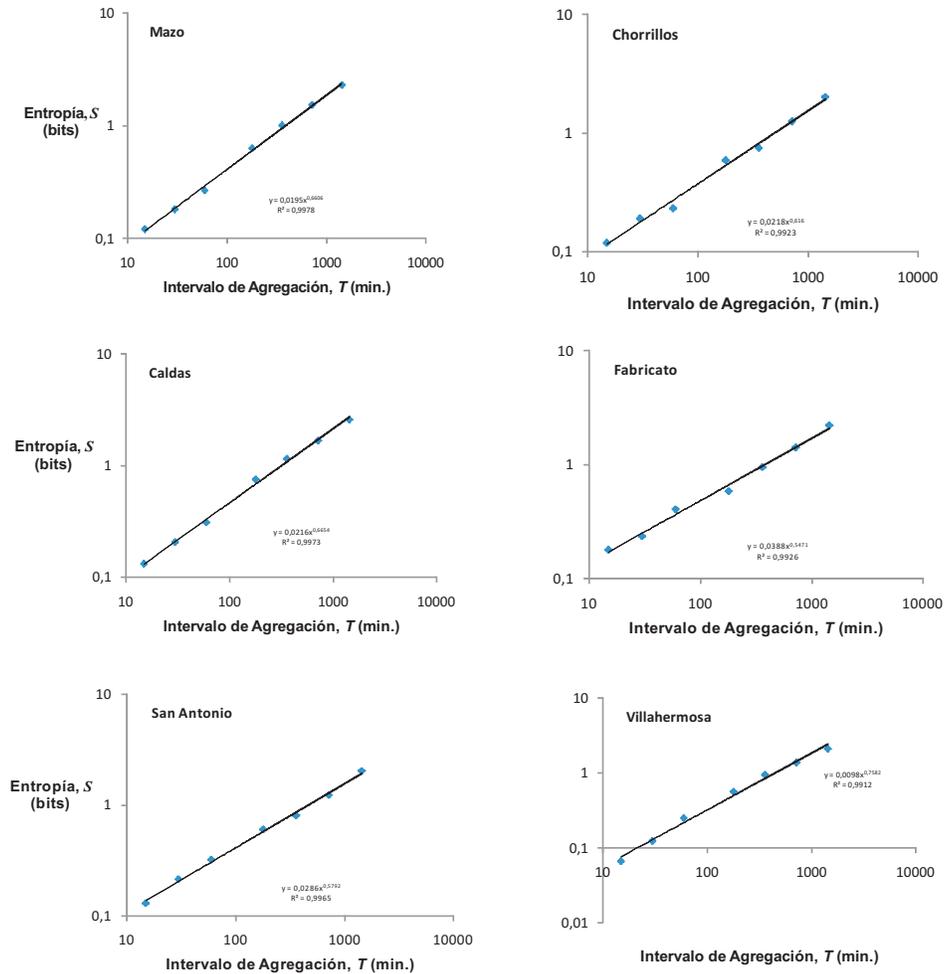
El crecimiento de la entropía según una función potencial del intervalo de agregación surge como resultado de una mayor ganancia de información sobre el proceso físico de la lluvia a medida que se agrega la escala temporal, pero también es consecuente con el postulado de la segunda ley de la termodinámica, más aún cuando se trata de procesos que están por fuera del equilibrio, como es el caso de la lluvia (Kleidon, 2009). Esta ley potencial aparece como una propiedad emergente de la complejidad de la lluvia, la cual no ha sido impuesta a priori, y que merece profundizarse.

## 5. Conclusiones

Hemos revisado los principales mecanismos que controlan la lluvia sobre los Andes de Colombia en un amplio rango de escalas temporales. Sin embargo, muchos interrogantes persisten sobre la (termo-)dinámica de la lluvia Andina, dada la complejidad del paisaje y de los mecanismos que gobiernan tal (termo-)dinámica. Para avanzar en el entendimiento de la lluvia sobre los Andes de Colombia, hemos propuesto la *función de auto-información* y la *función de auto-información normalizada*, las cuales requieren la estimación de la entropía de Shanon. Las funciones propuestas en este trabajo cuantifican el decaimiento de la dependencia no lineal con el tiempo, y se presentan como una generalización de la función de autocorrelación para procesos lineales. A partir de esas dos nuevas funciones hemos definido la *escala de información*,  $\psi$ , y la *escala de información normalizada*,  $\psi^*$ , para cuantificar la memoria de procesos no lineales, y como una generalización al caso no lineal de la escala de fluctuación.

Para los análisis usamos información de lluvia de 18 estaciones de registro localizadas dentro del Valle de Aburrá sobre los Andes centrales de Colombia, a una resolución de 15 min. durante el período 1998-2006. Los resultados indican que las funciones de auto-información y de auto-información normalizada, así como la entropía, son levemente dependientes del número de intervalos de clase usados para estimar la función de distribución de probabilidades del proceso estocástico de interés.

Hemos encontrado que las funciones de autocorrelación decaen muy rápidamente con el tiempo, lo cual implica una memoria temporal corta en la lluvia tropical de montaña. El valor promedio estimado de la escala



**Figura 9.** Ajustes de leyes potenciales entre la entropía de la lluvia y el intervalo de agregación,  $S \sim T^\beta$ , para las estaciones Mazo, Chorrillos, Caldas Fabricato, San Antonio y Villahermosa. Los valores de todos los exponentes de escalamiento,  $\beta$ , se consignan en la última columna de la Tabla 2.

de fluctuación es de 77 min con un rango entre [58 min–93 min]. El valor promedio estimado para la escala de información es de 10 min-bits [5 min-bits–16 min-bits], mientras que para la escala de información normalizada es de 49.1 min [39 min–56 min]. El valor promedio de la relación entre las escalas de fluctuación y de información,  $\phi = \theta/\psi^* = 1.57$  [1.41–1.79]. Adicionalmente, el número de intervalos de clase varía la estimación de la escala de información normalizada, de manera que con 30 intervalos de clase los estimativos son mayores en un 28 %, sobre son los obtenidos con 18 intervalos de clase.

En relación con la estimación de la entropía y su dependencia con respecto al intervalo de agregación temporal, encontramos que tal relación está representada de manera excelente por una ley potencial tal que  $S \sim T^\beta$ , con  $\beta = 0.628$  [0.533–0.758]. Esta propiedad emergente de la entropía de la lluvia tropical es resultado de una ganancia en la información sobre la lluvia a medida que transcurre el tiempo, pero además aparece como una verificación de la segunda ley de la termodinámica en la lluvia tropical sobre los Andes de Colombia.

TABLA 3. Valores estimados de la entropía (bits) (ecn. 2) para diferentes intervalos de agregación temporal,  $T$ , en las estaciones de estudio.

ID	Estación	15 minutos	30 minutos	1 hora	3 horas	6 horas	12 horas	24 horas
1	Mazo	0.121	0.1814	0.266	0.6294	1.0025	1.5202	2.2811
2	Chorrillos	0.1191	0.1914	0.2326	0.5911	0.7516	1.2564	2.0162
3	Caldas	0.131	0.2054	0.3083	0.7543	1.1519	1.6825	2.5981
4	Fabricato	0.1784	0.2351	0.406	0.5855	0.9497	1.4177	2.2158
5	San Antonio de Prado	0.1296	0.2149	0.3214	0.6025	0.8046	1.2298	2.0364
6	Villahermosa	0.0663	0.1237	0.2503	0.5637	0.9459	1.3805	2.1093
7	San Cristóbal	0.0943	0.139	0.2646	0.4973	0.8229	1.2589	2.0222
8	Miguel de Aguinaga	0.1418	0.1446	0.2345	0.5634	0.9394	1.5311	2.2687
9	Alto San Andrés	0.1373	0.1766	0.2164	0.4845	0.5465	0.9562	1.5907
10	Girardota	0.095	0.1846	0.2009	0.5152	0.6998	1.1847	1.8623
11	Barbosa	0.0974	0.1508	0.2426	0.3996	0.7124	1.2232	1.9728
12	Gabino	0.1588	0.2231	0.3105	0.6275	0.9288	1.477	2.2647
13	Niquia	0.0889	0.1407	0.2478	0.5393	0.7659	1.2862	1.9836
14	Ayurá	0.1336	0.1861	0.2234	0.5481	0.8974	1.4118	2.2034
15	Manantiales	0.0759	0.1718	0.2531	0.5498	0.8212	1.357	1.7598
16	Cucaracho	0.1022	0.1256	0.2168	0.4095	0.554	0.9673	1.609
17	Astilleros	0.1705	0.2013	0.3206	0.5132	0.8093	1.3327	1.7347
18	El Convento	0.1126	0.1241	0.1988	0.4993	0.838	1.3751	1.6797

**Agradecimientos.** Para el autor constituye un gran honor presentar este trabajo de posesión como Miembro de Número para ocupar la Silla No. 7 de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, anteriormente ocupada por Dn. **Luis Cuervo Márquez**, Dn. **Daniel Mesa Bernal** y Dn. **Jesús Antonio Eslava Ramírez**. El autor agradece a los evaluadores por sus comentarios para mejorar el manuscrito, así también como a *COLCIENCIAS* por el apoyo a sus investigaciones a través de los años. Los datos de lluvia usados en este trabajo pertenecen a las Empresas Públicas de Medellín, y fueron suministrados por el Área Metropolitana del Valle de Aburrá. El Ingeniero **Andrés Felipe Hurtado** colaboró en la preparación de figuras.

#### Referencias

- Aceituno, P.** (1988), On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part I: Surface climate, *Monthly Weather Review*, 116, 505–524.
- Aceituno, P.** (1989), On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part II: Upper-air circulation, *Journal of Climate*, 2, 341–355.
- Alvarez, O. D., J. I. Vélez, & G. Poveda** (2009), Improved long-term mean annual rainfall fields for Colombia, *Journal of International Climatology*, Sometido.
- Arias, P. A.** (2006), Diagnóstico y Predicción de la Variabilidad Intra-Anual de la Hidrología Colombiana, Tesis de M.Sc., Posgrado en Ingeniería - Recursos Hidráulicos, Facultad de Minas, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Bacon, N. E., R. J. Taylor, & J. Warner** (1970), Scale lengths in atmospheric turbulence from spectra and autocorrelation of vertical air velocity component measured in low flying aircraft, *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 96, 750-755.
- Bhattacharya, R. N., V. K. Gupta, & E. Waymire** (1983), The Hurst effect under trends, *Journal of Applied Probability*, 20(3), 649-662.
- Brillinger, D. R.** (2002), Second-order moments and mutual information in the analysis of time series, *Recent Advances in Statistical Methods*, Imperial College Press, London, 64-76.
- Chapeau-Blondeau, F.** (2007), Autocorrelation versus entropy-based autoinformation for measuring dependence in random signal, *Physica A*, 380, 1-18.
- Comte-Bellot, G., & S. Corrsin** (1971), Simple Eulerian time correlation of full- and narrow-band velocity signals in grid-generated, 'isotropic' turbulence, *Journal of Fluid Mechanics*, 48, 273-337.
- Cover, T. M., & J. A. Thomas** (1991), *Elements of Information Theory*, John Wiley and Sons, New York.
- Crane, R. K.** (1990), Space-time structure of rain rate fields, *Journal of Geophysical Research*, 95, 2001–2020.
- Dionisio, A., R. Menezes, & D. A. Mendes** (2004), Mutual information: A measure of dependency for nonlinear time series, *Physica A*, 344, 326-329.
- Feller, W.** (1951), The asymptotic distribution of the range

- of sums of independent random variables, *Ann. Math. Statist.* 22(3), 427-432.
- Góez, C., & G. Poveda** (2005), Variabilidad de las anomalías y de la escala de fluctuación de caudales medios mensuales con el área de la cuenca, *Avances en Recursos Hidráulicos*, No. 12, 77-89.
- Gómez, J. D., & G. Poveda** (2008), Estimación del espectro multifractal para series de precipitación horaria en los Andes tropicales de Colombia, *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 32(125), 483-502.
- Gomide, F. L. S.** (1978), Markovian inputs and the Hurst phenomenon, *Journal of Hydrology*, 37, 23-45.
- Gray, R. M.** (2007), *Entropy and Information Theory*, <http://www-ee.stanford.edu/~gray/it.pdf>
- Gutiérrez, F., & J. A. Dracup** (2001), An analysis of the feasibility of long-range streamflow forecasting for Colombia using El Niño-Southern Oscillation indicators, *Journal of Hydrology*, 246(1-4), 181-196.
- Hamed, K. H.** (2007), Improved finite-sample Hurst exponent estimates using rescaled range analysis, *Water Resources Research*, 3, W04413, doi:10.1029/2006WR005111.
- Harrold T. I., A. Sharma, & S. Sheather** (2001), Selection of a kernel bandwidth for measuring dependence in hydrologic time series using the mutual information criterion, *Stoch. Environ. Res. Risk Assess.*, 15, 310-324.
- Hastenrath, S.** (1976), Variations in low-latitude circulations and extreme climatic events in the tropical Americas, *Journal of Atmospheric Sciences*, 33, 202-215.
- Hastenrath, S.** (1990), Diagnostic and prediction of anomalous river discharges in northern South America, *Journal of Climate*, 3, 1080-1096.
- Hastenrath, S.** (1991), *Climate Dynamics of the Tropics*, 2nd Rev. Ed., Kluwer, The Netherlands, 488 págs.
- Hastenrath, S.** (2002), The intertropical convergence zone of the eastern Pacific revisited, *International Journal of Climatology*, 22, 347-356.
- Herzel, H., & I. Große** (1995), Measuring correlations in symbol sequences, *Physica A* 216, 518-542.
- Houze, R. A., Jr.** (2004), Mesoscale convective systems, *Reviews of Geophysics*, 42, RG4003, doi:10.1029/2004RG000150.
- Hurst, H. E.** (1951), Long term storage capacities of reservoirs, *Trans. ASCE*, 116, 776-808.
- Hurtado, A. F., & G. Poveda** (2009), Linear and global space-time dependence and Taylor hypotheses for rainfall in the tropical Andes, *Journal of Geophysical Research*, 114, D10105, doi:10.1029/2008JD011074.
- Katul, G. G., A. Porporato, E. Daly, A. C. Oishi, H.-S. Kim, P. C. Stoy, J.-Y. Juang, & M. B. Siqueira** (2007), On the spectrum of soil moisture from hourly to interannual scales, *Water Resources Research*, 43, W05428, doi:10.1029/2006WR005356.
- Kiladis, G., & H. F. Diaz** (1989), Global climatic anomalies associated with extremes in the Southern Oscillation, *Journal of Climate*, 2, 1069-1090.
- Killeen, T. J., M. Douglas, T. Consiglio, P. M. Jørgensen, & J. F. Mejia** (2007), Dry spots and wet spots in the Andean hotspot, *J. Biogeo.*, 34(8), 1357-1373.
- Kleidon, A.** (2009), Non-equilibrium thermodynamics and maximum entropy production in the Earth system: Applications and implications. *Naturwissenschaften*, en imprenta. Disponible en <http://www.springerlink.com/content/100479/>.
- Klemeš, V.** (1973), The Hurst phenomenon - A puzzle?, *Water Resources Research*, 10(4), 675-688.
- Koutsoyiannis, D.** (2003), Climate change, the Hurst phenomenon, and hydrological statistics, *Hydrological Sciences-Journal-des Sciences Hydrologiques*, 48(1), 3-24.
- Kraskov, A., H. Stögbauer, & P. Grassberger** (2004), Estimating mutual information, *Physical Review E*, 69, 066138.
- Kummerow, C., W. Barnes, K. Toshiaki, J. Shiue & J. Simpson** (1998), The tropical rainfall measuring mission (TRMM) Sensor Package, *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 15, 809-817.
- Lau, K. M., & P. J. Sheu** (1988), Annual cycle, quasi-biennial oscillation, and Southern Oscillation in global precipitation, *Journal of Geophysical Research*, 93(D9), 10975-10989.
- Lenschow, D. H., & B. B. Stankov** (1986), Length scales in the convective boundary layer, *Journal of Atmospheric Sciences*, 43(12), 1198-1209.
- León, G. E., J. A. Zea, & J. A. Eslava** (2001) Ondas del este en Colombia y algunos aspectos relevantes de los ciclones tropicales, *Meteorología Colombiana*, No. 3, 127-141.
- Li, W.** (1990), Mutual information functions versus correlation functions, *Journal of Statistical Physics*, 60(5-6), 823-837.
- Lumley, J. L., & H. A. Panofsky** (1964), *The Structure of Atmospheric Turbulence*, John Wiley and Sons, New York, 239 págs.
- Magaña, V., J. A. Amador, & S. Medina** (1999), The midsummer drought over Mexico and Central America, *Journal of Climate*, 12, 1577-1588.
- Mandelbrot, B. B.** (2002), *Gaussian Self-Affinity and Fractals: Globality, the earth, 1/f noise and R/S*, Selecta Volume H, Springer-Verlag, New York, 654 págs.
- Mandelbrot B. B., & J. R. Wallis** (1969), Robustness of the rescaled range R/S in the measurement of non-cyclic long-run statistical dependence, *Water Resources Research*, 5, 967-988.
- Mapes, B. E., T. T. Warner, M. Xu, & A. J. Negri (2003a), Diurnal patterns of rainfall in northwestern South America. Part I: Observations and context, *Monthly Weather Review*, 131, 799-812.

- Mapes, B. E., T. T. Warner, M. Xu, & A. J. Negri (2003b), Diurnal patterns of rainfall in northwestern South America. Part III: Diurnal gravity waves and nocturnal convection offshore, *Monthly Weather Review*, 131, 830–844.
- Marani, M. (2005), Non-power-law-scale properties of rainfall in space and time, *Water Resour. Res.*, 41, W08413, doi:10.1029/2004WR003822.
- Martínez, M. T. (1993), Principales sistemas sinópticos en Colombia y su influencia en el comportamiento del tiempo, *Atmósfera*, 16, 1–10.
- Mejía, J. F., O. Mesa, G. Poveda, J. Vélez, C. Hoyos, R. Mantilla, J. Barco, A. Cuartas, M. Montoya, & B. Botero, Distribución espacial y ciclos anual y semianual de la precipitación en Colombia, *DYNA*, 127, 7–26.
- Mejía, J. F., & G. Poveda (2005), Ambientes atmosféricos de sistemas convectivos de mesoescala sobre Colombia durante 1998 según la TRMM y el Reanálisis NCEP/NCAR, *Rev. Academia Colombiana de Ciencias*, 29(113), 495-514.
- Menevau, C., & K. R. J. Sreenivasan (1991), The multifractal nature of turbulent energy dissipation, *Journal of Fluid Mechanics*, 224, 429-484.
- Mesa, O. J., & G. Poveda (1993), The Hurst effect: The scale of fluctuation approach, *Water Resources Research*, 29, 3995– 4002.
- Mesa, O. J., G. Poveda, L. F. Carvajal, & J. E. Salazar (1994), Efecto del fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur en la hidrología colombiana, Memorias del XVI Congreso Latinoamericano de Hidráulica e Hidrología, Vol. 3, IAHR, Santiago de Chile, 373-384.
- Mesa, O. J., G. Poveda, G., & L. F. Carvajal (1997), *Introducción al Clima de Colombia*, Imprenta Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 390 págs.
- Molini A., P. La Barbera, & L. G. Lanza (2006), Correlation patterns and information flows in rainfall fields, *Journal of Hydrology*, 322, 89-104.
- Montelaegre, J. E., C. Ortiz, & P. Ramírez (1990), Impacto ambiental del fenómeno El Niño en Colombia. Memorias IV Congreso Interamericano y II Congreso Colombiano de Meteorología, Bogotá, HIMAT-SOCOLMET-DAAC, v.1, 169-173.
- Montelaegre, J. E., & J. D. Pabón (2000), Modelamiento de las relaciones existentes entre los procesos de interacción océano-atmósfera del Océano Pacífico y el Océano Atlántico tropical norte y sur y la variabilidad interanual de la precipitación en Colombia, *Meteorología Colombiana*, 1, 11-24.
- Montoya, G., J. Pelkowsky, & J. A. Eslava, Sobre los alisios del noreste y la existencia de una corriente en el piedemonte oriental Andino, *Rev. Academia Colombiana de Ciencias*, 25(96), 373-370.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. daFonseca & J. Kent (2000), Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature*, 403, 853-858.
- Oliver, R. & J. L. Ballester (1998), Is there memory in solar activity?, *Physical Review E*, 58(5), 5650-5654.
- Oster, R. (1979), La precipitación en Colombia, *Rev. Colombia Geografica*, Vol. VI(2).
- Peitgen, H.-O., H. Jurgens, & D. Saupe (1992), *Chaos and Fractals: New Frontiers of Science*, Springer, New York, 984 págs.
- Porporato A., & L. Ridolfi (2003), Detecting determinism and nonlinearity in river-flow time series, *Hydrol. Sci. J.*, 48(5), 763–780.
- Poveda, G. (1987), *El Fenómeno de Hurst*, Tesis M.Sc. Recursos Hidráulicos, Facultad de Minas, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 307 págs.
- Poveda, G. (1994), Lluvias en Colombia: Correlación con el clima del Océano Pacífico y análisis de funciones ortogonales empíricas. Memorias XVI Congreso Latinoamericano de Hidráulica e Hidrología, IAHS, Santiago de Chile, Vol. 4, 93-105.
- Poveda, G. (2004), La hidroclimatología de Colombia: Una síntesis desde la escala interdecadal hasta la escala diaria, *Rev. Academia Colombiana de Ciencias*, 28(107), 201-222.
- Poveda, G., & O. J. Mesa (1993), Metodologías de predicción de la hidrología Colombiana considerando el fenómeno El Niño/Oscilación del Sur (ENOS), *Revista Atmósfera*, No. 20.
- Poveda, G., & O. J. Mesa (1996), Las fases extremas del fenómeno ENSO (El Niño y La Niña) y su influencia sobre hidrología de Colombia, *Ingeniería Hidráulica en México*, Vol. XI, No. 1, 21-37.
- Poveda, G., & O. J. Mesa (1997), Feedbacks between hydrological processes in tropical South America and large-scale oceanic-atmospheric phenomena, *Journal of Climate*, 10, 2690-2702.
- Poveda, G., & O. J. Mesa (1999), La corriente de chorro superficial del oeste (del CHOCÓ) y otras dos corrientes de chorro atmosféricas sobre Colombia: Climatología y variabilidad durante las fases del ENSO, *Rev. Academia Colombiana de Ciencias*, Vol. 23, No. 89, 517-528.
- Poveda, G., & O. J. Mesa (2000), On the existence of Lloró (the rainiest locality on Earth): Enhanced ocean-atmosphere-land interaction by a low-level jet, *Geophysical Research Letters*, 27, 1675-1678.
- Poveda, G., M. M. Gil, & N. Quiceno (1999), The relationship between ENSO and the annual cycle of Colombia's hydro-climatology, 10th Symposium on Global Change Studies, Am. Meteorol. Soc., Dallas, Tex.
- Poveda, G., A. Jaramillo, M. M. Gil, N. Quiceno, & R. Mantilla (2001), Seasonality in ENSO related precipitation, river discharges, soil moisture, and vegetation index (NDVI) in Colombia, *Water Resources Research*, 37(8), 2169-2178.
- Poveda G., Mesa O., Agudelo P., Alvarez J. F., Arias P., Moreno H., Salazar L. F., Toro V., & S. Vieira (2005), The diurnal cycle of precipitation in the tropical Andes of Colombia, *Monthly Weather Review*, 133, 228-240.

- Poveda, G., Vélez, J. I., Mesa,** and co-authors (2007), Linking long-term water balances and statistical scaling to estimate river flows along the drainage network of Colombia, *Journal of Hydrological Engineering*, 12(1), 4-13.
- Poveda, G., P. R. Waylen, & R. Pulwarty** (2006), Modern climate variability in northern South America and southern Mesoamerica, *Palaeogeog., Palaeoclim., & Palaeoecol.*, 234, 3-27.
- Poveda, G., E. Aristizábal, E., & J. M. Bedoya** (2009), Coherent bi-modal annual and shifting-phase diurnal cycles of precipitation in a region of Colombia's Central Andes. En preparación.
- Poveda-Jaramillo, G., & C. E. Puente** (1993), Strange attractors in atmospheric boundary-layer turbulence, *Boundary-Layer Meteorology*, 64 (1-2), 175-197.
- Quintarelli, F.** (1993), Acoustic sounder observations of atmospheric turbulence parameters in a convective boundary layer, *Journal of Applied Meteorology*, 32(8), 1433-1440.
- Salas, J. D., J. W. Delleur, V. Yevjevich, & W. L. Lane** (1980), *Applied Modeling of Hydrologic Time Series*, Water Resources Publications, Littleton, CO, 484 págs.
- Shannon, C. E.** (1948), A mathematical theory of communication, *Bell Sys. Tech. J.*, 27, 379-423.
- Shukla, J., & D. S. Gutzler** (1983), Interannual variability and predictability of 500 mb geopotential heights over the northern hemisphere, *Monthly Weather Review*, 111 (6), 1273-1279.
- Siddiqui, M. M.** (1976), The asymptotic distribution of the range and other functions of partial sums of stationary processes, reservoir storage with dependent, periodic inputs, *Water Resources Research*, 12(6), 1271-1276.
- Simon, G., & M. Verleysen** (2007), High-dimensional delay selection for regression models with mutual information and distance-to-diagonal criteria, *Neurocomputing* 70, 1265-1275.
- Snow, J. W.** (1976), The climate of northern South America. En: *Climates of Central and South America*, W. Schwertfeger (Ed.), Elsevier, 295-403.
- Sullivan, P. J.** (1971), Longitudinal dispersion within a two-dimensional turbulent shear flow, *Journal of Fluid Mechanics*, 49(3), 551-576.
- Takens, F.** (1981), Detecting strange attractors in turbulence, *Lecture Notes in Mathematics*, 898, Springer Verlag, New York.
- Taylor, G. I.** (1921), Diffusion processes by continuous movements, *Proc. London Math. Soc.*, 20(2), 196-211.
- Taylor, G. I.** (1938), The spectrum of turbulence, *Proc. R. Soc. London, Ser. A*, 164, 476-490.
- Tootle, G. A., T. C. Piechota, & F. Gutiérrez** (2008), The relationships between Pacific and Atlantic Ocean sea surface temperatures and Colombian streamflow variability, *Journal of Hydrology*, 349(3-4), 268-276.
- Troutman, B. M.** (1978), Reservoir storage with dependent, periodic inputs, *Water Resources Research*, 14(3), 395-401.
- Vanmarcke, E.**, *Random Fields: Analysis and Synthesis*, 382 págs., The M.I.T. Press, Cambridge, 1983. Disponible en: <http://www.princeton.edu/~wilding/rbs/vanmEZ01.htm>.
- Velasco, I., & M. Frisch** (1987), Mesoscale convective complexes in the Americas, *Journal of Geophysical Research*, 92 (D8), 9591-9613.
- Warner, T. T., B. E. Mapes, & M. Xu** (2003), Diurnal patterns of rainfall in northwestern South America. Part II: Model simulations, *Monthly Weather Review*, 131, 813-829.
- Waylen, P. R., & G. Poveda** (2002), El Niño-Southern Oscillation and aspects of western South America hydroclimatology, *Hydrol. Proc.*, 16, 1247-1260.
- Zawadzki, I. I.** (1973), Statistical properties of precipitation patterns, *Journal of Applied Meteorology*, 12, 459-472.
- Zawadzki, I. I.**, (1987), Fractal structure and exponential decorrelation in time, *Journal of Geophysical Research*, 92, D8, 9586-9590.

Recibido el 14 de mayo de 2009

Aceptado para su publicación el 10 de agosto de 2009

# CLIMA DE OLAJE EN EL PACÍFICO SUR DE COLOMBIA, DELTA DEL RÍO MIRA: COMPARACIONES ESTADÍSTICAS Y APLICACIÓN A PROCESOS COSTEROS

Por

Juan Camilo Restrepo L.<sup>1,2</sup>, Luis Otero D.<sup>1,2</sup>, & Sergio A. López I.<sup>3</sup>

## Resumen

**Restrepo L., J. C., L. Otero D. & S. A. López I.:** Clima de oleaje en el Pacífico Sur de Colombia, delta del río Mira: comparaciones estadísticas y aplicación a procesos costeros. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **33**(128): 357-375, 2009. ISSN 0370-3908.

Para determinar el comportamiento del oleaje en el delta del río Mira se propagaron dos series de datos de oleaje (1979-2000) desde aguas profundas, la primera se obtuvo de la base de datos mundial de oleaje visual ICOADS y la segunda fue generada por medio del modelo de tercera generación Wave Watch III. Se estimó la altura del oleaje durante su tránsito hacia aguas someras después de sufrir los efectos de asomeramiento, refracción-difracción, disipación por fricción con el fondo y rotura del oleaje. Además, se obtuvieron datos de oleaje in-situ recolectados en el frente deltaico del río Mira utilizando un correntómetro AWAC ADCP (600 kHz). El clima de oleaje en aguas profundas se caracteriza por un oleaje proveniente del SW y SSW, con alturas significativas que se encuentran entre 0.29 y 2.23 m, y periodos pico que varían entre 5.0 y 23.0 s. Los procesos de refracción-difracción y asomeramiento ocasionan diferencias significativas en la altura de la ola de una región a otra, generando alturas superiores a 3.0 m en proximidad a la línea de costa cuando el oleaje incidente proviene del NNW y presenta periodos pico del orden de 18 s.

**Palabras clave:** clima de oleaje, altura significativa de oleaje, periodo pico, asomeramiento, refracción-difracción, Pacífico colombiano.

- 1 Área de Manejo Integral de Zonas Costeras, Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas – Dirección General Marítima. Escuela Naval Almirante Padilla, Isla de Manzanillo – Barrio El Bosque. Cartagena, Bolívar. Tel.: +57(5)6694465 Ext.: 105. Correo electrónico: jrestrepo@dimar.mil.co; lotero@dimar.mil.co
- 2 Centro Control de Contaminación del Pacífico – Dirección General Marítima. Capitanía de Puerto de Tumaco (CCCP), vía al Morro. Tumaco, Nariño. Tel.: +57(2) 7272637 Ext.: 105.
- 3 Maestría en Ciencias de la Tierra, Universidad Eafit. Avenida las Vegas, Carrera 49 No. 7 sur 50. Medellín, Antioquia. Tel.: +57(4)2619535. Correo electrónico: slopezis@eafit.edu.co

### Abstract

We propagated two register of wave data (1979-2000) from deep waters to evaluate the wave dynamic in the Mira river delta. The first wave data series was obtained from the ICOADS - visual wave world database and the second was generated for NOAA through the Wave Watch III - third generation wave numerical model. We calculated statistics of wave in deep waters and estimated the significant wave height in shallow waters considering processes of shoaling, refraction-diffraction, dissipation due to bottom friction and wave breaking. Also, using an AWAC ADCP current meter (600 kHz) we measured wave parameters in the front of the Mira river delta. The wave climate in deep waters is characterized by waves coming from SW and SSW, with significant height between 0.29 and 2.23 m and peak periods changing from 5.0 to 23.0 s. The processes of shoaling and refraction-diffraction originate significant differences in wave height from one region to another, generating heights higher than 3.0 in nearshore when the incident waves comes from NNW and are characterized by peak periods of 18 s.

**Key words:** wave climate, wave significant height, peak period, shoaling, refraction-diffraction, Pacific of Colombia.

### 1. Introducción

El oleaje representa una de las fuentes dominantes de energía en gran parte de las zonas costeras, interviniendo de manera significativa en la circulación, el transporte de sedimentos, y el modelamiento de las costas, entre otros factores (**Wright y Coleman**, 1973). En este contexto, el conocimiento de los procesos de oleaje permite comprender mejor la dinámica de los sistemas costeros, que depende de un amplio conjunto de parámetros hidrodinámicos, atmosféricos, morfológicos y biológicos (**Haslett**, 2000). Este conocimiento es esencial antes de abordar preguntas relacionadas con la protección costera, el control ambiental y el desarrollo sostenible (**Komar**, 1998; **Bird**, 2000). De igual forma, la predicción de estados de mar es fundamental para la navegación y el mantenimiento de puertos y canales de navegación (**GIOC**, 2002a, 2002b; **USGS**, 2002).

A pesar de la importancia del clima de oleaje en los contextos oceanográfico, ambiental y económico, en Colombia no existen observaciones o datos continuos de oleaje (**Tejada**, 2002; **Agudelo et al.**, 2005). Hasta ahora, el clima de oleaje ha sido determinado principalmente por medio de la utilización de ecuaciones empíricas que emplean información del campo de vientos como dirección, velocidad y "fetch" (e.g. método de **Bretschneider**) (e.g. **Javelaud**, 1986; **González et al.**, 1992; **Martínez et al.**, 1995; **Correa y González**, 1998), el análisis y procesamiento de datos sobre oleaje visual implementado por la Organización Meteorológica Mundial, que finalmente son recolectados y filtrados por NOAA (National Ocean and Atmospheric Administration) en la base de datos COADS - ICOADS (The International Comprehensive Ocean-Atmosphere

Data Set Project) (e.g. **Restrepo et al.**, 2002; **Tejada**, 2002a; **Agudelo et al.**, 2005; **Restrepo y López**, 2007) y la implementación de modelos numéricos de generación de oleaje en aguas profundas (e.g. WAM, NedWAN, WaveWatch III) (**Lonin et al.**, 1996; **Agudelo**, 2003; **Toro**, 2006).

Una de las primeras caracterizaciones del clima de oleaje en el Caribe colombiano fue realizada por **Javelaud** (1986), quien por medio del método de **Bretschneider** (i.e. **Bretschneider**, 1954; **Bretschneider y Reid**, 1954) utilizó datos de dirección e intensidad del campo de vientos y el "fetch" para obtener estadísticos básicos de oleaje como altura promedio, dirección y periodo. Estudios posteriores han empleado los resultados obtenidos por **Javelaud** (1986) para realizar análisis oceanográficos y geomorfológicos en sitios específicos del litoral Caribe colombiano, como por ejemplo en los sectores comprendidos entre los golfos de Urabá y de Morrosquillo (**Pujos y Javelaud**, 1991; **Molina et al.**, 1994; **Serrano**, 2004), bocas de Ceniza y la Sierra Nevada de Santa Marta (**Martínez y Molina**, 1992; **Bernal**, 1996; **Molina et al.**, 1999), Santa Marta y punta Morro Hermoso (**Molina**, 1993), entre otros. En los últimos años, **Agudelo et al.** (2005) analizaron datos de oleaje proporcionados por la base de datos ICOADS y aplicaron ecuaciones de corrección de altura de oleaje visual, obtenidas de la comparación con datos instrumentales de altura media recolectados por medio de una boya escalar de oleaje instalada por NOAA en el Caribe. Con estos resultados, **Agudelo et al.** (2005) calcularon los regímenes de oleaje, medio y de temporal, en aguas profundas del Caribe colombiano y desarrollaron una metodología de generación de oleaje para el paso de tormentas tropicales y

huracanes. Recientemente, **Lonin et al.**, (1996) han implementado para el Caribe colombiano un modelo hidrodinámico bidimensional (una versión ajustada del modelo NedWAN) que genera datos de oleaje a partir de campos horarios de viento, con el objetivo de desarrollar sistemas de alerta para diferentes amenazas de origen marino (i.e. ENSO, mar de leva, oleaje de temporal, contaminación marina).

La caracterización inicial del oleaje en el Pacífico colombiano se concentró en los deltas de los ríos San Juan y Mira, y fue realizada a partir observaciones efectuadas en cortos periodos de tiempo y del análisis y procesamiento de datos de oleaje visual obtenidos de la base de datos ICOADS (e.g. **González et al.**, 1992, 1998; **López et al.**, 1993; **Martínez et al.**, 1995; **Correa**, 1996; **Correa y González**, 1998; **Restrepo et al.**, 2002), encontrando que en estas zonas se presentan condiciones intermedias de energía de oleaje (**Correa**, 1996; **Restrepo et al.**, 2002). También, se desarrollaron dos trabajos en los que se determinó el régimen de oleaje en el Pacífico colombiano con dos bases de datos diferentes, el primero utilizó datos visuales de la base de datos ICOADS (**Tejada**, 2002a), mientras que el segundo empleó datos de oleaje en aguas profundas simulados numéricamente mediante el modelo WaveWatch III (**Agudelo**, 2003). **Tejada** (2002a) desarrolló un módulo informático que permite manejar y procesar datos de oleaje visual ICOADS en las costas de Colombia (i.e. OLAS – disponible para el Caribe y el Pacífico colombiano). A partir de la información de datos visuales se estimaron las características del oleaje para regímenes medios en aguas profundas y en sitios de interés en la costa, generando información relacionada con el régimen medio escalar y direccional de alturas de oleaje, el régimen medio escalar y direccional de periodos, la distribución de probabilidad conjunta entre altura y periodo, la altura de ola y el periodo significativo, el flujo medio de energía, entre otros (**Tejada**, 2002a; 2002b). Por su parte, **Agudelo** (2003) analizó datos sintéticos de oleaje generados por el modelo WaveWatch III (**Tolman**, 2002a, 2002b), y los propagó hacia diferentes puntos del litoral Pacífico utilizando un modelo simplificado basado en la teoría del rayo, considerando únicamente procesos de refracción y asomeramiento, y una batimetría recta y paralela (i.e. utilizando la pendiente media de la costa) y con el fin de estimar los regímenes medio y extremal del oleaje en puntos de interés y calcular cotas de inundación integrando datos de marea y oleaje (**Agudelo**, 2003).

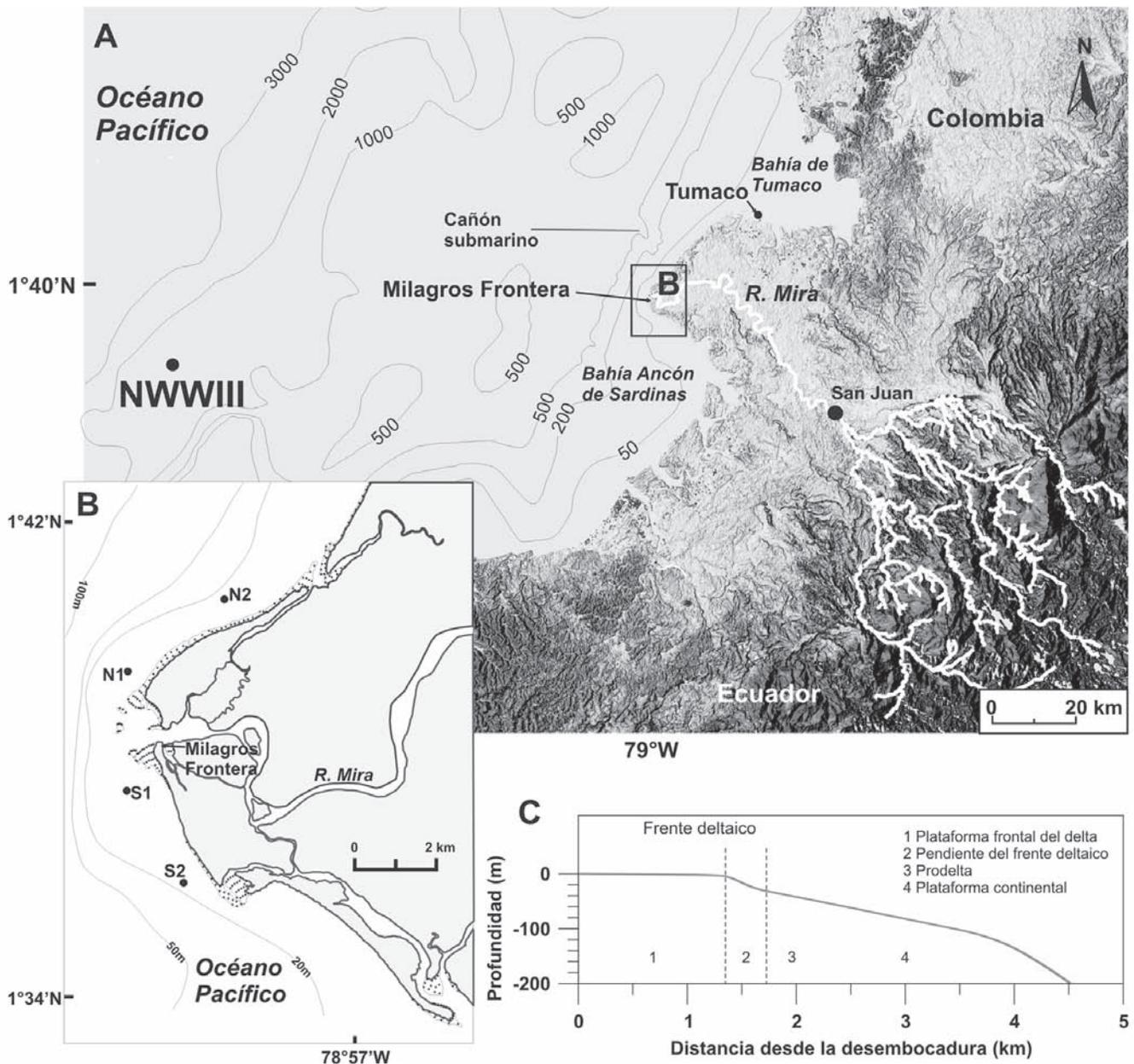
El análisis de la base de datos COADS – ICOADS también permitió que **Restrepo y López** (2007) determinaran el clima de oleaje en los principales deltas del Caribe (Mag-

dalena, Sinú, Atrato) y el Pacífico (San Juan, Patía, Mira) colombiano, obtuvieran datos de altura media, altura máxima, altura significativa, y periodo promedio en la plataforma frontal de estos deltas, y calcularan indicadores de poder marino como flujo de energía del oleaje y relación de atenuación del oleaje, entre otros (**Restrepo y López**, 2007).

La síntesis anterior busca resaltar la dispersión de información relacionada con parámetros de oleaje y la ausencia de datos instrumentales de adecuada resolución temporal en los litorales colombianos. En este contexto, el objetivo central de este trabajo es presentar una caracterización del clima de oleaje en el Pacífico sur de Colombia (delta del río Mira), obtenida a partir del análisis de la información disponible (i.e. ICOADS, WaveWatch III) y de la integración de datos estacionales de oleaje obtenidos en campo. Específicamente, este estudio busca (1) presentar y analizar la información básica de oleaje disponible como datos visuales (ICOADS), datos del modelo numérico NOAA WaveWatch III, e información de oleaje obtenida in-situ utilizando un correntómetro acústico AWAC ADCP (600 kHz.), (2) establecer una comparación entre los datos obtenidos a partir de estas fuentes de información, y (3) presentar y discutir el efecto de los procesos de refracción-difracción y asomeramiento sobre la propagación del oleaje en aguas someras del delta del río Mira.

## 2. Área de estudio

Para los fines de este estudio el sector Pacífico sur de Colombia ha sido delimitado entre las latitudes 1.0°N y 2.0°N, y las longitudes 79.0°W y 82.0°W (Figura 1), en un área que incluye los sitios en los que se obtuvieron los datos de oleaje, y que se enmarca geográficamente por la bahía de Tumaco y el delta del río Mira. La bahía de Tumaco constituye la mayor entrante de la costa Pacífica colombiana con un área de 350 km<sup>2</sup>, la zona interior de la bahía se caracteriza por presentar profundidades someras menores a 10 m., mientras que en la zona exterior la profundidad aumenta significativamente hasta alcanzar profundidades de 1000 m., aproximadamente a 40 km del límite de la plataforma continental (**CCCP**, 2003) (Figura 1). El delta del río Mira tiene una superficie subaérea de 520 km<sup>2</sup>, que se extiende desde el ápice ubicado aproximadamente a 20 km de la línea de costa. El plano deltaico subaéreo tiene un gradiente de  $53.3 \times 10^{-5} \text{ m}^{-1}$ . La fracción subacuosa del delta se puede dividir en tres zonas: (1) los planos submareales (i.e. plano deltaico subacuoso) de menos de 5 m de profundidad, (2) el frente deltaico a profundidades que oscilan entre 5 m y 40 m, y (3) el prodelta a profundidades mayores de 40 m. El límite entre el plano submareal y el frente deltaico se localiza aproximadamente a 1.4 km costa



**Figura 1.** Pacífico sur de Colombia - Área de estudio que incluye los sitios en los que se obtuvieron los datos de oleaje, y que se enmarca geográficamente por la bahía de Tumaco, el delta del río Mira, y la bahía Ancón de Sardinas. Se seleccionaron datos ICOADS de oleaje entre las latitudes 1.0°N y 2.0°N y las longitudes 79.0°W – 82.0°W, y se procesó una serie de oleaje correspondiente al lugar más cercano al área de estudio (1.5°N, 80.0°W) generadas por el modelo NWWIII; (B) se realizaron mediciones de oleaje utilizando un correntómetro AWAC ADCP (600 kHz.) en cuatro estaciones ubicadas en la plataforma deltaica del río Mira: Norte 2 (N2), Norte 1 (N1), Sur 1 (S1), y Sur 2 (S2); (C) perfil batimétrico longitudinal obtenido en el frente deltaico del río Mira.

afuera. El gradiente del plano submareal es de  $3.57 \times 10^{-3} \text{ m m}^{-1}$ , mientras que la pendiente del frente deltaico es de  $0.02 \text{ m m}^{-1}$ . Todo el sistema ha sido construido sobre una plataforma continental con una amplitud de 4.5 km.

El Pacífico sur de Colombia se caracteriza por fenómenos locales de viento que dependen de la diferencia de temperatura entre la superficie del mar y la tierra causada por la radiación solar. Otro factor que determina el patrón

de vientos en esta zona está relacionado con la incidencia de los vientos Alisios, que se ven afectados por el desplazamiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (CCCP, 2003). Cuando la ZCIT se ubica sobre este sector, convergen los vientos Alisios provenientes del Noreste y los Alisios del Sureste. Cuando la ZCIT se desplaza hacia el Norte, en la región predominan los vientos del sureste, que adquieren localmente componentes SW y NW, mientras que durante los meses de enero a marzo, cuando la ZCIT se desplaza hacia el sur, predominan los vientos provenientes desde el norte (CCCP, 2003).

Correa (1996) determinó que esta zona se caracteriza por presentar alturas medias de oleaje que varían entre 0.5 m. y 1.5 m., con periodos que oscilan entre 8 s. y 10 s. Por su parte, Restrepo y López (2007) señalan que este sector se caracteriza por presentar un oleaje tipo swell proveniente del suroeste, con alturas medias de 1.3 m. en aguas profundas, y por la ocurrencia de procesos significativos de refracción y fricción en la plataforma, que dan lugar a que la altura de oleaje disminuya cerca de un 20% con respecto a su amplitud en aguas profundas.

La serie de datos del mareógrafo de Tumaco (1953-2000) indica que las mareas son típicamente semi-diurnas, con un rango mareal promedio de 2.6 m, y un máximo promedio de 3.1 m. Además, el análisis de regresión de los datos de nivel del mar ha mostrado una tasa general de descenso de  $\sim 1.14 \text{ mm a}^{-1}$ , que puede estar relacionada con la convergencia tectónica de placas y el levantamiento en algunos segmentos de la costa (Restrepo y López, 2007).

### 3. Datos y métodos

Para determinar el comportamiento del oleaje en el área de estudio se analizaron dos series de datos de oleaje (1979-2000) en aguas profundas, la primera se obtuvo de la base de datos mundial de oleaje visual ICOADS (Woodruff *et al.*, 1998; Díaz *et al.*, 2002) y la segunda fue generada por medio del modelo de tercera generación Wave Watch III desarrollado por la NOAA (Tolman, 2002a, 2002b). Luego de obtener los estadísticos básicos de oleaje en aguas profundas se estimó la altura del oleaje durante su tránsito hacia aguas someras después de sufrir los efectos de asomeramiento, refracción-difracción, disipación por fricción con el fondo y rotura del oleaje. Además, se obtuvieron datos de oleaje in-situ recolectados en el frente deltaico del río Mira utilizando un correntómetro AWAC ADCP (600 kHz), durante monitoreos realizados en 2005 y 2006 (Figura 1). A continuación se describen las características más significativas de cada una de las bases de datos consultadas y los procedimientos efectuados para el procesamiento de los datos.

### 3.1. Oleaje en aguas profundas

#### 3.1.1. Datos ICOADS

La Organización Meteorológica Mundial ha desarrollado, con la participación de buques mercantes, la base de datos mundial sobre oleaje visual. Estos datos son tomados por observadores a bordo de barcos de tráfico marítimo comercial, que al recopilar la información la transmiten por radio a centros internacionales que se encargan de su compilación, almacenamiento y distribución (Tejada, 2002a). Esta base de datos, conocida como ICOADS (The International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set Project), es el resultado de un proyecto conjunto desarrollado por la NOAA, el Instituto Cooperativo para Investigaciones en Ciencias Ambientales (Cooperative Institute for Research in Environmental Sciences – CIRES) y el Centro Nacional de Investigaciones Atmosféricas (National Center for Atmospheric Research - NCAR) de los Estados Unidos (Díaz *et al.*, 2002).

Se obtuvo información entre 1979 y 2000 de la base de datos ICOADS en los siguientes campos: (1) longitud y latitud de cada observación, (2) fecha y (3) hora de la observación, (4) altura y (5) período visual del oleaje, y (6) dirección del oleaje. De acuerdo con el sistema de almacenamiento de datos del programa ICOADS, los períodos observados son aproximados hasta el segundo más cercano, la altura de oleaje visual se registra en intervalos de 0.5 m., y la dirección del oleaje es agrupada mediante códigos de clasificación en cuadrantes de arribo con un rango de  $9^\circ$  (Díaz *et al.*, 2002). Teniendo en cuenta estas características se seleccionaron datos entre las latitudes  $1.0^\circ\text{N}$  y  $2.0^\circ\text{N}$  y las longitudes  $79.0^\circ\text{W}$  –  $82.0^\circ\text{W}$ , encontrando así un total de 3796 datos ICOADS, los cuales fueron reclasificados utilizando solamente aquellos datos con información simultánea en los campos de altura visual, período visual y dirección del oleaje. Esta reclasificación se realizó con el fin de obtener una caracterización completa del clima marítimo que incluya altura, período y dirección de arribo del oleaje. Por lo tanto, para este análisis se obtuvo una base de datos derivada de ICOADS con un total de 1563 datos de oleaje visual.

Los datos de oleaje visual presentan imprecisiones relacionadas con aspectos como entrenamiento y experiencia del observador, altura del punto de observación, altura de puntos de referencia, entre otros (Tejada, 2002a). Por lo tanto, es necesario transformar los datos visuales en alturas significativas y periodos utilizando funciones de transferencias obtenidas por medio de la comparación entre registros de datos visuales e instrumentales realizados en forma simultánea (Copeiro, 2000). Aun cuando en Colom-

bia no se han realizado este tipo de comparaciones, existen funciones de transferencia obtenidas a escala global y regional que pueden ser utilizadas en el ámbito local (e.g. **Hogben y Lumb**, 1967; **Jardine**, 1977, 1979; **Guedes Soares**, 1986; **PCM**, 1991). Teniendo en cuenta el objeto de este estudio y la forma en la cual se almacenan los datos de altura de oleaje visual en el proyecto ICOADS (i.e. incrementos de 0.5 m.), se seleccionó la función de transferencia propuesta por el programa de Clima Marítimo Español, considerando que su aplicación permite disminuir las imprecisiones derivadas de sobreestimaciones efectuadas por el observador (**PCM**, 1991):

$$H_s = 0.54 + 0.59H_v \quad (1)$$

en donde  $H_s$  es la altura significativa (m) y  $H_v$  es la altura de oleaje visual (m). Finalmente, los datos fueron clasificados por cuadrante de arribo ( $22.5^\circ$ ) y a nivel estacional para definir la dirección predominante, la altura significativa y el periodo pico del oleaje incidente en el sistema deltaico del río Mira.

### 3.1.2. Datos WaveWatch III

El modelo numérico WaveWatch III (NWWIII) es un modelo de generación de oleaje de tercera generación, en el que los procesos físicos que describen el crecimiento y decaimiento del oleaje son parametrizados de manera explícita e incluyen el cálculo de las interacciones no-lineales del oleaje individual. Estos modelos proporcionan una relación estadística de un estado de mar y no permiten obtener una descripción determinística de un evento (**Tolman**, 1992; **Tolman y Chalikov**, 1994).

El modelo NWWIII fue desarrollado para efectuar pronósticos del comportamiento del oleaje en el ámbito de la oceanografía operacional (**Tolman**, 1992; **Tolman y Chalikov**, 1994), y fue validado a escala global utilizando datos de altimetría satelital (ERS 1) y boyas escalares de oleaje (**Tolman**, 2002). Además, los datos obtenidos durante el proceso de validación fueron comparados con datos generados por el modelo WAM. La validación del modelo mostró óptimos resultados a escala global, con errores cuadráticos medios relativos del orden del 15% con respecto a la altura media de oleaje registrada por medio de boyas escalares y altimetría satelital. Además, el modelo NWWIII mostró un mejor desempeño que el modelo WAM en el pronóstico de parámetros de oleaje, especialmente en las zonas tropicales y en la predicción de niveles extremos de oleaje (**Tolman**, 2002). Los errores asociados a los modelos de generación de oleaje están relacionados con el método de resolución de las ecuaciones, la imprecisión de los datos de entrada, y la resolución espacial y temporal

del dominio de cálculo (**Agudelo**, 2003; **GIOC**, 2004). Por lo tanto, es necesario utilizar datos instrumentales de altura de oleaje obtenidos a escala regional para calibrar los datos generados por medio del modelo NWWIII, y así establecer una relación entre los parámetros de altura de ola generados por el modelo numérico y las medidas instrumentales de altura de ola significativa (**Wittmann**, 2001; **GIOC**, 2004).

Para la calibración de los datos NWWIII generados frente a las costas de Suramérica en el Pacífico ecuatorial se ha utilizado una boya escalar de oleaje instalada por NOAA en aguas profundas frente a la costa de Perú (boya NOAA 32302), debido a su ubicación geográfica ( $18.0^\circ\text{S}$ ,  $85.0^\circ\text{W}$ ) y a la extensión de la serie de datos (i.e. 9 años) (**GIOC**, 2004). Utilizando un punto de generación NWWIII situado en la posición de la boya NOAA 32302, el **GIOC** (2004) comparó datos instrumentales de altura de oleaje registrados a escala horaria con datos de altura significativa simulados cada tres horas mediante NWWIII para el periodo comprendido entre 1986 y 1995, encontrando que en promedio, los datos instrumentales eran mayores en un 5% con respecto a los datos sintéticos. Finalmente, la comparación de 21 percentiles de las series instrumentales y sintéticas de datos de altura de oleaje, permitieron que el **GIOC** (2004) obtuviera una curva de ajuste para los datos de altura significativa generados por el modelo NWWIII (ecuación 2):

$$H_s = 0.297 + 0.968H_{NWWIII} \quad (2)$$

en donde  $H_{NWWIII}$  es la altura significativa (m) generada por medio del modelo NWWIII, y  $H_s$  es la altura de oleaje significativa (m) corregida usando datos instrumentales.

Se recolectaron series de oleaje generadas por el modelo NWWIII para diferentes sitios en el Pacífico colombiano, de las cuales se utilizó la correspondiente al lugar más cercano al área de estudio ( $1.5^\circ\text{N}$ ,  $80.0^\circ\text{W}$ ) (Figura 1) (**Graham y Díaz**, 2001). La serie de datos obtenida y ajustada por medio de la ecuación (2), con un total de 64544 datos, contiene información de estados de mar generada cada tres horas durante enero de 1979 y diciembre de 2000. La información analizada consta de valores de altura de ola significativa ( $H_s$ ), periodo pico ( $T_p$ ) y dirección dominante ( $D_p$ ), y fue clasificada por cuadrante de arribo ( $22.5^\circ$ ) y a nivel estacional para definir la dirección predominante, la altura significativa y el periodo pico del oleaje incidente en el sistema deltaico del río Mira.

## 3.2. Oleaje en aguas someras

### 3.2.1. Propagación del oleaje en aguas someras

Con el fin de evaluar el efecto de los procesos de asomeramiento, refracción, difracción, disipación y rotura

sobre la propagación del oleaje en aguas someras, se seleccionaron estados de mar (i.e.  $H_s$ ,  $F_p$ ,  $D_p$ ) característicos en aguas profundas que fueron propagados hacia diferentes puntos de la desembocadura del río Mira, mediante el modelo numérico de propagación de oleaje Oluca-SP (GIOC, 2002b). Este modelo de propagación de oleaje utiliza la aproximación parabólica de la ecuación de la pendiente suave, y sirve para modelar la propagación de un espectro direccional sobre una batimetría irregular considerando los procesos de asomeramiento, refracción-difracción, disipación por fricción con el fondo y rotura del oleaje (Kirby y Dalrymple, 1986a, 1986b). Este modelo no incluye los efectos del viento y la aceleración de Coriolis, y considera condiciones de presión constante en la superficie libre (GIOC, 2002b).

Para ejecutar el modelo numérico de propagación de oleaje Oluca-SP es preciso seleccionar el método paramétrico de resolución espectral y definir como dato de entrada un estado de mar direccional en el contorno exterior, caracterizado por un espectro bidimensional, discretizado en componentes de frecuencia y dirección que son propagados de manera simultánea. Además, como parámetros de entrada se debe fijar (1) el modelo para resolver el espectro, (2) las ecuaciones de cálculo para la disipación por rotura y fondo, (3) las condiciones de contorno en el dominio de cálculo, y (4) las condiciones de marea de referencia (GIOC, 2002b). El modelo espectral utilizado fue el TMA (i.e. Texel, Marsen and Arsløe) (Bouws *et al.*, 1985), que se aplica en zonas cercanas a la costa en donde las profundidades son relativamente poco profundas y las olas son afectadas por el fondo (USGS, 2002). Como datos de entrada se utilizaron parámetros de  $H_s$ ,  $F_p$ , y  $D_p$  definidos a partir del análisis del oleaje en aguas profundas. Por medio de la ecuación (3) se estimó la profundidad ( $d$ ) desde la cual se propagó el oleaje incidente (USGS, 2002),

$$\begin{aligned} d &= 0.5L_o \\ L_o &= \frac{gT_p^2}{2\pi} \end{aligned} \quad (3)$$

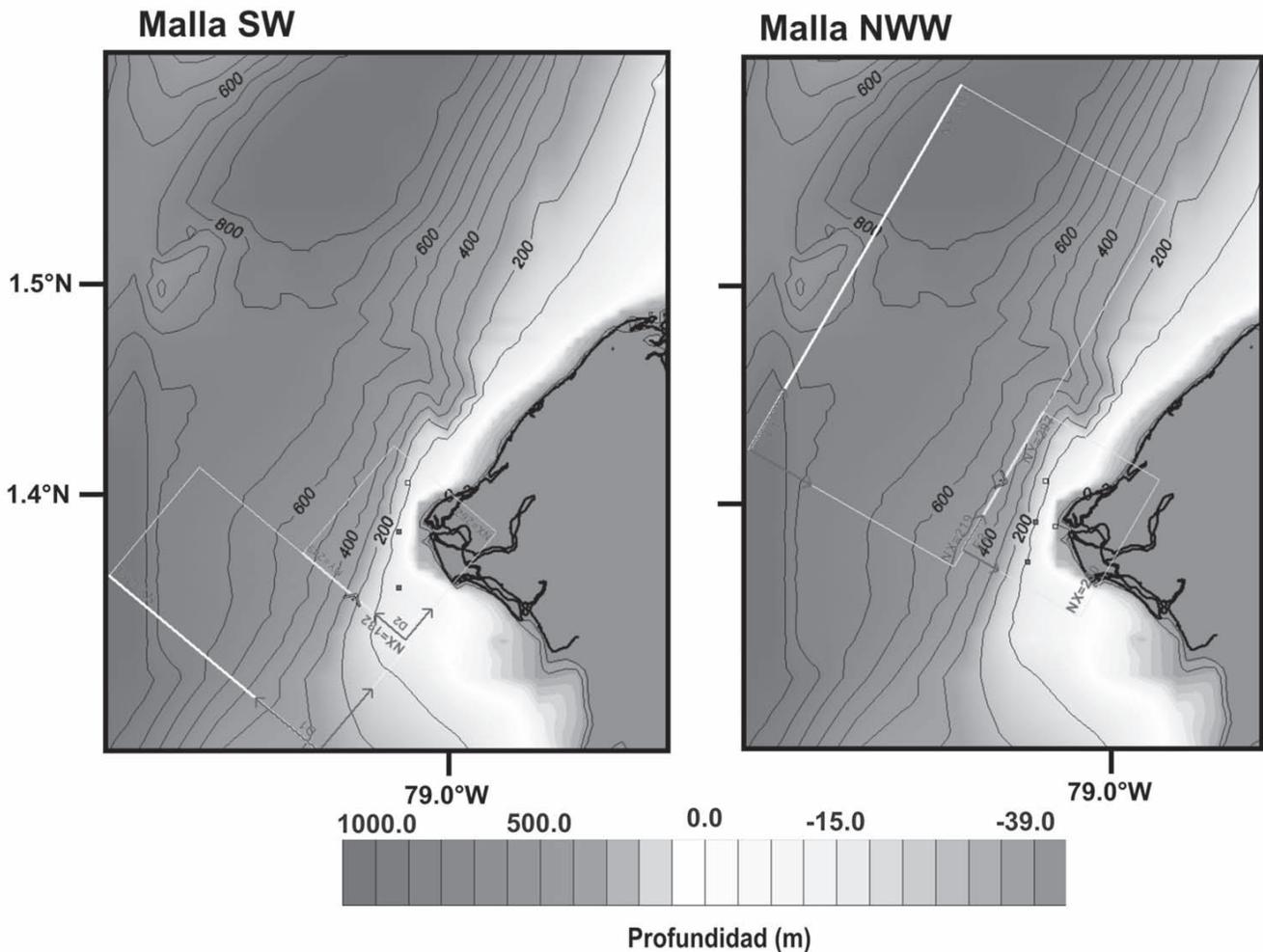
en donde,  $L_o$  es la longitud de onda del oleaje en aguas profundas,  $g$  la aceleración de la gravedad, y  $T_p$  el periodo típico del tren de olas que serán propagadas. Para resolver el espectro se utilizó el modelo compuesto (Kirby y Özkan, 1994), que cubre un mayor rango de profundidades de agua y por lo tanto permite una mejor aproximación a la dispersión del oleaje debido a la altura de ola significativa (GIOC, 2002b).

La presencia localizada de disipación de energía en el fondo provoca la difracción y atenuación del oleaje, y puede ser estimada por los modelos de capa límite laminar en superficie y fondo, capa límite turbulenta en el fondo y fondos porosos de arena. En campo las condiciones de oleaje hacen que la capa límite en el fondo sea siempre turbulenta, por lo que la disipación por fondo se calculó por medio del modelo de capa límite turbulenta en el fondo utilizando el coeficiente de fricción de Darcy-Weisbach ( $f$ ) (Dean y Dalrymple, 1984). El análisis de rotura es fundamental en un modelo de propagación en aguas someras y debe ser útil para estimar la pérdida de energía. El modelo Oluca SP permite seleccionar entre los modelos Battjes y Janssen (1978), Thornton y Guza (1983) y Winyu y Tomoya (1998). La disipación por rotura se estimó mediante el modelo de Thornton y Guza (1983), que se fundamenta en la similitud que existe entre la disipación de energía debido a la rotura del oleaje y la disipación de un “bore”, asumiendo que la distribución de alturas de ola en un punto es de tipo Rayleigh (Thornton y Guza, 1983). En los procesos de validación y calibración del modelo Oluca SP desarrollados por la Universidad de Cantabria se obtuvieron las mejores aproximaciones a la disipación de energía del oleaje con estos métodos (GIOC, 2002b).

La resolución numérica de las ecuaciones implica transformar el dominio de cálculo continuo en un dominio discreto, formado por una malla rectangular de cálculo (GIOC, 2002a). Se estableció un conjunto de dos pares de mallas anidadas con una resolución espacial de 50 m., orientadas de acuerdo con la dirección de propagación del oleaje (Figura 2). Los estados de mar direccionales seleccionados se propagaron teniendo como referencia el rango mareal promedio en la desembocadura del río Mira (2.6 m) (Otero, 2005; Restrepo y López, 2007).

### 3.2.2. Mediciones in-situ de oleaje: plataforma deltaica del río Mira

Se realizaron mediciones de altura significativa y periodo de oleaje en cuatro estaciones ubicadas en la plataforma deltaica del río Mira (Figura 1) utilizando un correntómetro AWAC ADCP (600 kHz.). Este equipo emplea tres sistemas independientes para estimar parámetros de oleaje: (1) sensor de presión, (2) sensor de velocidades orbitales, y (3) un sistema Acústico de Seguimiento Superficial (Acoustic Surface Tracking – AST). El sistema AST actúa como un detector estándar de rango acústico, en donde el haz central es usado para transmitir un pulso de baja amplitud (i.e. en comparación con las mediciones de velocidad que usan el efecto Doppler) que permite calcular la distancia que existe entre el transductor central y la superficie libre (Nortek, 2004).



**Figura 2.** Conjunto de mallas anidadas – sector desembocadura R. Mira. Las mallas exteriores (cuadro blanco) tienen una resolución espacial de 100 m., mientras que las mallas de detalle (cuadro gris) tienen una resolución espacial de 50 m

La configuración del correntómetro AWAC ADCP para la medición de oleaje se centra en la selección de una tasa de muestreo acorde con la profundidad de fondeo del equipo, las características del oleaje y la capacidad de almacenamiento de datos (Nortek, 2004). En cada una de las estaciones (Figura 1) se obtuvieron 1024 muestras de parámetros de oleaje a una tasa de recolección de 2 Hz., con intervalos de medición de una hora. La duración de los muestreos varió entre 15 y 26 horas, aproximadamente (Tabla 1). Esta configuración se considera apropiada para muestreos en zonas costeras con profundidades inferiores a 20 m. (Nortek, 2004).

Los datos registrados por los sensores de presión y velocidad son dependientes de la profundidad de fondeo

del equipo y de la frecuencia del oleaje, por lo que deben ser procesados antes de que puedan ser usados para caracterizar la dinámica del oleaje (Gordon y Lohrmann, 2001; Nortek, 2004). Por lo tanto, se emplearon rutinas en Matlab (e.g. Gordon y Lohrmann, 2001) que usan teoría lineal de oleaje para convertir los espectros de velocidad y presión en un espectro de elevación superficial, utilizando las siguientes expresiones,

$$C_{mp} = \left[ \frac{\text{Cosh}Kh}{\text{Cosh}K(h+z)} \right]^2 \frac{C_{pp}}{\rho^2 g^2} \quad (4)$$

$$C_{mv} = \left[ \frac{\text{Sinh}Kh}{\text{Cosh}K(h+z)} \right]^2 \frac{C_{uu}}{\sigma^2} \quad (5)$$

**Tabla 1.** Localización geográfica y profundidad de los sitios en los que se instaló un Correntómetro AWAC ADCP (600 kHz.) para obtener datos de oleaje in-situ, y fechas en las que se realizaron las campañas de medición.

Estación	Localización geográfica		Prof (m)	Muestreo	
	Latitud	Longitud		Inicio (fecha/hora)	Fin (fecha/hora)
Sur 1 (S1)	01°37'34.2N	79°00'43.1W	6.9	25-04-06/13:22	26-04-06/15:30
Sur 2 (S2)	01°36'10.8N	78°59'53.1W	8.6	22-09-06/16:15	23-09-06/14:00
Norte (N1)	01°40'32.1N	78°59'17.2W	11.9	23-04-07/16:50	24-04-07/11:57
Norte (N2)	01°39'36.6N	79°00'42.4W	5.2	26-04-06/13:55	27-04-06/12:20

**Nota.** Prof= profundidad, tomando como referencia el mayor nivel de marea registrado durante el periodo de muestreo.

en donde,  $C_{\eta p}$  y  $C_{\eta u}$  son los espectros de elevación superficial ( $\eta$ ) basados en presión ( $p$ ) y velocidad ( $u$ ), respectivamente.  $K$  es el número de onda,  $h$  es el nivel medio del mar con respecto al fondo,  $z$  es la distancia vertical con respecto al nivel medio del mar,  $\sigma$  es la frecuencia,  $\rho$  es la densidad del agua y  $g$  es la gravedad. La frecuencia y el número de onda están relacionados mediante la relación de dispersión de oleaje superficial (Gordon y Lohrmann, 2001),

$$\sigma^2 = gK \tanh Kh \quad (6)$$

## 4. Resultados y discusión

### 4.1. Clima de oleaje en aguas profundas

#### 4.1.1. Caracterización a partir de la base de datos derivada de ICOADS

Por medio del procesamiento de 1563 observaciones derivadas de ICOADS de dirección, periodo y altura de las olas, recopiladas entre los años 1979 y 2000 en el sector Pacífico sur de Colombia, se estableció que el clima de olas para el sector marino proximal y la plataforma costera del delta del río Mira está dominado en un 42% por la ocurrencia de trenes de oleaje provenientes de una zona de generación localizada al sur-suroeste (SSW) (Figura 3). En aguas profundas, estas olas presentan una altura promedio de  $1.39 \pm 0.3$  m, con un periodo promedio de  $8.5 \pm 3.1$  s (Tabla 2). También se destacan oleajes provenientes del sur y del suroeste (Figura 3), con alturas promedio de  $1.37 \pm 0.6$  m y  $1.39 \pm 0.3$  m, respectivamente. Los oleajes más intensos provienen del SSW y el S, con alturas significativas que pueden llegar hasta 3.2 y 9.3 m, respectivamente. Los mayores periodos se presentan cuando el oleaje incidente proviene del SSW y el W (Tabla 2 y Figura 3). En general, los datos registrados en esta base de datos señalan que la altura significativa varía entre 0.54 y 9.39 m, mientras que los periodos se encuentran entre 2.4 y 32.8 s (Tabla 2).

A escala estacional, el análisis de la base de datos derivada del programa ICOADS indica que durante el perio-

do comprendido entre los meses de abril a diciembre el oleaje predominante proviene del SSW, con alturas significativas promedio que varían entre  $1.22 \pm 0.3$  m en abril y  $1.46 \pm 0.4$  m durante septiembre, y periodos medios que se encuentran entre  $7.84 \pm 3.2$  s en diciembre y  $8.67 \pm 3.8$  s durante abril (Tabla 3). En el primer trimestre del año el oleaje se caracteriza por presentar, en promedio, alturas significativas del orden de  $1.20 \pm 0.3$  m y  $1.36 \pm 0.7$  m, y periodos de  $8.0 \pm 2.7$  s y  $8.6 \pm 3.7$  s, con predominio de oleajes provenientes del sur (S) y el nor-noroeste (NNW) (Tabla 3).

#### 4.1.2. Caracterización a partir de la base de datos derivada de NWWIII

El procesamiento y análisis de la serie de datos NWWIII (1979 – 2000) señala que el clima de olas para el sector marino proximal y la plataforma costera del delta del río Mira se caracteriza por un oleaje en aguas profundas con alturas significativas que se encuentran entre 0.29 y 2.23 m, y periodos que varían entre 5.0 y 23.0 s (Tabla 2). En cuanto a la dirección predominante, el clima de olas está dominado por trenes de olas provenientes del suroeste (SW) (47.2%) y sur-suroeste (SSW) (28.8%), caracterizados por alturas significativas de  $0.91 \pm 0.2$  m y  $0.92 \pm 0.2$  m, y periodos de  $13.8 \pm 1.8$  s y  $13.4 \pm 1.7$  s, respectivamente (Figura 3). También existe un componente significativo proveniente del noroeste-oeste (NWW) (10.8%), que presenta alturas significativas hasta de 2.23 m y periodos que varían entre 7.0 y 23.0 s (Tabla 2 y Figura 3). Los mayores periodos se presentan cuando el oleaje incidente proviene del NWW y el NW. Igualmente, los oleajes más intensos provienen de estos sectores, con alturas significativas que pueden llegar hasta 1.8 y 2.3 m, respectivamente (Tabla 2 y Figura 3).

La base de datos NWWIII indica que durante la mayor parte del año (marzo – diciembre) el oleaje proviene del SW y SSW, mostrando ligeras diferencias en la dirección predominante ( $210^\circ < D_p < 219^\circ$ ) durante este tiempo (Tabla 3). Este oleaje se caracteriza por periodos del orden de 13.8

**Tabla 2.** Resumen estadístico de dos series de oleaje (1979 – 2000) en aguas profundas para el sector Pacífico sur de Colombia. La primera se obtuvo de la base de datos mundial de oleaje visual - ICOADS y la segunda fue generada por medio del modelo de tercera generación Wave Watch III desarrollado por NOAA (NWWIII). Para la serie derivada de la base de datos ICOADS original (Woodruff et al., 1998; Díaz et al, 2002) y para la serie ajustada de la base de datos NWWIII (Graham y Díaz, 2001) se obtuvieron los valores mínimos, medios y máximos de dirección dominante ( $D_p$ ), altura significativa ( $H_s$ ), y periodo pico ( $T_p$ ), para cada una de las categorías establecidas.

	Dirección dominante $D_p$ (°)						Altura significativa $H_s$ (m)						Periodo pico $T_p$ (s)					
	ICOADS			NWWIII			ICOADS			NWWIII			ICOADS			NWWIII		
	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max
NW	304.0	318.9	326.0	304.0	304.8	308.0	0.83	1.34	2.01	0.49	0.97	1.85	8.1	8.4	15.3	8.0	16.5	23.0
NWW	282.0	294.9	303.0	282.0	296.2	303.0	0.84	1.33	1.72	0.49	1.02	2.23	4.8	9.3	20.0	7.0	14.4	23.0
W	259.0	266.7	281.0	259.0	270.2	281.0	0.84	1.24	2.02	0.29	0.93	1.94	2.5	8.0	32.8	7.0	13.2	19.0
SWW	237.0	240.5	247.5	237.0	246.3	258.0	0.84	1.32	2.61	0.29	0.87	1.65	2.4	8.4	24.7	5.0	13.0	19.0
SW	225.0	225.0	225.0	214.0	220.9	236.0	0.84	1.39	2.61	0.29	0.91	1.75	3.6	8.3	24.7	5.0	13.8	23.0
SSW	195.0	204.3	204.3	192.0	208.6	213.0	0.84	1.39	3.20	0.29	0.92	1.65	2.5	8.5	29.4	6.0	13.4	20.0
S	180.0	185.3	185.3	189.0	190.1	191.0	0.54	1.37	9.34	0.39	0.44	0.68	2.5	8.3	18.8	8.0	10.1	17.0

**Nota.** Min= mínimo; Prom= promedio; Max=máximo

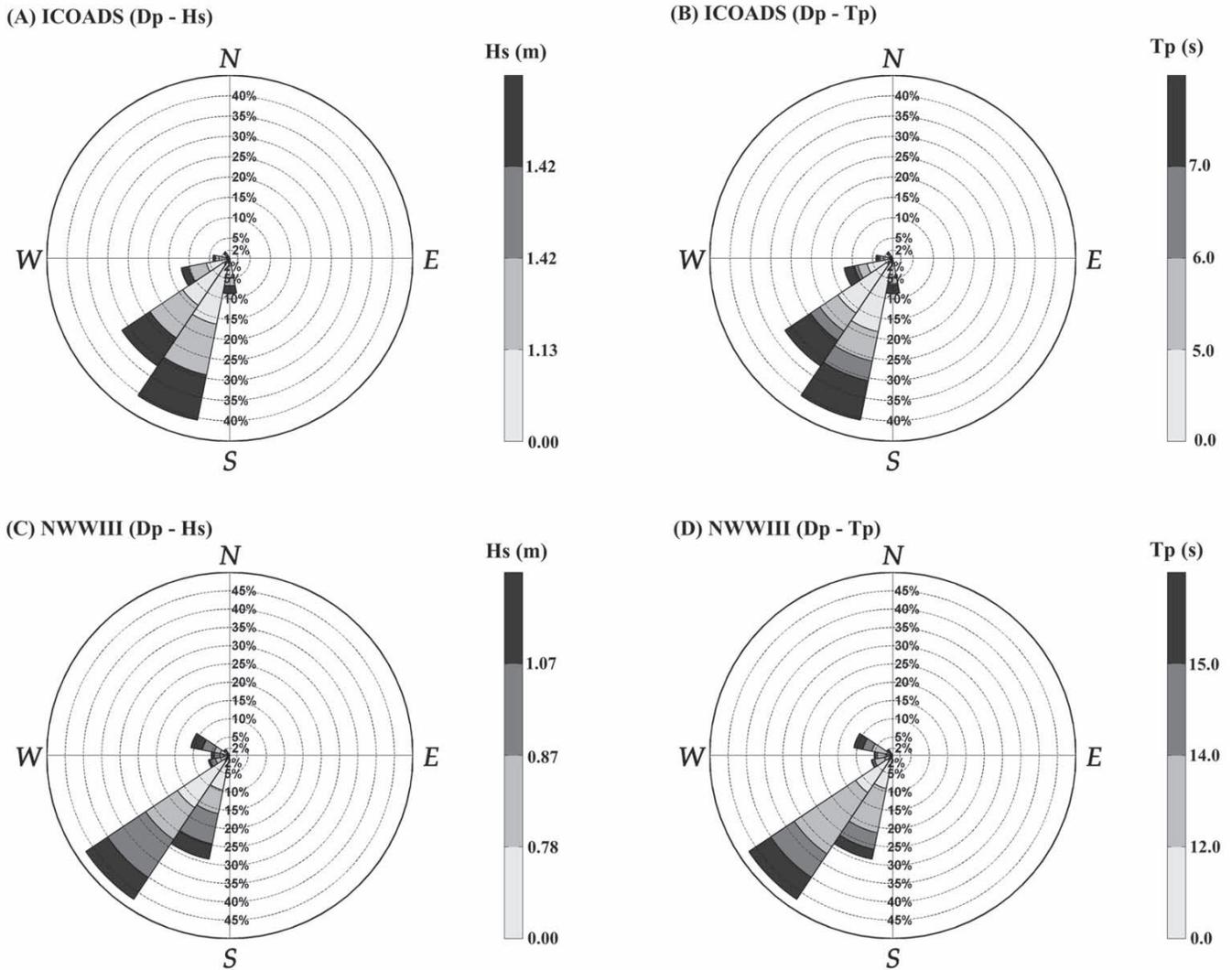
$\pm 1.8$  s y  $14.0 \pm 1.8$  s, y alturas significativas promedio que varían entre  $0.83 \pm 0.16$  m y  $0.96 \pm 0.22$  m. En los meses de enero y febrero el sistema se caracteriza por la ocurrencia de trenes de oleaje provenientes del NWW, encontrando alturas significativas promedio entre  $0.89 \pm 0.22$  m y  $0.99 \pm 0.26$  m, y periodos medios de  $13.8 \pm 2.0$  s y  $14.0 \pm 1.9$  s (Tabla 3).

#### 4.1.3. Comparación entre las bases de datos de oleaje visual (ICOADS) y oleaje sintético (NWWIII)

Los datos derivados de la base de datos ICOADS y los obtenidos mediante el modelo NWWIII muestran similitud en la dirección predominante del oleaje (Figura 3). Sin embargo, presentan diferencias en los valores de altura significativa y periodo pico (Tablas 2 y 3). La aplicación de una prueba t pareada entre 22 percentiles de  $H_s$  de las series de oleaje visual y sintético, indica que para un nivel de confianza del 95% existen diferencias significativas entre los registros visuales y sintéticos de altura de oleaje ( $\alpha = 0.05$ ;  $P\text{-value} = 4.46 \times 10^{-9}$ ). De igual forma, un análisis similar indica que los valores de  $T_p$  visuales y sintéticos también difieren para un nivel de confianza del 95% ( $\alpha = 0.05$ ;  $P\text{-value} = 0.0001$ ). En general, los datos de  $H_s$  estimados a partir de información de oleaje visual ICOADS son mayores que los valores de  $H_s$  calculados a partir de información de oleaje NWWIII, mostrando diferencias que varían entre 22 y 70%. Para el  $T_p$ , los resultados indican que los valores derivados de la base de datos de oleaje visual son menores que los registros obtenidos a partir de la serie de oleaje NWWIII, con diferencias que alcanzan hasta un 53%.

Los datos de  $H_s$  y  $T_p$  de las series de oleaje visual y NWWIII fueron ajustados a diferentes funciones de distribución (i.e. Weibull de mínimos, Normal, Log-normal, Gumbel de máximos) con el fin de construir los regímenes de altura y periodo del oleaje. En todos los casos se encontró que las series de datos se ajustaban mejor a la función de distribución Gumbel de máximos (Figura 4). El ajuste a esta distribución también mostró diferencias significativas entre las series de oleaje visual y oleaje NWWIII, particularmente en los valores de los parámetros de localización ( $\lambda$ ) y de escala ( $\delta$ ) de la distribución. Para la altura significativa, los parámetros estimados para la serie derivada de ICOADS ( $\lambda_{ICOADS} = 1.12$ ;  $\delta_{ICOADS} = 0.26$ ) fueron mayores que los parámetros calculados para el ajuste de los datos generados con el modelo numérico NWWIII ( $\lambda_{NWWIII} = 0.79$ ;  $\delta_{NWWIII} = 0.15$ ). En el caso del periodo pico, se obtuvo un parámetro de localización mayor para la serie ajustada de NWWIII ( $\lambda_{NWWIII} = 12.6$ ;  $\lambda_{ICOADS} = 4.4$ ), mientras que se estimó un parámetro de escala menor ( $\delta_{NWWIII} = 1.33$ ;  $\delta_{ICOADS} = 1.98$ ) en comparación con la serie ajustada de datos ICOADS.

Para la serie de datos de oleaje visual ICOADS se calculó un régimen de altura significativa que varía entre 1.1 y 3.7 m., encontrando niveles de 1.25 y 2.50 m. que corresponden a probabilidades de no excedencia de 50 y 99.5%, respectivamente (Figura 4A). El régimen de altura de oleaje obtenido para la serie de datos de oleaje sintético NWWIII muestra niveles inferiores, señalando para probabilidades de no excedencia de 50 y 99.5% alturas significativas de 0.87 y 1.65 m., respectivamente (Figura 4B). Por su parte, el régimen de periodo pico para la serie de oleaje visual ICOADS presenta

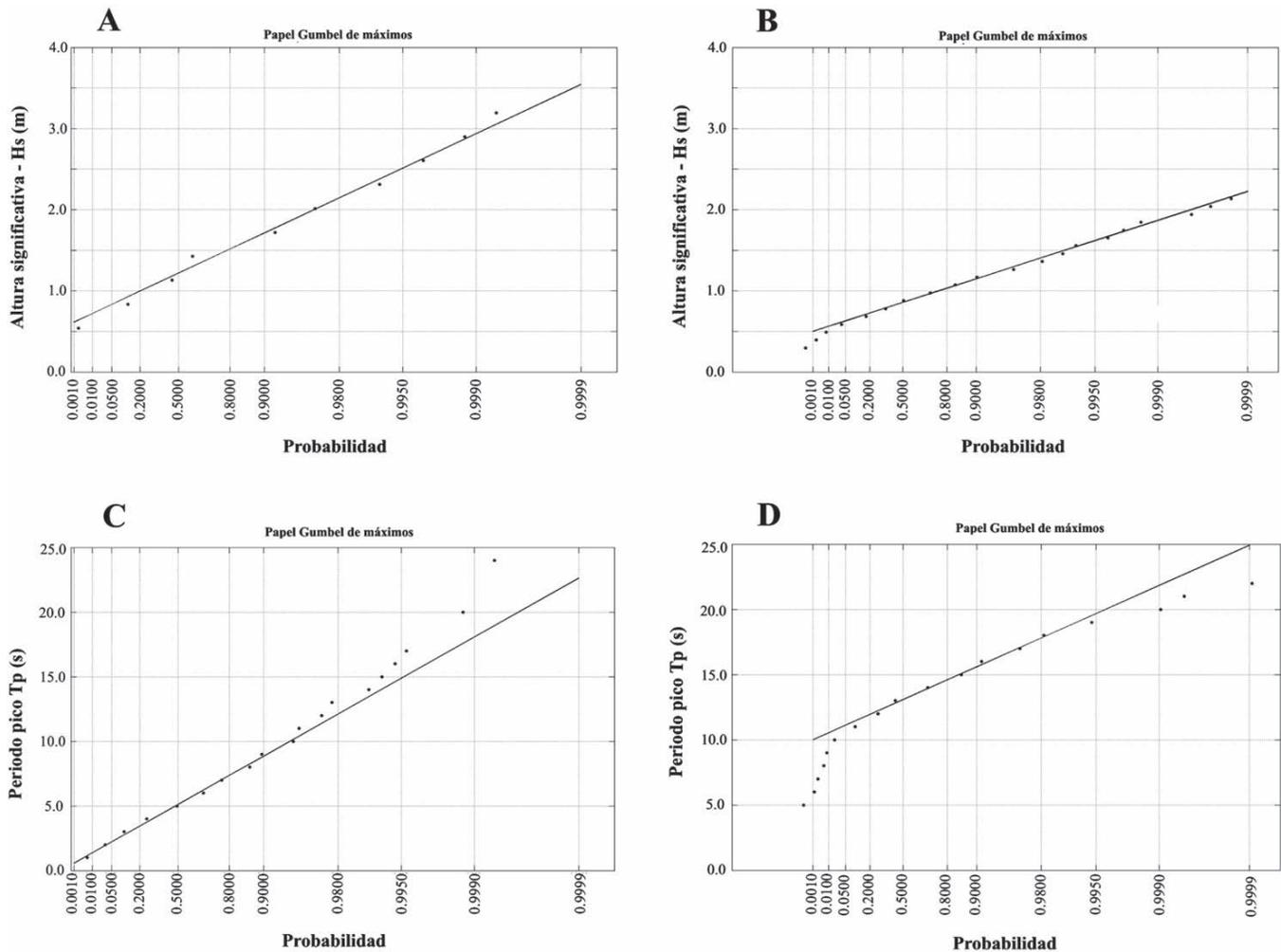


**Figura 3.** Rosas de oleaje considerando información combinada de: (A) dirección predominante y altura significativa derivados de la serie ICOADS, (B) dirección predominante y periodos pico derivados de la serie ICOADS, (C) dirección predominante y altura significativa derivados de la serie NWWIII, y (D) dirección predominante y periodos pico derivados de la serie NWWIII.

valores entre 1.0 y 23.0 s, con periodos de 5.0 y 15.0 s que corresponden a probabilidades de no excedencia de 50 y 99.5%, respectivamente (Figura 4C). La serie de oleaje sintético NWWIII muestra un régimen de periodo pico con un rango de variación menor, con valores entre 10.0 y 25.0 s, y periodos mayores en comparación con el régimen obtenido para la serie de datos ICOADS, con valores de 13.1 y 19.8 s para probabilidades de no excedencia de 50 y 99.5%, respectivamente (Figura 4D).

Las diferencias entre las series de oleaje visual y del modelo NWWIII pueden ser explicadas en términos de (1)

la distribución espacial y temporal de los datos que las conforman, debido a que los datos ICOADS son tomados en un cuadrante entre las latitudes 1.0°N y 2.0°N y las longitudes 79.0°W y 82.0°W, mientras que los valores NWWIII se generaron en un punto de coordenadas 1.5°N y 80.0°W; (2) imprecisiones en la recolección de datos ICOADS derivadas de aspectos como entrenamiento y experiencia del observador, altura del punto de observación, altura de puntos de referencia, entre otros; (3) el sistema de almacenamiento de datos de altura visual ( $\Delta H_V = 0.5$  m) y periodo ( $\Delta T_V = 1.0$  s) utilizados por la base de datos ICOADS, y (4) los errores asociados al modelo de genera-



**Figura 4.** Ajuste a una función de distribución Gumbel de máximos de las series de oleaje en aguas profundas derivadas de ICOADS y NWWIII. (A) régimen de altura significativa – ICOADS; (B) régimen de altura significativa – NWWIII; (C) régimen de periodo pico – ICOADS; y (D) régimen de periodo pico – NWWIII.

ción de oleaje NWWIII, que se encuentran relacionados con el método de resolución de las ecuaciones, la imprecisión de los datos de entrada, y la resolución espacial y temporal del dominio de cálculo (e.g. **Copeiro**, 2000; **Wittmann**, 2001; **Díaz et al.**, 2002; **Tejada** 2002a; **Tolman**, 2002; **Agudelo**, 2003).

Considerando el contexto anterior, la utilización de datos de oleaje visual con las apropiadas funciones de transferencia es de gran utilidad para la caracterización del clima de oleaje cuando no existen registros instrumentales o datos de modelos numéricos y calibrados por medio de boyas escalares de oleaje ubicadas en el área de interés (**GIOC**, 2002a; **Agudelo**, 2003, **Stewart**, 2004). La serie de oleaje NWWIII analizada en este estudio tiene las siguientes

características: (1) ha sido calibrada por medio de una boya escalar de oleaje, (2) tiene una extensión de 21 años con parámetros de oleaje ( $H_s$ ,  $T_p$ ,  $D_p$ ) generados cada tres horas, y (3) presenta una menor variabilidad comparada con la serie de datos de oleaje visual ICOADS, por lo que se considera que su aplicación en la caracterización del clima del oleaje en el Pacífico sur de Colombia (delta del Río Mira) es más apropiada. Además, la resolución temporal de la serie de oleaje NWWIII permite aplicar un análisis espectral al oleaje en aguas profundas. El espectro proporciona la distribución de la energía de oleaje considerando diferentes frecuencias y longitudes de onda en la superficie, por lo que generalmente tres horas de un conjunto de datos de oleaje puede ser usado para computar un espectro de altura de ola (**Janssen**, 2004; **Stewart**, 2004).

## 4.2. Aproximación a la dinámica del oleaje en aguas someras

### 4.2.1. Mediciones *in situ* de parámetros de oleaje

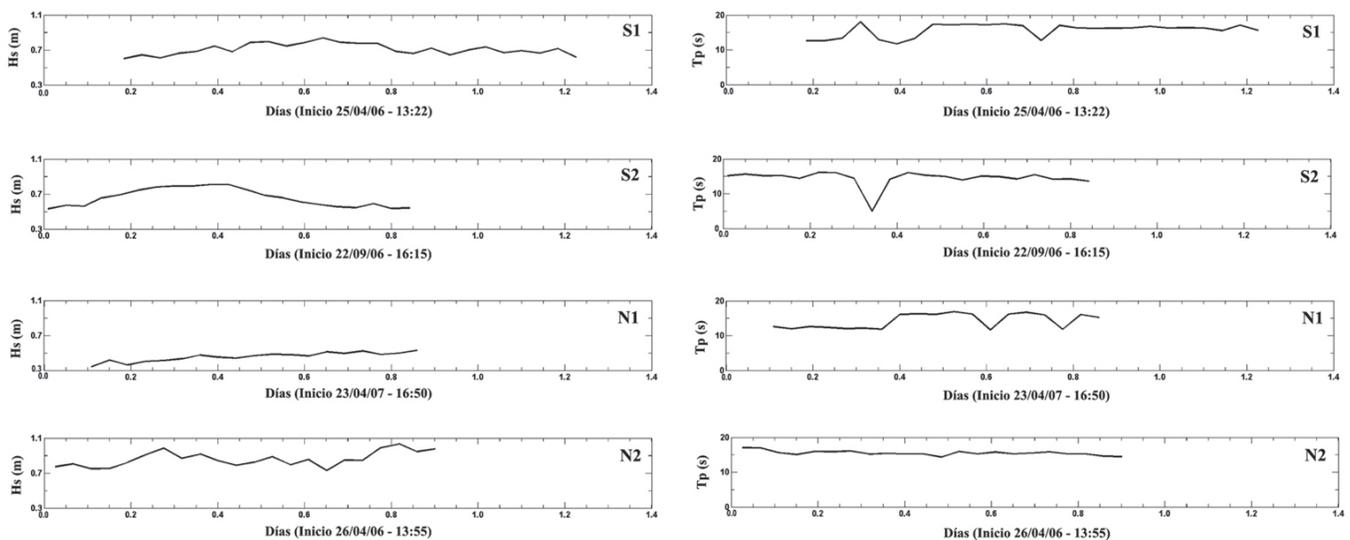
El análisis de los datos de oleaje registrados por medio del correntómetro AWAC ADCP (600 kHz) permitió obtener en cuatro estaciones ubicadas en el sistema deltaico del río Mira, la altura significativa y el periodo del oleaje en el pico del espectro superficial (Figura 5). En todas las estaciones de medición los resultados muestran valores relativamente homogéneos de altura significativa y periodo a lo largo del ciclo de muestreo. Se registraron alturas significativas que variaron entre ~0.3 y 1.1 m, encontrando que en promedio los valores más altos se presentan en la estación Norte 2 (N2) y los menores en la estación Norte 1 (N1) (Figura 5), en donde se registran profundidades de 5.2 y 11.9 m, respectivamente (Tabla 1).

La mayor variabilidad en los periodos pico registrados se presenta en la estación Sur 2 (S2), con un valor mínimo cercano a los ~5 s durante una de las etapas del ciclo de muestreo. Sin embargo, durante el resto del monitoreo los valores estuvieron cercanos a los 15 s (Figura 5). En las demás estaciones se observó una variabilidad relativamente baja durante todo el ciclo de muestreo, registrando valores mayores a 10 s y menores a 20 s en las estaciones Sur 1 (S1) y Norte 1 (N1), y superiores a 15 s e inferiores a 20 s en la estación Norte 2 (N2) (Figura 5). Los valores de periodo pico registrados por medio del correntómetro AWAC

ADCP son similares y consistentes con los valores simulados por medio del modelo numérico NWWIII y a su vez, presentan diferencias sustanciales con respecto a los periodos almacenados en la base de datos ICOADS (Tablas 2 y 3). La similitud entre los periodos pico simulados por el modelo NWWIII y los registrados por medio del correntómetro AWAC ADCP constituye una evidencia adicional para considerar que la aplicación de la serie de datos derivados de NWWIII es más apropiada para la caracterización del clima del oleaje en el Pacífico sur de Colombia (delta del Río Mira).

### 4.2.2. Propagación del oleaje en aguas someras

Estados de mar, derivados de la serie de oleaje NWWIII de aguas profundas, se propagaron hacia aguas someras para evaluar el efecto de los procesos de refracción-difracción, asomeramiento, disipación y rotura durante la aproximación del oleaje hacia el frente deltaico y caracterizar la dinámica del oleaje en el delta del río Mira. A partir de la información estadística obtenida de la serie original de datos de oleaje (Tabla 2 y 3) se establecieron casos representativos de propagación, definidos a partir de la dinámica del oleaje en aguas profundas (Figura 6). Para cada uno de los cuadrantes de arriba se realizó un análisis de distribución de frecuencias para la dirección dominante, altura significativa y periodo pico, seleccionando las combinaciones más representativas ( $D_p$ ,  $H_s$ ,  $F_p$ ) por medio de un análisis de probabilidad conjunta. En este caso se presenta el análisis de oleajes provenientes del SW (220°) y NW



**Figura 5.** Altura significativa ( $H_s$ ) y periodo pico ( $T_p$ ) calculados para intervalos de medición de una hora a partir de datos obtenidos por medio de un correntómetro AWAC ADCP (600 kHz.) en cuatro estaciones ubicadas en la plataforma deltaica del río Mira (Figura 1 y Tabla 1): Sur 1 (S1), Sur 2 (S2), Norte 1 (N1), y Norte 2 (N2).

**Tabla 3.** Resumen estadístico - estacional de dos series de oleaje (1979 – 2000) en aguas profundas para el sector Pacífico sur de Colombia. La primera se obtuvo de la base de datos mundial de oleaje visual - ICOADS y la segunda fue generada por medio del modelo de tercera generación Wave Watch III desarrollado por NOAA (NWWIII). Para la serie derivada de la base de datos ICOADS original (Woodruff et al., 1998; Díaz et al, 2002) y para la serie ajustada de la base de datos NWWIII (Graham y Díaz, 2001) se obtuvieron los valores mínimos, medios y máximos de dirección dominante ( $D_p$ ), altura significativa ( $H_s$ ), y periodo pico ( $T_p$ ), para cada una de las categorías establecidas.

	Dirección dominante $D_p$ (°)						Altura significativa $H_s$ (m)						Periodo pico $T_p$ (s)					
	ICOADS			NWWIII			ICOADS			NWWIII			ICOADS			NWWIII		
	Min	Moda	Max	Min	Moda	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max	Min	Prom	Max
Enero	10.0	195.0	360.0	189.0	302.0	307.0	0.84	1.36	9.39	0.29	0.89	2.13	2.47	8.06	16.5	6.0	13.8	23.0
Febrero	10.0	360.0	360.0	193.0	301.0	308.0	0.51	1.26	2.34	0.29	0.99	1.94	2.47	8.61	24.7	7.0	14.0	23.0
Marzo	10.0	360.0	360.0	197.0	215.0	307.0	0.54	1.20	2.90	0.49	0.96	2.23	2.47	8.26	18.8	10.0	14.0	22.0
Abril	10.0	213.7	360.0	197.0	215.0	306.0	0.84	1.22	2.61	0.39	0.90	1.55	2.47	8.67	36.4	7.0	13.9	21.0
Mayo	10.0	213.7	360.0	198.0	219.0	301.0	0.84	1.40	2.90	0.49	0.95	1.65	2.47	8.51	17.7	9.0	14.0	21.0
Junio	40.0	195.0	360.0	195.0	216.0	304.0	0.54	1.44	2.31	0.49	0.94	1.65	4.81	8.60	21.2	8.0	13.8	20.0
Julio	40.0	213.7	304.0	190.0	213.0	276.0	0.84	1.42	2.90	0.39	0.90	1.55	2.47	7.85	17.7	6.0	13.5	20.0
Agosto	10.0	195.0	282.0	198.0	210.0	297.0	0.54	1.43	2.61	0.49	0.94	1.55	3.64	8.28	17.7	5.0	13.6	22.0
Septiembre	20.0	213.7	326.0	192.0	213.0	303.0	0.84	1.46	3.20	0.49	0.87	1.65	3.64	8.56	29.4	6.0	13.5	22.0
Octubre	40.0	213.7	270.0	196.0	213.0	304.0	0.54	1.40	2.31	0.49	0.91	1.74	2.47	8.20	32.9	5.0	13.8	23.0
Noviembre	30.0	202.5	360.0	195.0	216.0	308.0	0.84	1.43	2.90	0.49	0.88	1.45	2.47	8.03	20.0	5.0	13.6	20.0
Diciembre	10.0	213.7	360.0	195.0	215.0	307.0	0.54	1.34	2.31	0.49	0.83	1.36	2.47	7.84	24.7	6.0	13.5	23.0

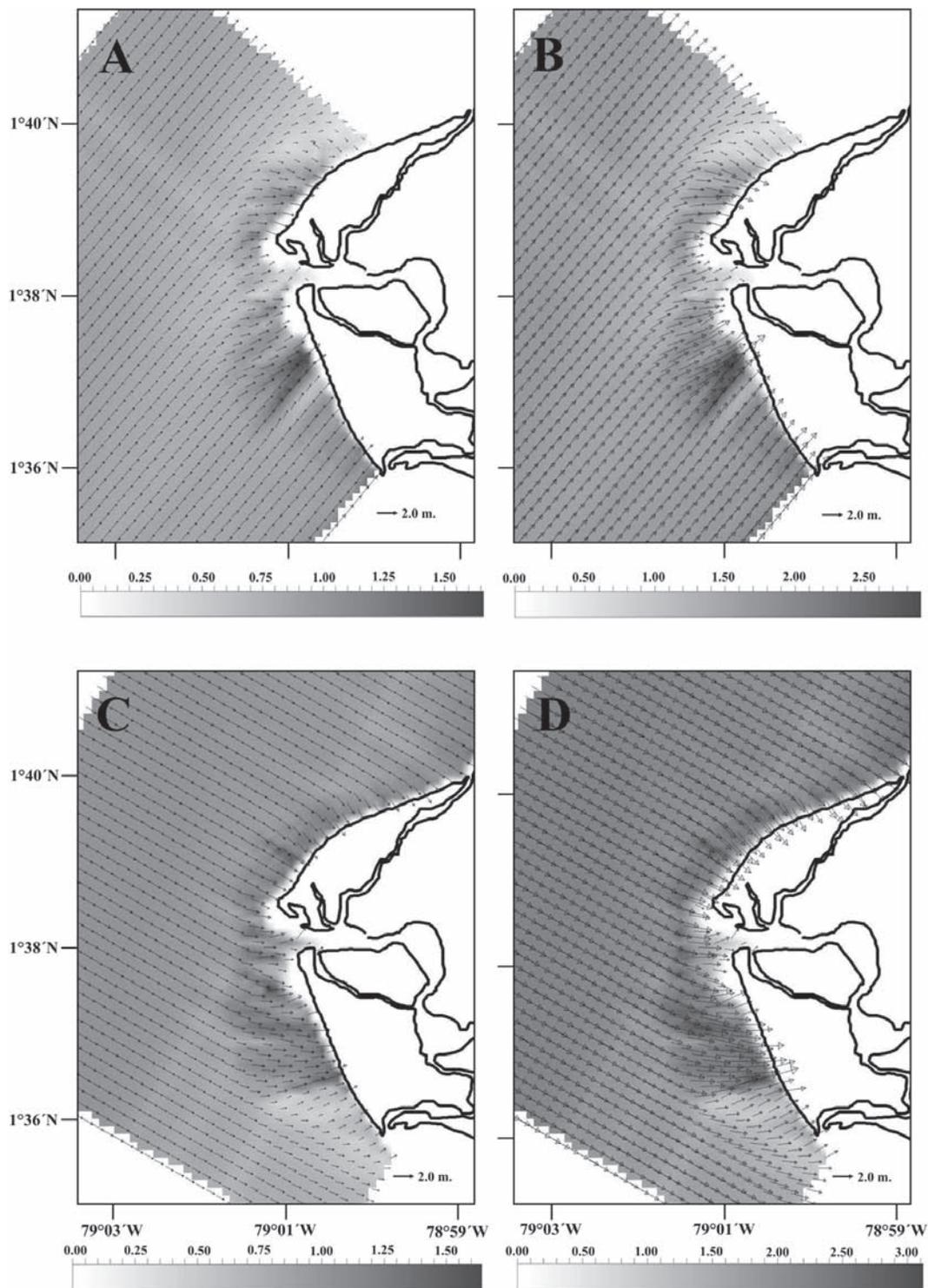
**Nota.** Min= mínimo; Prom= promedio; Max=máximo

(300°), debido a que constituyen las direcciones predominantes del oleaje incidente (Figura 3), y en gran medida, definen la dinámica estacional del oleaje en aguas profundas (Tabla 3). Considerando los periodos de la serie original de datos (Tabla 2), se calculó por medio de la ecuación (3) una profundidad de propagación de 300 m, teniendo como nivel de referencia una marea de 2.6 m, considerado como el rango mareal promedio para la desembocadura del río Mira (Restrepo y López, 2007).

Para cada uno de los casos de propagación de oleaje NWWIII se obtuvieron en el dominio de cálculo los vectores de propagación y las isolíneas de altura significativa ( $H_s$ ), lo que permite evaluar la interacción del oleaje con la batimetría en el frente deltaico, identificar zonas de concentración de energía de oleaje y estimar la altura del oleaje en profundidades definidas. De esta forma es posible establecer relaciones entre procesos oceanográficos y geomorfológicos, en una zona en donde se ha indicado que la presencia de olas de energía moderada, favorecidas por la poca interacción con una plataforma estrecha, constituye uno de los agentes primarios de erosión y redistribución de los sedimentos costeros (Correa, 1996).

La interacción del oleaje con el frente deltaico y la línea de costa está relacionada con las variaciones en los parámetros que definen un estado de mar (Figura 6). El tren de olas tiene mayor celeridad en los cañones debido a la profundidad, por lo que la cresta del oleaje comienza a deformarse a medida que se aproxima a la costa. Considerando que la energía del oleaje se propaga de manera perpendicular a la cresta de la ola, se presenta una concentración energética en las zonas en donde se origina la refracción, ocasionando diferencias significativas en la altura de la ola de una región a otra (zonas más oscuras en la Figura 6). Los rayos de oleaje tienden a ser ortogonales a las isóbatas a medida que disminuye la profundidad. Por lo tanto, en un bajo los rayos tienden a girar en dirección a las profundidades reducidas, generando un fenómeno de convergencia localizado que ocasiona aumentos considerables de la altura de ola en la zona del bajo, el efecto contrario se produce en los cañones submarinos (Janssen, 2004; Stewart, 2004).

Durante abril, cuando los vientos que provienen del SW son de intensidad moderada, el oleaje converge en las barras de desembocadura del río y en el sur del sistema de descarga fluvial, en donde debido a la refracción y al



**Figura 6.** Vectores de propagación y magnitud del oleaje ( $H_s$ ) en la plataforma deltaica del río Mira para diferentes estados de mar definidos a partir de la dirección predominante del oleaje, la altura significativa, el periodo pico y el nivel de marea de referencia ( $D_p$ ,  $H_s$ ,  $T_p$ ,  $h$ ): (A)  $D_p = 220^\circ$  (SW),  $H_s = 0.91$  m,  $T_p = 14$  s,  $h = 2.6$  m.; (B)  $D_p = 220^\circ$  (SW),  $H_s = 1.75$  m,  $T_p = 14$  s,  $h = 2.6$  m.; (C)  $D_p = 300^\circ$  (NW),  $H_s = 1.02$  m,  $T_p = 14$  s,  $h = 2.6$  m.; y (D)  $D_p = 300^\circ$  (NW),  $H_s = 2.23$  m,  $T_p = 14$  s,  $h = 2.6$  m.. La intensidad de la escala de colores es proporcional a la magnitud de la altura significativa (m).

asomeramiento el oleaje alcanza alturas hasta de 1.5 m (Figura 6A). En agosto, cuando los vientos procedentes del SW se intensifican en el sector del delta del río Mira, se observan alturas hasta de 2.5 m en los sectores donde se presenta mayor concentración de los rayos de oleaje incidente (Figura 6B). En estos sectores existe mayor susceptibilidad a los procesos de erosión y deriva litoral, ya que allí los procesos de refracción, asomeramiento y ascenso del oleaje son más intensos en comparación con otras zonas del delta (Figura 6A y 6B). Estas condiciones persisten durante la mayor parte del año, ya que entre marzo y diciembre el oleaje proviene del SW y SSW ( $210^\circ < D_p < 219^\circ$ ), mostrando sólo ligeras diferencias en la altura significativa y el periodo pico del oleaje incidente (Tabla 3).

Durante el periodo de mayor presencia de oleaje proveniente del NWW, que corresponde a los meses de enero y febrero, en el frente deltaico se observan alturas significativas similares a las estimadas para el resto del año ( $H < 2.0$  m.) (Figura 6C). Los procesos de refracción y asomeramiento tienen una intensidad y efecto equivalente a la que se presenta durante las demás temporadas del año (abril – diciembre). Sin embargo, en la barra ubicada al norte de la desembocadura del río Mira se intensifican estos procesos muy cerca de la línea de costa, ya que en este sector la batimetría es prácticamente paralela a la dirección de propagación NWW (Figura 6C).

Los oleajes más intensos provienen del NNW, con alturas significativas que pueden llegar hasta 2.23 m, y periodos que varían entre 7.0 y 23.0 s (Tabla 2 y Figura 3), por lo que durante esta temporada es común que se presenten los oleajes más energéticos para el delta del río Mira. Durante estas condiciones extremas el sistema deltaico experimenta una intensificación de los procesos de difracción-refracción y asomeramiento a lo largo de todo el sistema principal de descarga, encontrando alturas de oleaje en proximidad a la costa hasta de 3.0 m (Figura 6D). Los estados de mar con periodos mayores generan oleajes más energéticos por efecto del proceso de asomeramiento. El periodo del oleaje no cambia a medida que la onda se aproxima a la costa, pero se experimenta un incremento en la altura de ola debido a la reducción de su longitud de onda, causada por la interacción y la disipación con el fondo (Dean y Dalrymple, 1984; GIOC, 2002a; Janssen, 2004).

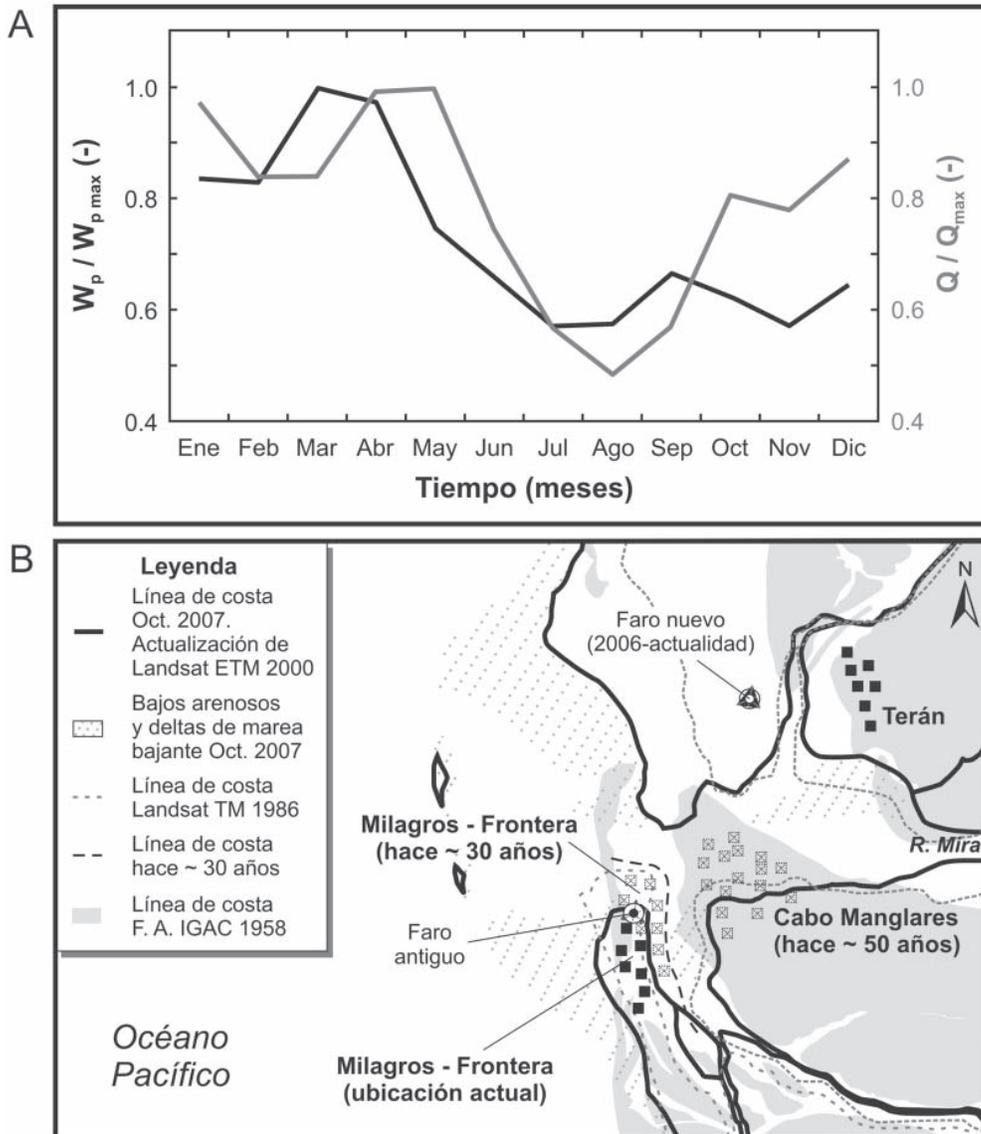
El oleaje ha sido señalado como uno de los factores significativos en la evolución reciente del delta del río Mira (Correa, 1986; Restrepo y López, 2007). A partir del análisis sistemático de índices marinos y fluviales obtenidos de la evaluación de parámetros oceanográficos, hidrológicos, morfométricos y climáticos en los principales deltas de Colombia, Restrepo y López (2007) señalan que de

acuerdo con la clasificación propuesta por Coleman (1981) la energía de oleaje es moderada en el delta del río Mira, aunque constituye la más alta entre los deltas del Pacífico colombiano. Además, indican que la relación de atenuación del oleaje, que representa el grado de reducción del poder del oleaje considerando la extensión y pendiente del perfil subacuoso del delta, que a su vez depende de la configuración del espacio disponible de acomodación y de la eficiencia del río en la descarga de sedimentos a la plataforma costera (Wright y Coleman, 1973), es la menor con respecto a los demás deltas del Pacífico colombiano (Restrepo y López, 2007). Asimismo, señalan que la configuración general de la morfología subaérea y subacuosa del delta del Mira puede ser interpretada a partir de la magnitud y la variabilidad estacional de los procesos fluviales y del oleaje (Wright y Coleman, 1973), observando que los picos máximos del poder del oleaje ocurren casi en fase con periodos de altas descargas fluviales (Figura 7) (Restrepo y López, 2007). En esas condiciones, el alto suministro de sedimentos al sistema se compensa con un mayor potencial para la erosión y el transporte litoral, que favorecen el desarrollo de una línea de costa regular y suave con presencia de cordones litorales y en menor proporción de flechas litorales y espigas. También existe otro pico de alta descarga durante estados de menor energía de las olas, que en el delta del río Mira favorece la progradación del sector de desembocadura principal (Figura 7) (Restrepo y López, 2007).

## 5. Conclusiones

Aun cuando los datos derivados de la base de datos ICOADS y los obtenidos mediante el modelo NWWIII muestran similitud en la dirección predominante del oleaje, presentan diferencias sustanciales en los valores de altura significativa y periodo pico. La aplicación de un análisis estadístico comparativo, la evaluación de las características de generación y almacenamiento de datos ICOADS y NWWIII, y la comparación con datos de periodo pico de oleaje registrados en el área de estudio indican que la utilización de la serie de oleaje NWWIII evaluada en este estudio es más apropiada para la caracterización del clima del oleaje en el Pacífico sur de Colombia (delta del Río Mira). Además, por sus características de resolución temporal permite aplicar un análisis espectral al oleaje en aguas profundas.

El clima de olas para el sector marino proximal y la plataforma costera del delta del río Mira, obtenido a partir del procesamiento de la serie NWWIII, se caracteriza por un oleaje en aguas profundas proveniente del SW y SSW, con alturas significativas que se encuentran entre 0.29 y 2.23 m,



**Figura 7.** (A) Relación entre el índice de estacionalidad fluvial ( $Q/Q_{\max}$ , línea gris) y poder de oleaje en costa ( $P_w/P_{w \max}$ , línea negra;  $P_w$  y  $P_{w \max}$  = valor medio y máximo de energía del oleaje, respectivamente;  $P_w = EC$ , en donde  $E$  = energía específica de las olas,  $C$  = celeridad) en el río Mira; la configuración general de la morfología subaérea y subacuosa del delta del Mira puede ser interpretada a partir de la magnitud y la variabilidad estacional de los procesos fluviales y del oleaje (adaptado de Restrepo y López, 2007); (B) evolución reciente del delta del río Mira (1958 – 2007), obtenida a partir del procesamiento de fotografías aéreas e imágenes de satélite.

y periodos que varían entre 5.0 y 23.0 s. También existe un componente significativo proveniente del noroeste-oeste (NWW), que generalmente se presenta entre los meses de enero y febrero, y se caracteriza por alturas significativas hasta de 2.23 m y periodos que varían entre 7.0 y 23.0 s.

Los registros de oleaje in-situ obtenidos por medio de un correntómetro AWAC ADCP en profundidades inter-

medias y someras (i.e. ~5 – 12 m) muestran valores relativamente homogéneos de altura y periodo en cada una de las estaciones, registrando alturas significativas del orden de 0.3 y 1.0 m y periodos pico superiores a 10 s. Finalmente, la implementación de un modelo numérico de propagación de oleaje (Oluca-SP) permitió evaluar el efecto de los procesos de refracción-difracción, asomeramiento, disipación y rotura durante la aproximación del oleaje hacia el

frente deltaico. Los casos de propagación evaluados indican que los procesos de refracción-difracción y asomamiento del oleaje ocasionan diferencias significativas en la altura de la ola de una región a otra, con aumentos considerables de la altura de ola en la zona del bajo que pueden alcanzar alturas hasta de 2.5 m durante el periodo comprendido entre abril y diciembre, y alturas superiores a 3.0 m cuando el oleaje incidente proviene del NNW, y presenta periodos pico del orden de 15 - 23.0 s. La implementación de modelos numéricos en áreas que no cuentan con registros instrumentales permanentes o de alta resolución constituye un elemento de gran importancia en el manejo integrado de zonas costeras, presentan gran utilidad para predecir el comportamiento de los sistemas costeros, conocer regionalmente los procesos dinámicos que operan en deltas y costas bajas y con base en los modelos numéricos, identificar el grado de vulnerabilidad ante amenazas naturales.

### Agradecimientos

Este estudio se ejecutó en el marco del proyecto “Modelos de Morfodinámica Litoral para definir Escenarios de Vulnerabilidad ante Amenazas Naturales: Bahía de Tumaco – Delta del Río Mira”, ejecutado por el Centro Control de Contaminación del Pacífico (DIMAR-CCCP) y la Universidad EAFIT, con el apoyo financiero de COLCIENCIAS (Código: 12160517616). Los autores expresan su agradecimiento a estas instituciones por su apoyo y contribución al desarrollo del proyecto, así como a los habitantes de la población de Milagros – Frontera (Nariño) por su apoyo y colaboración durante las campañas de campo.

### Bibliografía

- Agudelo, P.** 2003. Cota de inundación del litoral Pacífico colombiano. Tesis de maestría. Universidad de Cantabria, Santander (España).
- \_\_\_\_\_, **Restrepo A., Molares R., Tejada C., Torres R. & Osorio, A.** 2005. Determinación del clima de oleaje medio y extremal en el Caribe colombiano. *Boletín Científico CIOH*. **23**, 33-45.
- Battjes J.A. & Janssen J.** 1978. Energy loss and set-up due to breaking of random waves. *Proc. 16th Coastal Engineering Conf., ASCE*, 569-587.
- Bernal G.** 1996. Caracterización geomorfológica de la llanura deltaica del río Magdalena con énfasis en el sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta. *Boletín INVEMAR*. **25**, 19-48.
- Bird E.C.F.** 2000. *Coastal geomorphology: an introduction*. Wiley, Chichester.
- Bretschneider C.L.**, 1954. Field investigations of wave energy loss in shallow water ocean waves: U.S Army Corps Engineers Beach Erosion Board Tech. Memo, no. **46**, 1-21.
- \_\_\_\_\_, **Reid R.O.** 1954. Modification of wave height due to bottom friction, percolation and refraction. U.S Army Corps Engineers Beach Erosion Board Tech. Memo, no. **45**, 36 p.
- Bouws E., Gunther H. & Vincent C.L.** 1985. Similarity of Wind Wave Spectrum in Finite-Depth Water, Part I: Spectral Form. *Journal of Geophysical Research*. **85**, 1524 – 1530.
- CCCP.** 2003. Aportes al entendimiento de la bahía de Tumaco. Centro Control de Contaminación del Pacífico. Dirección General Marítima. Bogotá. 175 p.
- Coleman J.M.** 1981. *Deltas: processes of deposition and models for exploration*. Burgess Publishing Company, Minneapolis. 102 pp.
- Correa I. D.** 1996. *Le littoral Pacifique colombien: Interdependance des agents morphostructuraux et hydrodynamiques*. Ph. D. These – Geologie Marine. Université Bordeaux I, 178 p.
- \_\_\_\_\_, **González J.L.** 1998. Geomorfología general y sedimentología de la bahía de Tumaco. Memoria VI Seminario Nacional Ciencia y Tecnología del Mar en Colombia. C.C.O – Universidad Jorge Tadeo Lózano. Bogotá, 233 – 239.
- Dean R.G., Dalrymple R.A.** 1984. *Water wave mechanics for engineers and scientist*. Englewood Cliffs: Prentice – Hall.
- Díaz H., Folland C., Manabe T., Parker D., Reynolds R. & Woodruff S.** 2002. Workshop on advances in the use of historical marine climate data. *WMO Bulletin*. **51**, 377-380.
- GIOC (Grupo de Ingeniería Oceanográfica y de Costas).** 2004. Determinación de los regímenes de oleaje en la costa Pacífica costarricense. Reporte Técnico elaborado para el Instituto Costarricense de Turismo. 119 p.
- GIOC.** 2002a. Documento de referencia – Dinámicas. Ministerio de Medio Ambiente y Universidad de Cantabria. Santander. 187 p.
- \_\_\_\_\_, 2002b. Modelo de Propagación de Oleaje OLUCA SP – Manual de referencia. Universidad de Cantabria. 159 p.
- González J.L., Marín L.C., Martínez J.O. & Carvajal J.H.** 1992. Problemas geológicos asociados a la línea de costa del Pacífico colombiano: geomorfología y aspectos erosivos. Informe Interno Ingeominas. Calí, 51p.
- \_\_\_\_\_, 1998. Geomorfología y aspectos erosivos del litoral Pacífico colombiano. Publicación especial del INGEMINAS, Bogotá, Colombia, pp. 75-111.
- Gordon, L. & Lohrmann, A.** 2001. Near-Shore Doppler Current Meter Wave Spectra. *ASCE Wave 2001 Proceedings*. 19 p.
- Graham N.E. & Díaz H.F.** 2001. Evidence for Intensification of North Pacific Winter Cyclones since 1948. *Bulletin of Meteorological Society*. **82**, 1869 – 1893.
- Janssen P.** 2004. *The Interaction of Ocean Waves and Wind. Dynamics and Modelling of Ocean Waves*. WAM Group. 385 p.
- Javelaud,** 1986. Sedimentología de la plataforma continental del Caribe colombiano. *Boletín Científico CIOH*. **6**, 17-39.
- Kirby J.T. & Özkan H.T.** 1994. Combined refraction/diffraction model for spectral wave conditions. Ref/Dif s version 1.1. Documentation and User's Manual. Report No. CACR-94-04. Center for Applied Coastal Research, University of Delaware.

- \_\_\_\_\_, **Dalrymple R.A.** 1986a. Modelling waves in surfzones and around Islands. *Journal of Waterway, Port, Coastal and Ocean Engineering*. **112**, 78-93.
- \_\_\_\_\_, **Dalrymple R.A.** 1986b. An approximate model for nonlinear dispersion in monochromatic wave propagation models. *Coastal Engineering*, **9**, 545-561.
- Komar P.** 1998. Beach processes and sedimentation. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, USA, 2nd edn.
- Lonin S., Lonina I. & Tuchkovenko Y.S.** 1996. Utilización del modelo NedWAM para el cálculo y pronóstico del oleaje en el mar Caribe. *Boletín Científico CIOH*. **17**, 37-45.
- López G., Salazar O. & Tabarez N.** 1993. Geomorfología y sedimentología de la playa el Choncho, delta del río San Juan, litoral Pacífico colombiano. Tesis de grado, Departamento de Geología, Universidad Eafit. Medellín, 350 p.
- Martínez, J. O.; González J. L.; Pilkey O. H. & Neal W. J.** 1995. Tropical Barrier Islands of Colombia's Pacific Coast. *Journal of Coastal Research* **11**, 432-453.
- Martínez, M. & Molina.** 1992. Geomorfología y aspectos erosivos del litoral Caribe colombiano, sector Bocas de Ceniza – Parque Tayrona. Reporte técnico INGEOMINAS. 80 p.
- Meidenger, P.** 1991. Nature et origine des depots sedimentaires sur une plate-forme de marge active: la bordure pacifique des Andes Colombiennes dans les regions du Narino et du Cauca. Université de Bordeaux I. These pour l'obtention du titre du docteur.
- Molina, A.** 1993. Estudio sedimentológico y morfológico de la plataforma continental Caribe entre el sector de Santa Marta y Punta Morro Hermoso. *Boletín Científico CIOH*. **14**, 67-77.
- \_\_\_\_\_, **Molina, C., Giraldo L. & Barrera R.** 1999. Características estratigráficas y morfodinámicas de la franja litoral Caribe colombiana (sector Barranquilla: bocas de ceniza – flecha de Galerazamba). *Boletín INVEMAR*. **28**, 61-94.
- \_\_\_\_\_, **Molina, C., Giraldo L., Parra C. & Chevillot P.** 1994. Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del golfo de Morrosquillo. *Boletín Científico CIOH*. **15**, 93-113.
- Nortek.** 2004. AWAC Acoustic Wave and Current Meter User Guide. Doc. No: N3000-126. Norway. 88 p.
- Otero, L.** 2005. Metodología para la determinación de la línea de más alta marea en zonas donde no se cuentan con registros instrumentales. Dirección General Marítima. Reporte Técnico. 59 p.
- Pujos, M. & Javelaud O.** 1991. Depositional facies of a mud shelf between the Sinú river and the Darien gulf (Caribbean coast of Colombia): environmental factors that control its sedimentation and origin of deposits. *Continental Shelf Research*. **11** (7), 601-623.
- Restrepo, J.D., López, S.** 2007. Morphodynamics of the Pacific and Caribbean Deltas of Colombia, South America. *Journal of South American Earth Sciences*.
- \_\_\_\_\_, **Kjerfve B. Correa I. D. & González J.** 2002. Morphodynamics of a high discharge tropical delta, San Juan river, Pacific coast of Colombia. *Marine Geology*, **192**, 355-381.
- Serrano, B.** 2004. The Sinú river delta on the northwestern Caribbean coast of Colombia: bay infilling associated with delta development. *Journal of South American Earth Sciences*. **16**, 639-647.
- Stewart, R.H.** 2004. Introduction to Physical Oceanography. Department of Oceanography, Texas A&M University. 352 p.
- Tejada, C.** 2002a. Desarrollo de un modelo informático para el manejo de datos de oleaje visual para las aguas jurisdiccionales colombianas. *Boletín Científico CCCP*. **9**, 59-66.
- \_\_\_\_\_, 2002b. Clima marítimo de la bahía de Tumaco: un caso de aplicación del sistema de modelado integral de zonas costeras para Colombia. Tesis de Maestría en Ciencias Tecnológicas para la Gestión de la Costa. Universidad de Cantabria. España. 44p.
- Thornton E.B. & Guza R.T.** 1983. Transformation of wave height distribution. *Journal of Geophysical Research*. **88**, 5925-5938.
- Toro V.** 2006. Procesos hidrodinámicos litorales en la zona sur de la bahía de San Andrés de Tumaco. Tesis de Maestría. Postgrado en Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos. 115 p.
- Tolman H.L.** 1992. Effects on numerics on a physics of a third-generation wind-wave model. *J. Phys. Oceanogr.* **22**, 1095-1111.
- \_\_\_\_\_, 2002a. Validation of WAVEWATCH III version 1.15 for a global domain. National Oceanic and Atmospheric Administration, Environmental Modeling Center – Ocean Modeling Branch. Technical Note. 33 p.
- \_\_\_\_\_, 2002b. Distributed-memory concepts in the wave model WAVEWATCH III. *Parallel Computing*. **28**, 35-52.
- \_\_\_\_\_, **Chalikov D.** 1994. Source terms in a third-generation wind-wave model. *J. Phys. Oceanogr.* **26**, 2497-2518.
- USGS (United States Geological Survey).** 2002. Shore and Beach Manual. Water Wave Mechanics. Chapter 2: Meteorology and Wave Climate. 77 p.
- Winyu R., Tomoya S.** 1998. Energy dissipation model for regular andirregular breaking waves. *Coastal Eng. Journal*, Vol. 40, n° 4, 327-346.
- Wittmann, P.** 2001. Implementation of WAVEWATCH III at Fleet Numerical Meteorology and Oceanography Center. Fleet Numerical Meteorology and Oceanography Center - Technical Report. 6 p.
- Woodruff S.D., Diaz H., Elms J. & Worley S.** 1998. ICOADS release 2. Data and Metadata Enhancements for Improvements of Marine Surface Flux Fields. *Phys. Chem. Earth*. **23**, 517-527.
- Wright, L.D. & Coleman, J.M.** 1973. Variations in morphology of major river deltas as functions of ocean wave and river discharge regimes. *Am. Assoc. Petroleum Geologist Bull.* **57**(2), 370-398.

Recibido: diciembre 19 de 2008.

Aceptado para su publicación: septiembre 7 de 2009.



# ESTUDIOS BIOQUÍMICOS DE LOS ERRORES INNATOS DEL METABOLISMO EN COLOMBIA, DURANTE DOS DÉCADAS

Por

Luis Alejandro Barrera Avellaneda\*

## Resumen

**Barrera Avellaneda, L. A.:** Estudios bioquímicos de los errores innatos del metabolismo en Colombia, durante dos décadas. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **33**(128): 377-394, 2009. ISSN 0370-3908.

Este trabajo describe la participación del autor en el diagnóstico, tratamiento y estudios moleculares a lo largo de 20 años de enfermedades metabólicas en Colombia. Se enumeran las técnicas que han sido utilizadas para la confirmación bioquímica de cerca de cincuenta de estas enfermedades por vez primera en la literatura colombiana. Se describen las terapias que se emplean, sus limitaciones y las dificultades encontradas en el país para su aplicación. Se discute en detalle la Terapia de Reemplazo Enzimático (TRE) por ser la alternativa más eficaz hasta el momento para algunas de las enfermedades lisosomales y porque llegó a Colombia muy poco después de haberla comenzado a usar en los EE.UU. Se comentan brevemente otros tipos de terapias que pronto estarán disponibles en Colombia para enfermedades monogénicas y el descubrimiento de nuevas mutaciones en los genes responsables de las enfermedades de Morquio y de Gaucher en pacientes colombianos.

**Palabras clave:** errores innatos, terapias, Colombia, casuística.

## Abstract

This article describes the participation of the author during 20 years in the diagnosis and molecular studies of inborn errors of metabolism (IEM) in Colombia. It is described the several methodologies that were standardized for the diagnosis of IEM and the biochemical confirmation for the first time in Colombia, of close to 50 IEM. It is discussed the different types of therapies that have been used to treat them, and the difficulties for the nutritional treatment in Colombia. The enzyme replacement therapy is treated in detail because it is the most efficient way for the treatment of the lysosomal storage diseases, and because it has been introduced in Colombia shortly after it was approved in the EE.UU. Some brief comments are made about the limitations of therapies that are coming for monogenic diseases and the discovery of new mutations in the genes responsible for the Gaucher and Morquio diseases in Colombian patients.

**Key words:** inborn errors, therapies, Colombia.

\* Ph.D. Instituto de errores Innatos del Metabolismo. Pontificia Universidad Javeriana. Carrera 7 No. 43-82. Edificio 54. Laboratorio 305A. Bogotá, D.C. Colombia. Correo electrónico: abarrera@javeriana.edu.co

## Introducción

Los Errores Innatos del Metabolismo (EIM) fueron descubiertos por Archibald Garrod a finales del siglo XIX estudiando cuatro enfermedades monogénicas: la alcaptonuria, el albinismo, la pentosuria y la cistinuria. En la actualidad, el número de defectos conocidos está alrededor de 550. Comprometen cualquiera de los caminos metabólicos y las reacciones indispensables o relevantes en cada uno de ellos.

Los EIM son poco frecuentes; se originan por un defecto en un gen produciendo un daño en la estructura y función de una proteína. La severidad de la enfermedad depende de la importancia de la proteína defectuosa para el metabolismo. La manifestación de la enfermedad puede ser muy severa o mortal como las enfermedades neurodegenerativas y otros son defectos asintomáticos desde el punto de vista clínico como la Alcaptonuria.

La edad de presentación depende de la importancia de la proteína y de la severidad del defecto. En algunos casos el defecto comienza in útero o poco después del nacimiento. En otras la acumulación de los metabolitos tóxicos o deletéreos para el organismo es lo suficientemente lenta para que la entidad sólo se manifieste en la edad adulta o cuando se dan condiciones medioambientales que desencadenan su aparición, tal es el caso de las formas de presentación adulta de las enfermedades del metabolismo de los lípidos complejos, las de depósito de glucógeno y las mucopolisacaridosis. (Scriver *et al.*, 2001; Barrera *et al.*, 2004a; Barrera *et al.*, 2007a; Barrera *et al.*, 2007b).

En lo que tiene que ver con el compromiso de tejidos y órganos, algunos defectos sólo comprometen un órgano (hígado, músculo, etc.), en tanto que otros pueden comprometer varios tejidos o manifestarse de manera sistémica. Esto depende si la proteína afectada se expresa sólo en un tipo o en todas las células del cuerpo. Además en muchos casos los síntomas iniciales son los mismos que presentan otras enfermedades especialmente de tipo infeccioso.

Existen varias formas de clasificar los EIM: por caminos metabólicos involucrados, por organelos o por órganos afectados. A continuación se presenta una adaptación de la forma en que se clasifican en Scriver *et al.*, 2005, la obra de referencia en el campo (Tabla 1).

## Aminoacidopatías

Las aminoacidopatías son un grupo de aproximadamente 39 enfermedades. Son causadas por el defecto en el metabolismo de alguno de los aminoácidos, lo cual provo-

**Tabla 1. Clasificación de los EIM propuesta por Scriver *et al.*, 2005.** Errores innatos del metabolismo clasificados según Scriver *et al.*, 2005. Esta clasificación no incluye ciertas subdivisiones, por ejemplo las enfermedades de Morquio A y B se cuentan como una sola. Los síndromes de Sanfilippo A, B, C y D como una. En total los EIM identificados sobrepasan los 550.

Tipo de desorden	Número de enfermedades
Cáncer	9
Cromosomales	4
Carbohidratos	33
Aminoácidos	39
Ácidos orgánicos	26
Carnitinas	11
Mitocondriales	30
Purinas y pirimidinas	13
Lípidos	21
Porfirinas	13
Metales	6
Peroxisomales	21
Lisomales	36
Hormonas	33
Vitaminas	15
Sangre	45
Sistemas de defensa e inmunidad	34
Transportadores de membrana	16
Tejido conectivo	23
Sistema cardiovascular	3
Riñón	5
Músculo	5
Pulmón	2
Piel	17
Neurogenéticas	13
Ojo	7
Intestinales	4
Errores innatos multisistémicos del desarrollo	12

ca manifestaciones como vómitos, diarreas, desequilibrio ácido básico, daños neurológicos y retardo mental. No todas son debidas a defectos en enzimas, algunas se producen por deficiencia en cofactores o en proteínas transportadoras de aminoácidos en el riñón o en el intestino, tal es el caso de la cistinuria defecto del metabolismo de la cistina que afecta fundamentalmente el riñón (Barrera *et al.*, 2004a; Barrera *et al.*, 2007b). Pueden presentarse en el recién nacido, en el niño, en el adolescente o en el adulto. Las formas más severas hacen su aparición en el neonato y las formas menos severas en el adulto.

## Acidemias orgánicas

Comprende un grupo de aproximadamente cincuenta enfermedades producidas por defectos en las enzimas que participan en el metabolismo de los aminoácidos, los lípidos, los carbohidratos. Se pueden deber también a defectos en la síntesis o reutilización de cofactores neces-

rios para el funcionamiento de algunas de estas enzimas. Aún cuando presentan características particulares, hay algunos síntomas que pueden ser comunes como: el vómito, la acidosis metabólica, letargia, convulsiones y alteraciones hepáticas. Hay formas de presentación en el recién nacido o en el lactante y se han reportado formas atenuadas de algunas de estas enfermedades en adultos (**Barrera** 1995; **Barrera et al.**, 2006a; **Barrera et al.**, 2007a; **Scriver et al.**, 2001).

El cuadro clínico de las acidemias orgánicas, usualmente no permite distinguirlas entre sí. La existencia de casos previos diagnosticados en la familia es útil pero no es usual. Ciertas características como los olores peculiares (pies sudados, jarabe o azúcar quemado, mantequilla rancia, etc.) ponen en alerta al clínico sobre la presencia de una acidemia orgánica. Las acidemias severas se presentan en el recién nacido con encefalopatía fulminante acompañada de alteración de conciencia y vómito. La cuantificación de los ácidos orgánicos que se acumulan anormalmente en los fluidos del organismo mediante la cromatografía de gas acoplada a espectrometría de masas es suficiente para establecer el diagnóstico e implementar el manejo nutricional y farmacológico. El diagnóstico definitivo de las acidemias orgánicas se hace por medio de la dosificación de la actividad enzimática en leucocitos, plaquetas, fibroblastos y biopsia de tejido (**Barrera et al.**, 2004a; **Barrera et al.**, 2007b).

### Enfermedades de depósito lisosomal

Son cerca de cuarenta enfermedades caracterizadas por el acumulo de moléculas sin digerir en el lisosoma. Se originan en deficiencias de enzimas que participan en el metabolismo de los mucopolisacáridos, los gangliósidos, el glucógeno, los esfingolípidos, etc.

### Mucopolisacaridosis

Son un grupo de 11 enfermedades debidas a la deficiencia de las enzimas lisosomales que participan en la degradación de los sulfatos de heparán, condroitin, queratán y dermatán (**Espinosa et al.**, 1989).

Algunas manifestaciones comunes en las mucopolisacaridosis son: el compromiso óseo, defectos en las válvulas cardiacas, opacidad corneal, degeneración retinal o glaucoma, limitaciones en la movilidad articular, obstrucción de la vía aérea que conduce a apnea del sueño e inclusive a la traqueotomía en algunos pacientes. Algunas de las mucopolisacaridosis como las enfermedades de Morquio, Scheie y Maroteaux Lamy no presentan retardo

mental; mientras en otras como Hurler y Sanfilippo y el tipo severo de la enfermedad de Hunter, es un signo característico.

### Enfermedades por defectos en el metabolismo de los esfingolípidos

Los esfingolípidos son lípidos de membrana complejos, están compuestos por un amino alcohol de 18 carbonos, una molécula de ácido graso de cadena larga unida al grupo amino C2 de la esfingosina y varios grupos polares unidos al carbono 1 por un enlace glicosídico. Comprenden entre otras las enfermedades de Farber, Gaucher, Krabbe, leucodistrofia metacromática, Niemann Pick, Fabry, Gangliosidosis GM1, Tay Sachs y Sandhoff. Las esfingolipidosis son un subgrupo de las enfermedades lisosomales caracterizadas por una acumulación de esos materiales en los órganos afectados lo cual conlleva a un deterioro progresivo de los mismos. No existe un método de tamizaje, pero su curso y aparición son característicos y conjuntamente con las imágenes diagnósticas, ayudan a orientar su estudio enzimático. Las enfermedades de Niemann Pick A y B, y Gaucher se caracterizan por presentar hepatomegalia, mientras la leucodistrofia metacromática y el Krabbe son ejemplos de desmielinización. Las enfermedades de Farber y Fabry tienen características especiales (**Barrera et al.**, 2004).

### Enfermedades de depósito de glucógeno

El glucógeno es la forma de almacenamiento de glucosa en el hígado y el músculo principalmente. En su degradación participan varias enzimas y cuando su actividad se encuentra disminuida se produce almacenamiento anormal de ese carbohidrato complejo que eventualmente conduce a tres tipos de desórdenes, uno localizado en hígado, otro puede ser generalizado y otro de tipo muscular de acuerdo con los tejidos en que se localice la enzima defectuosa. Las variantes hepáticas están asociadas con hepatomegalia, hipoglicemia y retardo en el crecimiento, en tanto que las de tipo muscular presentan intolerancia al ejercicio, calambres musculares y mioglobinuria originada en la destrucción de las células musculares. Una glicogénesis generalizada es la enfermedad de Pompe debida a la deficiencia de la enzima maltasa ácida. La enfermedad afecta todos los tejidos pero principalmente el corazón, el pulmón, hígado, sistema nervioso central y leucocitos. Estas enfermedades al igual que la mayoría del los EIM son de expresión en el recién nacido, en el niño o en el adulto, dependiendo de la severidad del defecto enzimático. (**Barrera** 1990a; **Scriver et al.**, 2001).

## Enfermedades peroxisomales

Son cerca de 21 desórdenes por defectos en la síntesis o deficiencias enzimáticas de los peroxisomas. Usualmente se asocian con encefalopatía crónica de comienzo en la infancia o en el niño preescolar. El diagnóstico clínico se orienta en función de la edad de presentación y algunos de los siguientes signos: dismorfia, disfunción neurológica y manifestaciones hepatodigestivas. Las más conocidas son el síndrome de Zellweger, la adrenonleucodistrofia neonatal, el Refsum infantil, la condrodistrofia rizomélica, la acatalasemia y la hiperoxaluria. La mayoría se pueden diagnosticar midiendo ácidos grasos de cadena muy larga entre los cuales está el ácido fitánico, el ácido pipercolico y la medición de los plasmalógenos. La aciduria glutárica tipo II y la hiperoxaluria se pueden diagnosticar determinando ácidos orgánicos por cromatografía de gas acoplada a espectrometría de masas (**Barrera et al.**, 2007b).

### Relación genotipo/fenotipo y estudio de mutaciones

Desde comienzos de los años 70 se postuló una relación directa entre ciertos tipos de mutaciones y la severidad de la enfermedad y se propuso el proyecto para secuenciar el genoma humano con la esperanza de que conociendo la secuencia de cada uno de los genes, se podría predecir la severidad de cada una de las enfermedades originadas en sus mutaciones, hacer diagnóstico temprano y escoger o desarrollar el tratamiento más indicado. Las mutaciones que comprometen o dañan el sitio activo producirían fenotipos severos, en tanto que las que no causan cambios conformacionales importantes o no afectan el sitio activo, deberían presentar fenotipos atenuados. En términos generales las mutaciones que truncan la síntesis produciendo proteínas en las cuales no se sintetiza todo o parte del sitio activo o producen cambios estructurales graves, generan fenotipos graves en tanto que mutaciones de cambio de sentido con cambios estructurales moderados, pueden generar fenotipos severos o atenuados (**Barrera**, 2001; **Tomatsu et al.**, 2004a).

Desde el año de 1992 se comenzaron los estudios de los genes causantes de EIM y sus mutaciones en la población colombiana para las enfermedades de fenilcetonuria y Tay Sachs, bajo el supuesto que luego se pudo confirmar, que en la población colombiana, de origen étnico distinto a las que ya han sido ampliamente estudiadas en Europa, Asia y Norteamérica, era altamente posible descubrir nuevas mutaciones. Para ello estudiamos dos enfermedades de las cuales disponíamos de una casuística suficiente, la enfermedad de Morquio y la enfermedad de Gaucher Tipo I (**Kato et al.**, 1997, **Pomponio et al.**, 2005).

## Terapias

El tratamiento nutricional se ha usado para los pacientes con desórdenes del metabolismo de los carbohidratos, la fenilcetonuria, la homocistinuria, la cistinuria, la tirosinemia, acidemias orgánicas, los desórdenes del ciclo de la urea, las glicogénesis y algunas enfermedades peroxisomales. Desde la década de los ochenta se trató el trasplante de células especialmente de médula ósea para el tratamiento entre otros EIM de las mucopolisacaridosis. El trasplante de hígado ha sido utilizado para el tratamiento de glicogenosis tipo I, tipo IV, tirosinemia, deficiencia de antitripsina, hipercolesterolemia familiar, fibrosis quística, hemocromatosis, desorden del ciclo de la urea, enfermedad de Refsum entre otras. Últimamente se está tratando con éxito el trasplante de células de cordón umbilical para algunas de las mucopolisacaridosis.

Dado que los EIM son causados por deficiencia en proteínas, generalmente enzimas, desde hace muchos años se pensó en reponerlas obteniéndolas de fluidos biológicos u otros tejidos. Los estudios tendientes al desarrollo de protocolos de TRE, se iniciaron a mediados de los años 60 y demostraron que esta podría ser una alternativa terapéutica factible, siempre y cuando, se superaran algunos obstáculos que eran, en síntesis, los siguientes: obtener cantidades suficientes de la enzima humana estable, no antigénica, con alta actividad específica y poder direccionarla a las células y compartimientos subcelulares del paciente (**Grabosky, et al.**, 1995). En los estudios clínicos preliminares se emplearon tres enzimas: la hexosaminidasa A, la  $\alpha$ -galactosidasa A y la  $\beta$ -glucocerebrosidasa, cuyas deficiencias son responsables de las enfermedades de Tay-Sachs, Fabry y Gaucher, respectivamente. (**Brady et al.**, 1973; **Brady et al.**, 2000; **Barrera et al.**, 2006b; **Johnson et al.**, 1973; **Sáenz et al.**, 2003).

En el caso de la enfermedad de Gaucher, la enzima aislada de placenta humana fue aplicada, vía intravenosa, a dos pacientes quienes mostraron reducción de los glucocerebrósidos, sustratos de la enzima  $\beta$ -glucocerebrosidasa. Sin embargo, la enzima fue captada principalmente por el hígado y no por los macrófagos, células donde más se acumulan los glucocerebrósidos y constituyen las células diana para la TRE en esta enfermedad. Para aumentar su captación por los macrófagos la enzima fue modificada para eliminar los residuos de ácido siálico y galactosa y exponer los de manosa (**Brady et al.**, 1974; **Desnick**, 2004).

Luego se aisló el gen humano de la enzima glucocerebrosidasa se insertó en células de ovario de hámster cultivadas en biorreactor. Esta enzima por ser sintetizada en células de mamífero era bien tolerada por los pacientes y mostró rápidamente su potencial para tratar la variante tipo

I de esa enfermedad en la cual no hay compromiso cerebral. Dado que la enzima no atraviesa la barrera hemato-encefálica no se puede utilizar para tratar desórdenes con compromiso cerebral. En la actualidad se están tratando seis EIM con enzimas sintetizadas en células de ovario de hámster (CHO) y una con enzima sintetizada en fibroblastos humanos cultivados, que sobre expresan la enzima. Posteriormente se hablará sobre cada una de esas enfermedades y la forma de tratarla.

La Terapia Génica (TG) ha probado su eficacia en el tratamiento de dos inmunodeficiencias y se ha usado experimentalmente en más de 20 EIM. Sin embargo, la muerte reciente de 4 pacientes sometidos a este tipo de terapia (**Haccin et al.**, 2003) ponen de presente que es necesaria más investigación antes de que esta terapia se pueda utilizar con toda la efectividad y seguridad requerida para el tratamiento de EIM. Recientemente se está probando experimentalmente el trasplante de células madre y el uso de moléculas chaperonas que faciliten el correcto plegamiento de las proteínas defectuosas (**Alméciga et al.**, 2006; **Edelstein et al.**, 2004; **Cabrera et al.**, 2002). Existe la impresión que el tratamiento efectivo para los EIM se logrará usando simultáneamente una combinación de 2 o más de estas terapias.

Revisando la literatura científica colombiana, es muy poco lo que se encuentra antes del año 87 con respecto a los EIM. Esto quizá puede explicarse por cuanto la confirmación de los EIM requiere métodos bioquímicos que no estaban disponibles en el país, pues solo se contaba con algunos exámenes de tamizaje que permitían hacer una primera aproximación para su diagnóstico. Están disponibles en Internet los artículos de (**Alzate et al.**, 1968; **Hernández** 1985; **Munar et al.**, 1985; **Carrillo**, 1986).

En este artículo se describen algunos de los trabajos en que ha participado el autor a lo largo de más de cuatro lustros, en cuanto a diagnóstico, tratamiento, estudios de mutaciones en los genes responsables de algunas de estas enfermedades. Nuestros aportes en la investigación en Terapia de Reemplazo Enzimático (TRE), (**Landázuri et al.**, 2009; **Córdoba et al.**, 2009; **Poutou et al.**, 2005), Terapia Génica (TG) (**Gutiérrez et al.**, 2008; **Alméciga et al.**, 2009) y nuevos métodos de diagnóstico (**Tomatsu et al.**, 2004b; **Tomatsu et al.**, 2004c) aparecen en algunas publicaciones recientes, por lo cual se citan pero sólo se comentan brevemente.

## Métodos

Para el diagnóstico de estas enfermedades en los años de 1985-87 se estandarizaron las técnicas de tamizaje de

aminoácidos: cloruro férrico, nitrosonaftol, dinitrofenilhidracina, nitroprusiato de plata y las cromatografías en capa delgada y papel para aminoácidos en suero y orina, y la medición de glicina, triptófano, fenilalanina y tirosina. Los ácidos orgánicos se hicieron por cromatografía de gases acoplada a la espectrometría de masas para el diagnóstico de las acidemias orgánicas (**Barrera**, 1988; **Barrera**, 1993a; **Alvear et al.**, 1988).

Entre los años 1995 y 1996, se estandarizaron las técnicas de azul de toluidina, cloruro de cetil piridinium, albúmina ácida, electroforesis y cromatografía de mucopolisacáridos (**Echeverri et al.**, 1995; **Espinosa et al.**, 1989). En el año de 1990 se estandarizó la enzima para la enfermedad de Maroteaux Lamy, en 1993 Hurler (**Echeverri et al.**, 1995) y Morquio entre 1992 y 1993. Y la secuenciación de genes en MPS IVA en 1997 (**Kato et al.**, 1997), Morquio B en el 2000, Sly en 1998, Sanfilippo B en 2001.

En el año de 1990 se introdujo la técnica de la Arilsulfatasa A para el diagnóstico de la leucodistrofia metacromática, luego la enzima para el diagnóstico de la enfermedad de Krabbe, la  $\beta$ -galactosilceramida,  $\beta$ -galactosidasa, la Hexosaminidasa A para Tay Sachs y la Hexosaminidasa B para Sandhoff (**Barrera et al.**, 1993c; **Barrera et al.**, 1993d). Hace seis años se estandarizó la determinación de glucocerebrosidasa para la enfermedad de Gaucher y la secuenciación del DNA. (**Pomponio et al.**, 2005).

En 1994, se estandarizó la técnica de ácidos grasos de cadena muy larga para la adrenoleucodistrofia, pero debido al bajo número de pacientes y al hecho de que para entonces solo se disponía de un cromatógrafo de gas, con espectrómetro de masas lo cual implicaba suspender el servicio de los ácidos grasos de cadena corta que son verdaderas urgencia médicas, se decidió remitirlas al laboratorio del doctor Hugo Mosser (**Echeverri et al.**, 2005).

Para el análisis de glicógeno se estandarizaron la determinación cuantitativa de glicógeno, la determinación de estructura, los ensayos para glucosa 6 fosfatasa, glucosidasa ácida, fosforilasa, enzima desramificante y enzima ramificante (**Barrera et al.**, 1990b; **Barrera et al.**, 1993b).

## Resultados y discusión

En el término de veinte años participamos en la confirmación bioquímica de los siguientes EIM. (Tabla 2).

A pesar de que los métodos de tamizaje y la cromatografía para aminoácidos fueron unas de las primeras técnicas que se trajeron al país (**Barrera**, 1988; **Barrera**, 1993; **Alvear et al.**, 1998; **Barrera et al.**, 1991), es muy

**Tabla 2. Errores innatos del metabolismo detectados en Colombia 1987-2008.** Los desórdenes han sido clasificados de acuerdo a la división propuesta por Scriver *et al.* 2005. \*: No se incluyen en el cálculo del total de casos diagnosticados. X: Corresponde a estudios especiales realizados con propósitos de investigación en los cuales se hizo búsqueda muy activa de pacientes. Los estudios de los años 87 al 95 se realizaron en el Centro de Investigaciones en Bioquímica de la Universidad de los Andes. Del 97 al 2008 en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana. En los años 95-96 tuvimos un retiro temporal de estas actividades.

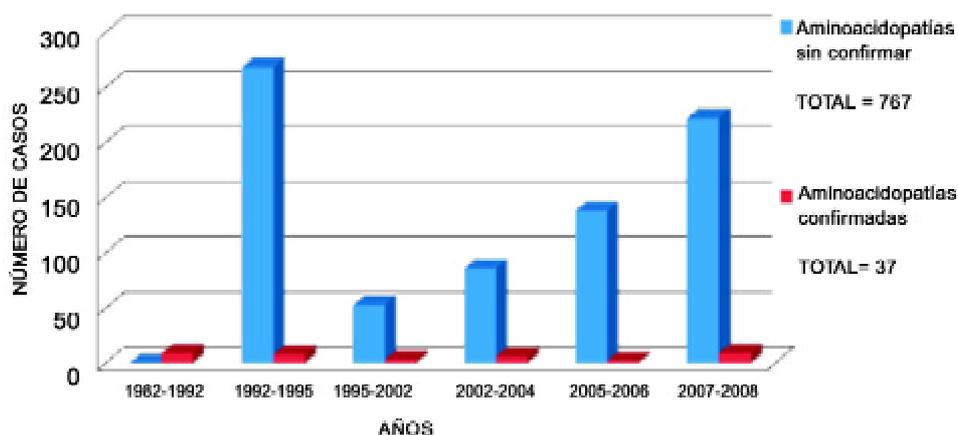
Enfermedades identificadas	1987-1992	1992-1995	1995-2002	2002-2004	2005-2006	2007-2008	TOTAL
Aminoacidopatías sin clasificación final*	0	268*	53*	86*	138*	222*	767*
Acidemia 3-OH-3ME-glutárica	0	1	0	1	0	0	2
Acidemia glutárica I	0	0	1	0	2	2	5
Acidemia glutárica II	0	1	0	0	0	0	1
Acidemia butírica	1	0	0	0	0	0	1
Acidemia isovalérica	1	0	1	9	12	0	23
Acidemia metilmalónica	1	0	0	4	4	4	13
Acidemia piroglutámica	0	1	0	0	0	0	1
Acidemia propiónica	2	1	2	5	1	1	12
Acidemia cadena media	0	1	0	0	0	0	1
Defecto del ciclo de Krebs	0	0	0	6	0	0	6
3-Metilcrotonilglicinuria	0	0	0	2	0	0	2
Deficiencia de oxoacil CoA deshidrogenasa	0	0	0	1	0	0	1
Deficiencia de succinil-CoA transferasa	0	0	0	2	0	0	2
Deficiencia de acil CoA deshidrogenasa	0	0	0	1	3	0	4
Deficiencia de beta cetotilasa	0	1	1	1	0	0	3
Deficiencia de acetoacil CoA tiolasa	0	0	0	1	0	0	1
Acidosis láctica	0	0	3	12	0	0	15
Aciduria 4-OH butírica	0	0	1	0	0	0	1
Enfermedad de orina con olor a jarabe de arce (MSUD)	0	0	0	2	0	3	5
Tirosinemia	1	0	5	4	3	2	15
Tirosinemia transitoria	0	0	0	0	1	0	1
Acidemias orgánicas sin confirmar	0	0	0	6	25	48	79*
Fenilcetonuria	4	2	2	0	0	0	8
Cistinuria	3	0	0	0	0	0	3
Hiperfenilalaninemia	0	1	0	3	0	1	5
Hiperglicinemia no cetósica	1	2	0	0	0	4	7
Defectos del ciclo de la urea (DCU)	0	0	0	3	2	4	9
Homocistinuria	1	3	1	0	0	0	5
Adrenoleucodistrofia ligada X (ALD -X)	0	5	5	7	0	2	19
Refsum	0	0	0	1	0	0	1
Krabbe	2	0	0	0	0	0	2
Cannavan	2	0	0	0	0	0	2
Leucodistrofia metacromática	6	1	7	0	0	0	14
Deficiencia de glucosa 6 fosfato deshidrogenasa (G6PDsa)	0	18*	0	0	0	0	18
Intolerancia a la lactosa	0	0	0	0	17*	0	17
Fructosuria	2	0	2	2	0	0	6
Galactosemia	4	0	0	4	0	0	8
Pompe	2	0	1	2	0	0	5
McArdle	2	0	0	0	0	0	2
Glucogenosis (GSD) sin clasificar	0	0	0	0	1	2	3
Glucogenosis tipo I	3	2	2	0	0	1	8
Deficiencia de biotinidasa	0	0	7	0	0	0	7
Dislipidemias	2	0	0	0	0	0	2
Mucopolipidosis	1	1	0	0	0	0	2
MPS sin identificar	0	0	4	11	4	94	113*
Morquio A	2	23*	10	0	1	1	37*
Hurler	1	4	0	2	0	0	7
Hunter	0	0	1	2	0	1	4
Maroteax lamy	3	0	0	0	0	0	3
Gaucher	0	0	36*	26*	0	0	62
Fabry	0	0	0	2	0	0	2
Lesh-Nyhan	2	1	0	0	0	0	3
Tay Sachs	1	2	0	0	0	0	3
<b>TOTAL</b>	<b>50</b>	<b>71</b>	<b>92</b>	<b>122</b>	<b>76</b>	<b>170</b>	<b>386</b>

\* Corresponde a estudios especiales realizados con propósitos de investigación en los cuales se hizo búsqueda muy activa de pacientes.

**Tabla 3.** Aminoacidopatías confirmadas años 1987 a 2008.

	1987-1992	1992-1995	1995-2002	2002-2004	2005-2006	2007-2008	TOTAL
Fenilcetonuria	4	2	2	0	0	0	8
Cistinuria	3	0	0	0	0	0	3
Hiperfenilalalinemia	0	1	0	3	0	1	5
Hiperglicinemia no cetósica	1	2	0	0	0	4	7
Defectos del ciclo de la urea (DCU)	0	0	0	3	2	4	9
Homocistinuria	1	3	1	0	0	0	5
<b>TOTAL</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>37</b>

Los estudios de los años 87 al 95 se realizaron en el Centro de Investigaciones en Bioquímica de la Universidad de los Andes. Del 97 al 2008 en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana.



**Figura 1.** Comparación de casos de aminoacidopatías confirmadas y aminoacidopatías sin confirmar entre los años 1987 a 2008. El total de aminoacidopatías diagnosticadas corresponde a 37 casos en contraste con un total de 767 casos para las aminoacidopatías sin confirmar.

preocupante el evidente rezago que tenemos en el diagnóstico de estas enfermedades.

Debemos llamar la atención sobre el enorme sub-diagnóstico en enfermedades tales como fenilcetonuria y cistinuria en las cuales deberíamos haber detectado un número considerable de pacientes. En contraste la homocistinuria parece ser la aminoacidopatía que se ha diagnosticado en mayor número según los estudios de **Córdoba et al.**, 2000 y **Bermúdez et al.**, 2003.

#### Acidemias orgánicas

El diagnóstico de las acidemias orgánicas (AO) se hace por métodos colorimétricos, determinación de aminoácidos

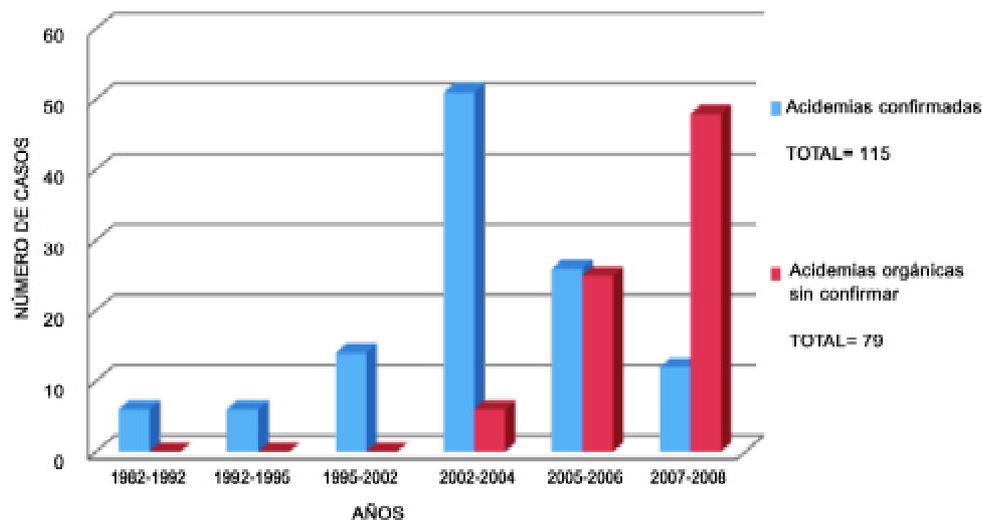
y análisis de ácidos orgánicos por cromatografía de gas y espectrometría de masas. Estas técnicas se comenzaron a aplicar en Colombia a comienzos de los años 90 (**Barrera**, 1995).

En contraste con las aminoacidopatías, es evidente el enorme progreso que se ha hecho en el diagnóstico de las AO en el transcurso de los años, cabe destacar, como se observa en la tabla 2, el número de casos detectados: 23 de acidemia isovalérica, 13 de acidemia metilmalónica, 12 de acidemia propiónica, 6 de defectos del ciclo de krebbs, 5 de acidemia glutárica tipo I, 15 de tirosinemia y 5 de enfermedad de orina con olor a jarabe de arce (MSUD) (Tabla 4). Esta última es la acidemia más frecuente en la población

**Tabla 4.** Acidemias diagnosticadas entre 1987 y 2008.

Enfermedad	1987-1992	1992-1995	1995-2002	2002-2004	2005-2006	2007-2008	TOTAL
Acidemia glutárica tipo I	0	0	1	0	2	2	5
Acidemia isovalérica	1	0	1	9	12	0	23
Acidemia metilmalónica	1	0	0	4	4	4	13
Acidemia propiónica	2	1	2	5	1	1	12
Acidosis láctica	0	0	3	12	0	0	15
Enfermedad de orina con olor a jarabe de Arce (MSUD)	0	0	0	2	0	3	5
Tirosinemia	1	0	5	4	3	2	15
Acidemia cadena media	0	1	0	0	0	0	1
Defecto del ciclo de Krebs	0	0	0	6	0	0	6
3-Metilcrotonilglicinuria	0	0	0	2	0	0	2
Deficiencia de oxoacil CoA deshidrogenasa	0	0	0	1	0	0	1
Deficiencia de succinil-CoA transferasa	0	0	0	2	0	0	2
Deficiencia de acil CoA deshidrogenasa	0	0	0	1	3	3	7
Deficiencia de beta cetotilasa	0	1	1	1	0	0	3
Deficiencia de acetoacil CoA tiolasa	0	0	0	1	0	0	1
Acidemia 3-OH-3ME-glutárica	0	1	0	1	0	0	2
Acidemia glutárica II	0	1	0	0	0	0	1
Acidemia butírica	1	0	0	0	0	0	1
Acidemia piroglutámica	0	1	0	0	0	0	1
Aciduria 4-OH butírica	0	0	1	0	0	0	1
Tirosinemia transitoria	0	0	0	0	1	0	1
<b>TOTAL</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>12</b>	<b>50</b>	<b>26</b>	<b>15</b>	<b>115</b>

Los estudios de los años 87 al 95 se realizaron en el Centro de Investigaciones en Bioquímica de la Universidad de los Andes. Del 97 al 2008 en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana. De las 115 acidemias diagnosticadas, las más frecuentes fueron: isovalérica, propiónica, metilmalónica, láctica y tirosinemia.



**Figura 2.** Acidemias orgánicas confirmadas frente a los casos sin confirmar desde 1987 a 2008. El total de acidemias confirmadas durante este lapso de tiempo corresponde a 115 casos, los cuales sobrepasan al total de casos sin confirmar que corresponde a 79.

hispana que vive en Estados Unidos y es sorprendente que los primeros casos sólo se encontraron en el año de 2004 (Tabla 4) (Barrera *et al.*, 2006a; Barrera *et al.*, 2007a; Gómez *et al.*, 2008).

De un total de 194 ácidos orgánicos, se ha podido confirmar el diagnóstico en 115 casos, pero han quedado 79 sin confirmación. En muchos de los casos el paciente está tomando anticonvulsivantes que dificultan el precisar el tipo de acidemia que se está presentando, así sea evidente que se trata de una de ellas, dado que un mismo ácido orgánico se puede encontrar en más de una acidemia y que los metabolitos patognomónicos en ocasiones se presentan en forma de picos muy pequeños y son opacados por los picos de los medicamentos cuando estos son muy grandes. En ocasiones el médico comienza el tratamiento y dada la mejoría del paciente no persiste en la confirmación diagnóstica. En otras oportunidades las aseguradoras ponen dificultades para la autorización de estos exámenes. Finalmente hasta hace 2 años las dietas eran importadas, proceso que demoraba hasta 6 meses. Sin embargo, desde hace 2 años algunas están disponibles en el mercado nacional y la oportunidad en el tratamiento ha mejorado considerablemente.

Entre las acidemias orgánicas halladas en la población colombiana de la 3 hidroximetil glutárica, la 3 metilcrotónilglicinuria, la etilmalónica y la deficiencia de succinil CoA deshidrogenasa, solo se han reportado pocos casos en el mundo.

### Enfermedades lisosomales (MPS)

El síndrome de Sanfilippo, la más común de las mucopolisacaridosis (MPS) a nivel mundial, parece no ser tan frecuente en Colombia (1:24000 aproximadamente), en cambio el síndrome de Morquio uno de los menos frecuentes (1:300000), parece ser el más prevalente de las mucopolisacaridosis en Colombia.

Estudiando los pacientes con enfermedad de Morquio ha sido posible descubrir cinco nuevas mutaciones en el gen de la enzima galactosamina 6-sulfato sulfatasa responsable de esta enfermedad (Kato *et al.*, 1997; Tomatsu *et al.*, 2004a). Actualmente en el país se están tratando con Terapia de Reemplazo Enzimático (TRE) 11 pacientes con enfermedad de Hurler y 2 con enfermedad de Hunter. Está por llegar el tratamiento para Maroteaux Lamy y están comenzando los estudios clínicos para la enfermedad de Morquio la cual debe estar disponible en 4 a 5 años en Colombia.

En el estudio de las MPS aparecen 113 casos sin confirmar en nuestro laboratorio (Figura 3); sin embargo, la mayoría de estos pacientes por razones que no son del caso discutir, están siendo enviados al exterior para los análisis enzimáticos. De hecho la mayoría de diagnósticos (11 pacientes diagnosticados con Hurler, 17 con Maroteaux Lamy y 14 con Hunter) se han realizado en el exterior. Aún cuando los métodos de diagnóstico están disponibles en el país.

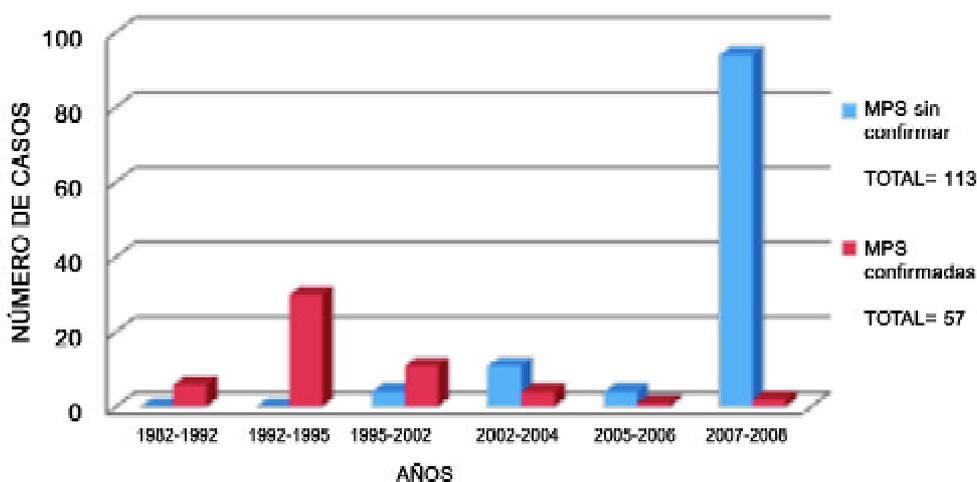


Figura 3. Comparación de los casos de Mucopolisacaridosis (MPS) confirmados frente a los casos sin confirmar. MPS confirmadas = 57 MPS sin confirmar = 113 casos. La mayoría de muestras para diagnosticar a pacientes con MPS son enviadas al exterior aun cuando los métodos de diagnóstico están disponibles en el país.

### Otras enfermedades lisosomales

En un estudio para el diagnóstico de la enfermedad de Gaucher entre los años 1995 a 2004 se identificaron 62 pacientes, posteriormente nos desvinculamos del estudio de esa enfermedad. Otro tanto ha pasado con el diagnóstico de la enfermedad de Fabry (Tabla 5). Para estas dos entidades está disponible la Terapia de Reemplazo Enzimático en el país, actualmente hay 73 pacientes con enfermedad de Gaucher y 13 con enfermedad de Fabry en tratamiento.

En lo referente a los EIM de los carbohidratos evidentemente hay un subdiagnóstico a la luz de nuestra experiencia (Ortiz *et al.*, 1990). El hecho de que la mayoría de los diagnósticos que se hacen sean de enfermedad de Von Gierke, se puede explicar por cuanto hay unos pocos médicos que se han especializado en el diagnóstico de esta enfermedad. Uno de los grandes vacíos que percibimos es la muy poca remi-

sión para descartar desórdenes neuromusculares atribuibles a enfermedades metabólicas (Barrera *et al.*, 1990a; Barrera *et al.*, 1993b, Barrera *et al.*, 2007b).

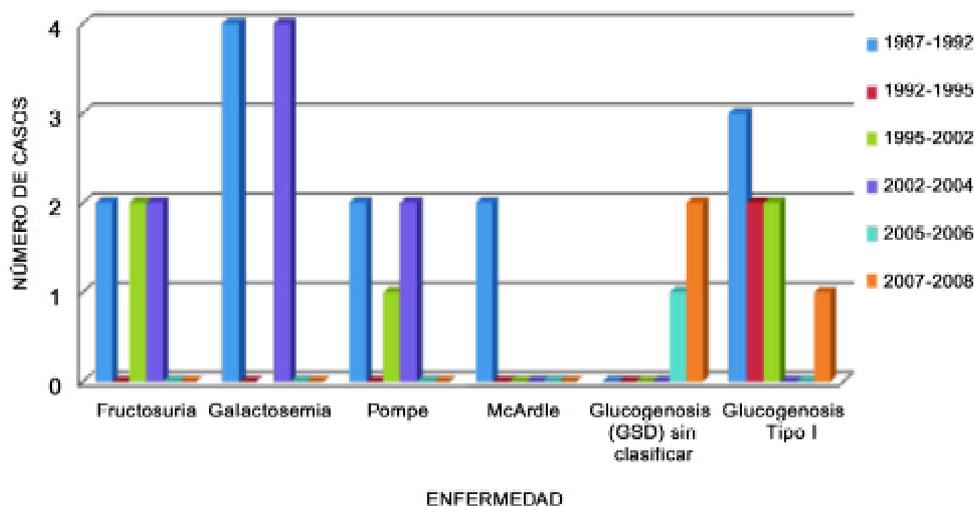
### Enfermedades neurodegenerativas

En lo referente a las enfermedades neurodegenerativas a pesar de tratarse de desórdenes poco frecuentes, el número de casos diagnosticados se puede considerar proporcionalmente elevado (Figura 5). La explicación para estos hallazgos radica en que el grupo de Neurología Pediátrica del Hospital Militar, uno de los de más larga tradición en la preparación de neuropediatras en Colombia, se ha especializado en este tipo de enfermedades y todos los ex alumnos de esa escuela, que ya son numerosos, tienen buen entrenamiento en el diagnóstico de estas enfermedades (Barrera *et al.*, 1993c; Barrera *et al.*, 1993d; Bermúdez *et al.*, 2001; Espinosa *et al.*, 1994).

**Tabla 5.** Otras enfermedades lisosomales diagnosticadas en el periodo 1987-2008.

Enfermedad	1987-1992	1992-1995	1995-2002	2002-2004	2005-2006	2007-2008	TOTAL
Gaucher	0	0	36	26	0	0	62
Fabry	0	0	0	2	0	0	2
<b>TOTAL</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>36</b>	<b>28</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>64</b>

Los estudios en el año 95 se realizaron en el Centro de Investigaciones en Bioquímica de la Universidad de los Andes. Del 97 al 2008 en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana.



**Figura 4.** Desórdenes de los carbohidratos diagnosticados entre 1987 y 2008. Los valores presentados son el resultado de los estudios que se realizaron en el Centro de Investigaciones en Bioquímica de la Universidad de los Andes entre los años 87 al 95 y en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana entre el 97 y 2008.

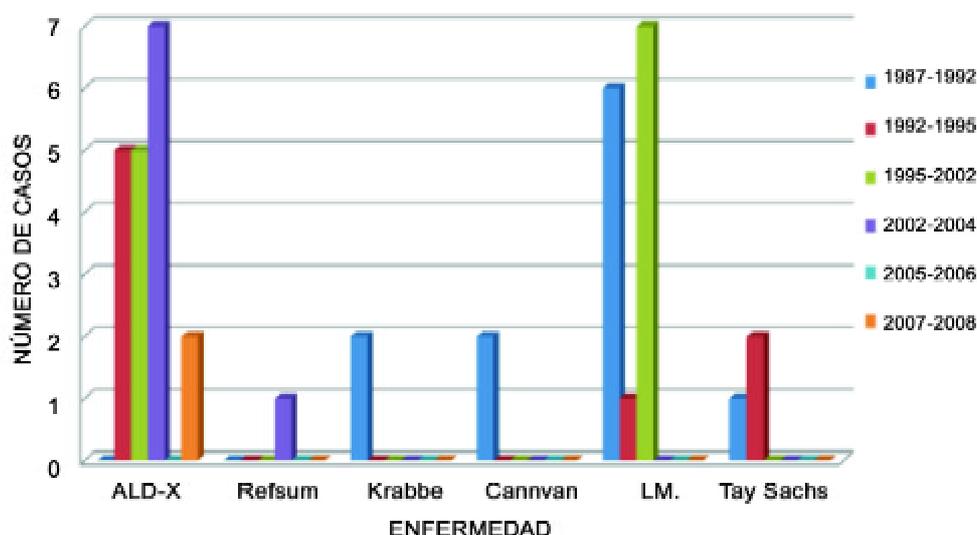


Figura 5. Enfermedades neurodegenerativas diagnosticadas entre los años 1987 y 2008. Los valores presentados son el resultado de los estudios que se realizaron en el Centro de Investigaciones en Bioquímica de la Universidad de los Andes entre los años 87 al 95 y en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana entre el 97 y 2008.

Tabla 6. Otros EIM diagnosticados entre los años 1987 a 2008.

Enfermedad	1987-1992	1992-1995	1995-2002	2002-2004	2005-2006	2007-2008	TOTAL
Intolerancia a la lactosa	0	0	0	0	17	0	17
Dislipidemias	2	0	0	0	0	0	2
Mucopolipidosis	1	1	0	0	0	0	2
Deficiencia de biotinidasa	0	0	7	0	0	0	7
Lesh-Nyhan	2	1	0	0	0	0	3
Deficiencia de glucosa 6 fosfato deshidrogenasa (G6PDsa)	0	18	0	0	0	0	18
<b>TOTAL</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>7</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>49</b>

Los estudios de los años 87 al 95 se realizaron en el Centro de Investigaciones en Bioquímica de la Universidad de los Andes. Del 97 al 2008 en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana.

### Otros errores innatos del metabolismo

En lo referente a la Intolerancia a la Lactosa confirmamos por técnicas de DNA, estudios previos que indican que por lo menos un 70% de la población colombiana sufre de este desorden. Las personas estudiadas hicieron parte de un trabajo piloto orientado a probar la factibilidad de usar técnicas de biología molecular para su diagnóstico. (Datos no publicados) Este y otros estudios como los de Lesh Nyhan, deficiencia de biotinidasa, han sido parte de trabajos de investigación que no se han continuado por razones que se discutirán posteriormente (Rodríguez F. *et al.*, 1992; Rodríguez F. *et al.*, 1999; Rodríguez F. *et al.*, 2001).

### Terapia de reemplazo enzimático como tratamiento en pacientes colombianos diagnosticados con EIM

La TRE a la cual ya nos hemos referido en la introducción se está utilizando para seis enfermedades. Cabe resaltar que estas terapias llegaron a Colombia uno o dos años después de que se autorizara su comercialización en los EE.UU. Por su novedad, sus implicaciones para la salud de los pacientes y por su impacto en el sistema de salud, nos detenemos a discutir las un poco en detalle.

Existen tres variantes de la enfermedad de Gaucher: la tipo I que compromete principalmente hígado, bazo y hueso

pero no tiene compromiso neurológico y la tipo II y tipo III, que tienen compromiso neurológico severo y moderado respectivamente. En el tipo I, la TRE ha funcionado muy bien para corregir el daño hepático, revierte la hepatomegalia, los parámetros hematológicos como la anemia y la trombocitopenia; sin embargo, no ha sido lo suficientemente efectiva para reparar los daños óseos. Se han reportado mejoras significativas en hueso en una cohorte grande en Brasil usando dosis altas de enzima, pero algunos otros trabajos muestran reservas con respecto al efecto positivo de la terapia en hueso. Dado que, como ya se ha discutido, la enzima no atraviesa la barrera hematoencefálica la terapia no está indicada para pacientes tipo II. Experimentalmente se ha usado para pacientes con tipo III pero el Consenso Europeo para el tratamiento de la Enfermedad de Gaucher no recomienda su uso para esos pacientes.

En Colombia se han identificado 85 pacientes con la enfermedad de Gaucher de los cuales hay 73 en tratamiento. Este procedimiento recibió autorización para mercadeo en USA en el año de 1994. En Colombia se han identificado 12 pacientes vivos con Enfermedad de Hurler de los cuales 9 están en terapia actualmente. En esta enfermedad la TRE no ha mostrado beneficios significativos en hueso y corazón lo cual se había anticipado pues en los experimentos con perros no hubo cambios histológicos en hueso, cartílago y válvulas cardiacas a pesar de las altas dosis de enzima usadas por periodos prolongados. Hay treinta y cinco pacientes identificados con la enfermedad de Fabry de los cuales 11 están en tratamiento; la enzima recombinante se ha usado desde el año 2003, mostrando desaparición de los depósitos de GL3 en endotelio capilar del riñón, piel y corazón. En Colombia se han identificado 26 pacientes con enfermedad de Hunter de los cuales tres están en tratamiento. Se han identificado 16 pacientes con la enfermedad de Maroteaux Lamy de los cuales 8 está en tratamiento. Muchos de estos pacientes fueron confirmados por otros laboratorios de Colombia o del exterior pero el autor solo participó en alguna fase de su estudio.

Mucho se ha avanzado en el tratamiento de los errores innatos del metabolismo con TRE desde los primeros reportes de estas enfermedades en Colombia. En los pacientes tratados en todas partes del mundo un porcentaje que va desde el 25% hasta el 80%, dependiendo de la enfermedad que se esté tratando, ha mostrado producción de anticuerpos, durante las primeras etapas de la terapia, sin embargo, estos no son neutralizantes de la actividad enzimática y tienden a desaparecer después del segundo año de tratamiento. En conclusión en nuestro país hay 112 pacientes con enfermedades lisosomales que están siendo tratados de un total de 188 identificados. El problema

principal es el elevado costo de la terapia. Colombia es uno de los países de Latinoamérica con mayor número de pacientes tratados con TRE.

La terapia también tiene limitaciones en cuanto al direccionamiento de la enzima especialmente a hueso y en cuanto a costos de producción. En el momento estamos trabajando para ayudar a mejorar esos dos aspectos para el tratamiento de la enfermedad de Morquio, expresando enzimas humanas recombinantes en bacterias y levaduras. Algunas de nuestras publicaciones más recientes al respecto son: **Landázuri et al.**, 2003; **Landázuri et al.**, 2009; **Córdoba et al.**, 2009; **Mendoza et al.**, 2008; **Poutou et al.**, 2005. En ellas mostramos que es posible expresar enzima humana recombinante biológicamente activa en *Escherichia coli* y en *Pichia pastoris*. Hemos encontrado también que a medida que aumenta la densidad de los cultivos se pierde la actividad enzimática.

### Terapia génica

Desde hace cerca de ocho años hemos venido trabajando en la construcción de vectores derivados de virus adenoasociados para terapia génica. Usando esos vectores hemos logrado reparar el defecto in vitro para las enfermedades de Morquio y de Hunter e in vivo usando animales Morquio transgénicos (**Gutiérrez et al.**, 2008; **Alméciga et al.**, 2009). Hemos avanzado en la expresión de niveles más altos de la enzima galactosamina 6 sulfato sulfatasa *in vitro* e *in vivo* usando vectores derivados de virus adenoasociados, un activador de las sulfatasas, el SUMF1, y promotores eucarióticos que nos permiten mejores niveles de expresión que con el promotor de citomegalovirus, usado tradicionalmente en esos estudios. Actualmente estamos enfocados en el direccionamiento de los vectores y de la enzima Galactosamina 6 Sulfato Sulfatasa purificada a hueso, el cual es el órgano más afectado en la enfermedad de Morquio y en estudios de expresión de genes en células madre mesenquimales diferenciadas a condrocitos, con miras a combinar el uso de células madre y la terapia génica. (**Alméciga et al.**, 2009).

### Estudio de mutaciones en genes responsables de algunos EIM

El primer trabajo en Colombia consistió en el estudio de las mutaciones del gen de la fenilalanina hidroxilasa, enzima responsable de fenilcetonuria. Se utilizaron sondas alelo específicas para las mutaciones R111X, IVS10 e IVS12. Estas mutaciones de acuerdo a lo que se conocía en ese entonces era una de las más frecuentes en las poblaciones Oriental, Mediterránea y del Norte de Europa, res-

pectivamente. Como dato llamativo de ese estudio aparece que no se identificó ninguna de estas mutaciones, a pesar de que la mutación IVS10, una de las más prevalentes en España, había sido reportada recientemente en Argentina, Chile y México con frecuencias similares a las encontradas en la población Española (**Valbuena** 1995).

Un segundo estudio, estuvo dirigido a identificar las posibles mutaciones en el gen de la hexosaminidasa A, cuyo defecto es responsable de la enfermedad de Tay-Sachs. Las tres mutaciones más frecuentes en la población judía son la IVS12 que se encuentra entre 15 y 20% de la inserción TATC en el exón 11 responsable del 75 al 80% de los casos de la enfermedad y la mutación G289A presente en 1 a 5% de los pacientes. Nuestros trabajos reportados en congresos pero no publicados, mostraron que un paciente colombiano y sus padres de ancestro judío Asquenazi presentaban la mutación en el exón 11, que es una de las tres que presentan más del 95% de esta población, en tanto que otros dos pacientes y sus padres de ancestro amerindio no presentaban ninguna de esas tres mutaciones. Estos estudios se suspendieron por falta de financiación debido al reducido número de pacientes identificados en el país.

La tercera enfermedad en la cual realizamos estudios de DNA fue la enfermedad de Morquio A descrita en 1929 por el médico Uruguayo Luis Morquio. Es causada por un defecto en la enzima Glucosamina 6 sulfato sulfatasa GALNS EC 3.1.6.4, la cual produce acumulación anormal de sulfato de keratán y condroitin. La incidencia se ha calculado en 1:50.000 y 1: 200.000. El defecto se transmite en forma autosómica recesiva. Las principales características de la enfermedad son baja estatura, pecho en quilla, displasia esquelética severa, opacidad corneal, hipoplasia de odontoides, enfermedad de válvula aórtica e inteligencia normal. En los lisosomas la mayor parte de la enzima está presente como un dímero de 120 kDa con monómeros de 60 kDa. El cDNA ya ha sido clonado. Al igual que otras sulfatasas es activada por un factor activador (SUMF1). Se han reportado 153 mutaciones de las cuales 114 son sin sentido, 11 por defectos en splicing, 18 deleciones pequeñas, 3 inserciones pequeñas, 2 inserciones grandes, 3 deleciones grandes y dos rearrreglos complejos.

Algunas evidencias arqueológicas sugieren que la enfermedad de Morquio está presente en Colombia desde tiempos precolombinos. Hace aproximadamente 15 años iniciamos los estudios en la enfermedad de Morquio conjuntamente con el doctor Shunji Tomatsu, quien ha sido uno de los líderes mundiales en el estudio de dicha enfermedad. En un trabajo inicial publicado en 1997 (**Kato et al.**,

1997), se reportaron tres nuevas mutaciones en pacientes colombianos: la mutación G301C, presente en el 68.4% de los alelos identificados, la S162F en 10.5% de los alelos identificados y la F69B en un solo alelo. La mutación G301C, encontrada en la región colombiana del viejo Caldas, parece estar asociada a un efecto fundador. Posteriormente la G301C ha sido identificada en pacientes de Gran Bretaña, Francia, Marruecos, Brasil y Portugal; la S162F (10.5%) y la F69V no han sido reportadas aún en otras poblaciones. Recientemente dos mutaciones fueron reportadas en pacientes Cundiboyacenses, la A75G y la R386C. Esta última ha sido encontrada también en pacientes de Chile, Argentina, Méjico y Brasil, UK, Japón, Italia, Portugal, Turquía y Alemania.

Posteriormente se continuaron estudios con colegas de otros países para el desarrollo de mejores metodologías para el diagnóstico de las mucopolisacaridosis (**Tomatsu et al.**, 2004b; **Tomatsu et al.**, 2004c).

En los años 2003-2004, se hizo la genotipificación de los pacientes colombianos Gaucher tipo 1 A (Tabla 7). El trabajo tuvo como objetivo estudiar las variantes en el gen de la enzima en pacientes colombianos, con el fin de establecer la relación genotipo fenotipo; identificar las mutaciones para poder establecer baterías diagnósticas en nuestra población; brindar a los pacientes la posibilidad de diagnóstico temprano, incluyendo el diagnóstico prenatal y poder de-tectar portadores de la enfermedad (**Pomponio et al.**, 2005).

El gen de la glucocerebrosidasa, localizado en la región 1q21, está compuesto por 11 exones y abarca un fragmento de 7.6 Kb. Hasta ahora se han identificado cerca de trescientas mutaciones de las cuales la N370S se ha asociado con el tipo 1 y la L444P con el tipo 2 o neuronopático (Human Mutation Data Base <http://www.hgmd.cf.ac.uk/ac/index.php>).

Inicialmente se estudiaron 25 pacientes clasificados como Gaucher tipo 1 (sin compromiso neurológico) y más de cien controles normales. Las muestras obtenidas previo consentimiento informado fueron analizadas para la presencia de 6 mutaciones frecuentes (84GG, IVS2+1, N370S, D409H, L444P y V394L), utilizando técnicas de ELISA y SANI (Pron-to Gaucher™) metodología diseñada para la detección de las mutaciones más comunes en la población judía.

Esta estrategia no fue satisfactoria pues no se pudo detectar las mutaciones en varios de los pacientes, lo cual concordaba con nuestra hipótesis original de que dada la composición peculiar de la población Colombiana debe-

**Tabla 7.** Información de los pacientes Gaucher tipo I colombianos genotipificados.

Pac. No.	Edad	Etnia	Genotipo	Tipo	Características clínicas	Lugar de origen
1	25	Hisp	N370S/G195W	1	E, EOS,	Antioquia
2	17	Hisp	N370S/RecNci1	1	E,H, EOM	Cundinamarca
3	50	Eur/Mest.	N370S / D380H	1	EOS, NA, CO	Cundinamarca
4	28	Hisp	N370S / 595-596del CT	1	EOS, CO, E	Quindío
5	36	Hisp	N370S / D380H	1	EOS, CO, F	Cundinamarca
6	43	Mest.	N370S/N370S	1	E, H, A, T	Cundinamarca
7	22	Hisp	N370S/L444P-E326K	1	H, COS, NA, CO	Cundinamarca
8	14	Hisp	N370S/L444P-E326K	1	E, H, A, T	Cundinamarca
9	11	Mest.	N370S / 595-596del CT	1	E, A, T	Cundinamarca
10	9	Mest-Amer	N370S / 595-596del CT	1	E, H, A, T	Tolima
11	7	Hisp	N370S/K198E	1	A, T	Cundinamarca
12	12	Hisp	N370S/K198E	1	E, H, A, T	Cundinamarca
13	7	Hisp	L444P/L444P	3b	E, H, A, T, EOM	Atlántico
14	20	Hisp	N370S / 595-596del CT	1	E, H, A, T	Cundinamarca
15	3	Hisp	N370S/L444P-E326K	1	E, H, T	Valle del Cauca
16	30	Hisp	N370S / D380H	1	EOS, E, A, T, NA, CO	Casanare
17	32	Mest	N370S/N370S	1	NA	Cundinamarca
18	23	Hisp	N370S/L444P	1	A, T, CO, NA, EOS	Cundinamarca
19	26	Hisp	N370S/L444P	1	A, T, CO, NA, EOS	Cundinamarca
20	37	Hisp	N370S/Y313H	1	A, T, CO	Tolima
21		Hisp	N370S/898delG	1	ND	ND
22	30	Hisp	N370S/K198E	1	A, T, EOM	Tolima
23		Hisp	N370S/L444P	1	ND	ND
24		Hisp	N370S/L444P	1	ND	ND

Este estudio fue realizado en el IEIM de la Pontificia Universidad Javeriana. CO=Crisis óseas, NA=A vascular necrosis, F=Fracturas ND=No Disponible, E=Esplenomegalia, H= Hepatomegalia, A= Anemia, EOS=Enfermedad Ósea Severa, EOM= Enfermedad Ósea Moderada, T= Trombocitopenia.

rían haber nuevas mutaciones no detectables por métodos basados en sondas alelo específicas hechas para otras poblaciones (**Pomponio et al.**, 2005; **Wilches et al.**, 2006).

En un paciente inicialmente clasificado clínicamente como Gaucher tipo 1, un examen más cuidadoso mostró que puede clasificarse como tipo 3b (compromiso neurológico moderado). El análisis del ADN mediante DHPLC y secuenciación, mostró que es homocigoto para L444P, lo cual ha sido reportado previamente en otros pacientes y está de acuerdo con los hallazgos de que la mutación L444P está asociada con los tipos 2 y 3 de la enfermedad de Gaucher (**Espinosa et al.**, 2005).

Los pacientes restantes, con el tipo 1 de la enfermedad, presentan los genotipos conformados por las siguientes mutaciones: N370S (52%), L444P (9%), 595-596 del CT (9%), D380H (7%), G195W (2%), Y313H (4.5%), K198E (7%), L444P-E326K (4.5%), 898delG (2%) y RecNci1 (2%).

Los hallazgos muestran que la mutación N370S siempre está asociada con Gaucher tipo 1 pero no fue posible derivar otras correlaciones entre el genotipo y el fenotipo.

Sin embargo, el conocimiento de estas nuevas mutaciones permite diseñar baterías de pruebas para el estudio de la población Colombiana, el estudio de portadores y el diagnóstico temprano de la enfermedad en Colombia.

Entre los hallazgos sobresalientes en este estudio podemos mencionar que la mutación K198E presente en tres pacientes, había sido reportada recientemente por **Orvisky et al.**, 2002 en un paciente diagnosticado en los Estados Unidos, pero de origen colombiano.

Se encontraron tres nuevas mutaciones la 595-96delCT, la D380H y la 898delG. Estos hallazgos no fueron inesperados en vista de que ya se habían encontrado tres nuevas mutaciones en la MPSIVA (**Kato et al.**, 1997). Encontramos también la presencia de una doble mutación en un mismo

alelo (L444P-E326K) en dos familias diferentes clasificadas como Gaucher Tipo 1. Esta mutación fue reportada previamente en un paciente clasificado como Gaucher tipo 2. La presencia de la mutación N370S en el otro alelo, explicaría el por qué estos pacientes tienen Gaucher tipo 1 (Pomponio *et al.*, 2005).

Es bastante notorio, que sólo se encontró en un paciente la mutación RecNciI, la cual de acuerdo a los estudios de Cormand *et al.*, 1998, apareció con una alta frecuencia en la población Argentina. Sin embargo, Giraldo *et al.*, 2000 habían encontrado una alta prevalencia del alelo L444P (18.5%) y una baja prevalencia del RecNciI en la población Española. Esto se puede explicar por una mayor contribución del ancestro hispánico a la población colombiana comparada con la Argentina la cual tiene contribuciones étnicas de por lo menos 5 países europeos. Teniendo en cuenta nuestra similitud desde el punto de vista genético con las poblaciones Ecuatoriana y Venezolana, es posible que estas nuevas mutaciones encontradas por nosotros estén también presentes en esos países.

Al ser la mutación N370S la principal causa de la enfermedad de Gaucher en Colombia y al estar presente en otras poblaciones, algunas de ellas relacionadas históricamente con la colombiana, se hizo un estudio de carácter histórico y demográfico. Para determinar el grado de asociación existente entre esta mutación y los alelos de cinco marcadores moleculares tipo microsatélite, adyacentes al locus *GBA*, se emplearon muestras de 9 pacientes portadores de la mutación N370S, sus padres y 29 controles, para amplificar los loci *DIS305*, *DIS2624*, *DIS2777*, *ITG6.6.2* y *5GC3.2* cuyos alelos fueron determinados mediante secuenciación automática.

Los análisis realizados permitieron establecer el número de generaciones portadoras de la mutación N370S anteriores a la presente. Esta información se dedujo mediante el desequilibrio de ligamiento y algunos de los alelos de los marcadores moleculares incluidos en el haplotipo concenso (Wilches *et al.*, 2006; Díaz A. *et al.*, 1999; Díaz G. *et al.*, 2000). Si se emplea el alelo de 301pb del marcador *DIS2624* para determinar el tiempo  $t$  o  $G$  de la asociación alelo-mutación en Colombia, considerándose la tasa de recombinación *GBA-DIS2624* ( $\dot{c} = 0.025$ ) según (Díaz A. *et al.*, 1999) se puede concluir que la asociación N370S-301 tuvo lugar hace 18 generaciones, esto es 470 años atrás (1 generación = 25 años). Estudios posteriores usando dos microsatélites adicionales nos arrojan una datación de 470 a 800 años. Este es un dato preliminar que debe ser confirmado en trabajos más extensos pues este estudio no se hizo empleando todos los posibles cromosomas N370S colombianos ni tampoco se obtuvo con los parámetros y

correcciones de crecimiento poblacional a considerar cuando se aborda la teoría de la coalescencia. (Díaz A. *et al.*, 1999; Díaz G. *et al.*, 2000).

## Conclusiones

A lo largo de estos 22 años, se ha logrado introducir al país, estandarizar y establecer valores de referencia de más de 50 metodologías que nos han permitido confirmar bioquímicamente cerca de 50 errores innatos del metabolismo nuevos para la literatura médica colombiana.

En el periodo inicial de nuestro trabajo (1987-1992) poco más del 10% de los pacientes fue remitido con “sospecha de enfermedad metabólica”. El número de pacientes con diagnóstico presuntivo ha ido en aumento hasta llegar a cerca del 80%. Esto refleja el avance en la sospecha clínica por parte de los médicos fruto de la divulgación que se ha hecho sobre estas enfermedades en los congresos médicos y en las publicaciones especializadas. Las tablas que acá se presentan muestran claramente el incremento progresivo tanto en la sospecha como en la confirmación de estos diagnósticos.

También se ha logrado introducir el tratamiento nutricional para las aminoacidopatías, acidemias orgánicas, glicogenosis y enfermedades de los carbohidratos. Sin embargo, es necesario facilitar la entrada al país y liberar de gravámenes e impuestos a las fórmulas nutricionales para el tratamiento de las aminoacidopatías y las acidemias orgánicas e incluir esos tratamientos en el Plan Obligatorio de Salud (POS). Es conveniente dejar abierta la posibilidad para que en el futuro se produzcan esas fórmulas nutricionales en el país.

El avance alcanzado en el diagnóstico de las enfermedades lisosomales promovió la llegada de la Terapia de Reemplazo Enzimático (TRE) a Colombia mucho más rápido que a la mayoría de los países del continente. Colombia es uno de los países de Latinoamérica con mayor número de pacientes recibiendo TRE.

Se deduce que desde hace algún tiempo los médicos conocen más acerca de estas enfermedades y están orientando más adecuadamente las solicitudes de exámenes de laboratorio. Aún así, el conocimiento sobre los EIM en el país es muy escaso y se hace necesario tener especialistas en anestesiología, radiología, cardiología, que conozcan muy bien estas enfermedades, para que den un tratamiento especializado a estos pacientes. Sería conveniente establecer centros de referencia muy bien dotados, con sistemas de garantía de calidad muy bien establecidos y donde se dé un tratamiento integral a la familia y al paciente.

El trabajo en la genotipificación de los pacientes con enfermedad de Morquio A, ha llevado a descubrir cuatro nuevas mutaciones en el gen de la Galactosamina 6 Sulfato Sulfatasa y su datación indica que la mutación más frecuente en Colombia, la G301C, se originó hace más de diez mil años (**Kato et al.**, 1997). Los estudios en la enfermedad de Gaucher tipo I nos han permitido descubrir 3 nuevas mutaciones en el gen de la glucocerebrosidasa y la datación de la mutación más frecuente en la población Colombiana, la N340S, señala que probablemente se originó hace aproximadamente 500 a 800 años. Nuestros estudios en las enfermedades de Morquio, Gaucher, y Tay Sachs nos han permitido confirmar nuestra hipótesis inicial de que en la población colombiana deberíamos encontrar mutaciones no halladas en Norteamérica y Europa, por cuanto la composición genética de Colombia es muy diferente a las poblaciones mencionadas.

Nuestros trabajos en construcción de vectores están dando resultados alentadores lo mismo que los de direccionamiento de estos a tejido óseo, objetivo hasta ahora muy difícil de alcanzar, y que debe ser el principal blanco de la terapia en la enfermedad de Morquio. Estos trabajos han tenido muy poco patrocinio en Colombia por la creencia equivocada, a nuestro juicio, de que no es importante su estudio en nuestro medio pues son terapias todavía no maduras para su uso, sin tener en cuenta el potencial enorme de conocimientos que su estudio genera y la necesidad imperiosa de que el país cuente con personas muy bien entrenadas para su adecuado uso en el futuro, evitando así que nos lleguen a través de las casas comerciales, intempestivamente, sin preparación previa y para uso inmediato en los pacientes, como ya ha sucedido con otras terapias en Colombia.

Es notorio que todos estos estudios se han hecho en Universidades privadas, sin apoyo del Ministerio de Salud, el cual ha estado muy al margen del diagnóstico y tratamiento de estos desórdenes en Colombia. Es tiempo que se tome conciencia que a medida que disminuye la morbimortalidad infantil por enfermedades infectocontagiosas, las enfermedades genéticas pasan a ocupar los primeros lugares en la morbimortalidad infantil. En un sistema de salud como el de Colombia, en el cual se han hecho progresos notables en salud pública, que aspira a un cubrimiento universal, esto no será posible hasta tanto no se incluyan en los planes de salud pública, el diagnóstico, tratamiento, prevención e investigación de estas enfermedades.

#### Agradecimientos

El autor agradece a la Pontificia Universidad Javeriana, a la Universidad de los Andes y a Colciencias por su apo-

yo durante todos estos años y muy especialmente a los colegas y estudiantes que han trabajado durante todo este tiempo conmigo. Agradecimientos muy especiales a Ángela Johana Espejo M. por su asistencia en la elaboración de este manuscrito y a Olga Yaneth Echeverri, Inés Stella Morales, Johana Guevara y Nina Pulido encargadas del diagnóstico de estas enfermedades en el IEIM en los últimos años.

#### Bibliografía

- Alméciga-Díaz, C.J., Sáenz, H., Barrera, L.A.** 2006. Estado actual, consideraciones éticas y perspectivas de la terapia génica en errores innatos del metabolismo. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias.* **30**(117):525-540.
- Alméciga-Díaz, C.J., Rueda, M.A., Espejo, A.J., Echeverri, O.Y., Montaña, A., Tomatsu, S., Barrera, L.A.** 2009. Effect of elongation factor 11á promoter and SUMF1 over in-vitro expression of N-acetylgalactosamine-6-sulfate sulfatase. *Molecular Biology Reports.* **36**(7) 1863-1870.
- Alvear, C., Barrera, L.A., Uribe, A.** 1998. Los errores innatos del metabolismo en Colombia durante los años 1992-1995. *Acta Médica Colombiana.* **23**:23-29.
- Alzate, H., Romero, E., Echeverri, M.T.** Intolerancia a la lactosa en grupo de estudiantes de medicina. *Antioquía médica.* **18**(4):237-246.
- Ángel, L.A., Acero, M.Y., Acosta, O.H.** 2000. Prevalencia y superposición de trastornos funcionales del tubo digestivo en población general y pacientes con dispepsia. *Revista Colombiana de Gastroenterología* **15**:1-14.
- , **Calvo, E., Muñoz, Y.** 2005. Prevalencia de hipolactasia tipo adulto e intolerancia a lactosa en adultos jóvenes. *Revista Colombiana de Gastroenterología* **20**:35-47.
- Barrera, L.A.** 1988. Enfermedades metabólicas de origen genético. *Acta Neurol. Col.* **4**:2-3.
- . 1990a. Enfermedades genéticas de origen metabólico. *Pediatría.* **25**: 64-68.
- , **Donado, M.I., Martínez, A., Espinosa, E., Ortiz, T., Corredor, C., Bermúdez, M.** 1990b. Enfermedad de Von Gierke: reporte de dos casos. *Pediatría.* **25**:2, 10-18.
- , **Caycedo, L.E., Echeverri, O.Y., Escuredo, E.** 1991. Fenilcetonuria no típica. Primeros reportes en Colombia. *Pediatría.* **26**:81-87.
- . 1993a. Errores innatos del metabolismo. Seis años de investigación en Colombia. *Acta Médica Colombiana.* **18**:31-40.
- , **Algarín, C., Rodríguez, F., Bermúdez, M., Sandoval, H., Donado, M.I.** 1993b. Diagnóstico clínico-bioquímico de la enfermedad de Pompe. *Acta Médica Colombiana.* **18**:172-176.
- , **Espinosa, E., Valencia, D., Córdoba, A., Tonguino, T., Bermúdez, M.** 1993c. Diagnóstico diferencial de las enfermedades de la sustancia blanca a propósito de dos casos de leucodistrofia metacromática. *Acta Neurol. Col.* **9**:175-180.

- \_\_\_\_\_. **Rengifo, O., Medina, J., Bermúdez, M.** 1993d. Diagnóstico clínico y bioquímico de la enfermedad de Tay-Sachs: informe de un caso. *Acta Neurol. Col.* **9**:45-50.
- \_\_\_\_\_. 1995. Acidurias orgánicas. *Revista de Pediatría.* **30**:156-162.
- \_\_\_\_\_. 2001. Del genotipo al fenotipo. ¿Cómo se almacena la información genética en las células? y ¿Cómo se expresa en los organismos vivos? *Innovación y Ciencia.* **9**:32-40.
- \_\_\_\_\_. **Sáenz, H., Cuellar, Y., Ospina, S., Garzón, K., Cabrera, M., Márquez, W., Torres, A.L.** 2004a. Manual de enfermedades metabólicas. La Piragua Editores. Bogotá, Colombia.
- \_\_\_\_\_. **Sarmiento, P., Serrano, C., Gutiérrez, M., Echeverri, O.Y., Cabrera, M., Torres, A.L., Peña O., Pedraza, O.L., Forero, M., Martín C., Guzmán, E., Ribon, L., Vélez, S.** 2004b. Programa de autoaprendizaje para enfermedades metabólicas. 2004b. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- \_\_\_\_\_. **Echeverri, O.Y., Alméjiga, C.J., Malaver, L.F.** 2006a. Fundamentos de las acidemias orgánicas y desórdenes del ciclo de la urea: diagnóstico y tratamiento. Parte I. *Temas Pediátricos.* **23**(4):1-37.
- \_\_\_\_\_. **Landázuri, P., Sáenz, H.** 2006b. Terapia de reemplazo enzimático: una alternativa terapéutica para los errores innatos del metabolismo. *Revista Universidad del Quindío.* **11**:71-84.
- \_\_\_\_\_. **Echeverri, O.Y., Alméjiga, C.J., Malaver, L.F.** 2007a. Fundamentos de las acidemias orgánicas y desórdenes del ciclo de la urea: diagnóstico y tratamiento. Parte II. *Temas Pediátricos.* **24**(1):1-25.
- \_\_\_\_\_. **Espinosa, E., Echeverri, O.Y.** 2007b. Errores innatos del metabolismo en: fundamentos de pediatría. Tercera edición. Fondo Editorial Corporación para Investigaciones Biológicas CIB. Medellín Colombia. **4**:356-396.
- Bermúdez, M., Arteaga, C., Cifuentes, Y., Espinosa, E., Uribe, A., Barrera, L.A., Tonguino, T., Prieto, J., Martínez, A., Mesa, J.** 2001. Hiperглициемия No Cetósica (HGNC) forma típica y atípica. Presentación de casos diagnosticados en Colombia. *Pediatría.* **36**:123-129.
- \_\_\_\_\_. **Bernal, J., Espinosa, E., Cornejo, W., Briceño, I., Prieto, J., Arrieta, L., Merinero, B., Pérez, C., Ugarte, M.** 2003. Homocistinuria casos diagnosticados en Colombia. *Acta Neurol. Colomb.* **19**: 63-68.
- Brady, R.O., Pentchev, P.G., Gal, A.E., Leía, W.R. et al.** 1973. Replacement therapy for inherited enzyme deficiency: use of purified ceramidetrihexosaminidase in fabry disease. *N. England J. Med.* **289**:9-14.
- \_\_\_\_\_. **Tallman, J.F., Johnson, W.G.** 1974. Replacement therapy for inherited enzyme deficiency: use of purified glucocerebrosidase in gaucher disease. *N. England J. Med.* **291**:989-993.
- \_\_\_\_\_. **Schiffmann, R.** 2000. Clinical features and recent advances in therapy for fabry disease. *JAMA.* **284**:2771-2775.
- Cabrera, M.A., Novelli, E., Barranger, J.A.** 2002. Gene therapy for the lysosomal storage disorders. *Curr Opin Mol Ther.* **4**:1464-8431.
- Carrillo, J.C.** 1986. Detección de hipotiroidismo congénito en Colombia. *Acta Pediátrica Colombiana.* **IV**:(1), 31-37.
- Córdoba, A., Ceballos, J.B., Meneses, B.E.** 2000. Causas moleculares de la hiperhomocisteinemia A. *Acta Médica Colombiana.* **25**:122-133.
- Córdoba, H.A., Poutou, R., Echeverri, O.Y., Algecira, N., Landázuri, P., Sáenz, H., Barrera L.A.** 2009. Laboratory scale production of the human recombinant iduronate 2 sulfate sulfatase-like from *Pichia pastoris*. *African Journal of Biotechnology.* **8** (9): 1786-1792.
- Cormand, B., Montfort, M., Chabás, A., Vilageliu, L., Grinberg, D.** 1998. Mutation analysis of gaucher disease patients from Argentina: high prevalence of the RecNciI mutation. *Am J Med Genet.* **70**:437-443.
- Desnick, R.J.** 2004. Enzyme replacement and enhancement therapies for lysosomal diseases. *J Inherited Metab Dis.* **27**:385-410.
- Díaz, A., Montfort, M., Cormand, B., Zeng, B., Pastores, G., Chabas, A., Vilageliu, L. et al.** 1999. Gaucher disease: the N370S mutation in ashkenazi jewish and spanish patients has a common origin arose several thousand years ago. *Am J Hum Gen.* **64**:1233-38.
- Díaz, G., Gelb, B., Risch, N., Nygaard, T., Frisch, A., Cohen, I., Miranda, C., Amaral, O., Maire, I., Poenaru, L., Caillaud, C., Weizberg, M., Mistry, P., Desnick, R.** 2000. Gaucher disease: the origins of the ashkenazi jewish n370 and 84gg acid-glucosidase mutations. *Am J. Hum. Gen.* **66**:1821-1832.
- Echeverri, O.Y., Barrera, L.A., Bermúdez, M., Vega, H.H., Espinosa E.** 1995. Mucopolisacaridosis tipo IH (Síndrome de Hurler) primeros casos en Colombia. *Colombia médica.* **26**: 89-92.
- \_\_\_\_\_. **Espinosa, E., Moser, H., Peña, O.M., Barrera, L.A.** 2005. Adrenoleucodistrofia ligada al X en ocho casos colombianos. *Acta Neurológica Colombiana.* **21**(4):299-305. Bogotá.
- Edelstein, M.L., Adeb, M.R., Wixon, J., Edelstein, R.M.** 2004. Gene therapy clinical trials worldwide 1989-2004 - an over view. *J Gene Med.* **6**:597-602.
- Espinosa, E., Barrera, L.A., Morelli, J., González, L., Burgos, E., Caicedo, L.S., Hernández, E., Medina, C.** 1989. Características clínicas y bioquímicas de las mucopolisacaridosis. presentación de ocho casos. *Acta Neurol. Col.* **5**:48-53.
- \_\_\_\_\_. **Bermúdez, M., Dunoyer, C., Takeuchi, Y., Patiño, R., Trujillo, R.** 1994. Enfermedad de Krabbe o leucodistrofia de células globoideas. Informe de dos casos. *Actualizaciones Pediátricas.* **4**:86-91.
- Espinosa-García, E., Pérez-Poveda, J.C., Echeverri-Peña O.Y., Barrera-Avellaneda, L.A.** 2005. Enfermedad de Gaucher, variante neuropática aguda (tipo 2) con mutación K198E. *Revista de Neurología.* **41**(7):443-444.
- Giraldo, P., Poci, M., Pérez-Calvo, J.O., Rubio-Félix, D., Giralto, M.** 2000. Report of the spanish gaucher's disease registry: clinical and genetic characteristics. *Hematológica.* **85**:795-799.
- Gómez, J.F., Espinosa E., Barrera, L.A., Echeverri, O.Y.** 2008. Enfermedades de orina en jarabe de arce: mejoría clínica asociada a detección precoz y manejo oportuno. Reporte de caso y revisión de literatura. *Revista MED. Revista Facultad de Medicina Universidad Militar Nueva Granada.* **16**(1):99-105.
- Grabosky, G.A., Barton, N.W., Pastores, G., Dambrosia, J.M., Banerjee, T.K., et al.** 1995. Enzyme therapy in type i gaucher

- disease: comparative efficacy of mannose terminated glucocerebrosidase from natural and recombinant sources. *Ann Intern Med* **22**:33-39.
- Gutiérrez, M., García, F., Tomatsu, S., Cerón, F., Alméciga, C.J., Domínguez, M., Barrera, L.A.** 2008. Construcción de un vector de expresión derivado de virus adenoasociados para corregir *In vitro* el defecto genético de la enfermedad de Morquio A. *Revista Biomédica* **28**(3): 448-459.
- Hacein-Bey-Abina, S., Von Kallen, C., Schmidt, M.** 2003. A serious adverse event alter successful gene therapy for x-linked severe combined immunodeficiency. *N Engl J Med.* **348**:255-256.
- Hernández, A.** Galactosemia en Colombia. *Revista colombiana de Pediatría y Puericultura.* Tomo XXXIV. 13-2-13.
- Human Mutation Data Base.** <http://www.hgmd.cf.ac.uk/ac/index.php>
- Johnson W.G., Desnick, R.J., Long, D.M., Sharp, H.L., Brady, R.O.** 1973. Intravenous injection of purified hexosaminidase a into a patient with tay - sachs disease. *Birth Defects.* **9**:120-122.
- Kato, Z., Fukuda, S., Tomatsu, S., Vega, H., Yasunaga, T., Yamahishi, A., Yamada, N., Barrera, L.A., Sukegawa, K., Orii, T., Kondo, N.** 1997. A novel common missense mutation g301c in the n-acetylgalactosamine-6-sulfate sulfatase gene in mucopolysaccharidosis IVA. *Hum Genet.* **101**:97-101.
- Landázuri, P., Gunturiz, M.I., Gómez, L.A., Poutou, R., Torres, A.J., Echeverri, O.Y., Sáenz, H., Delgado, J., Barrera, L.A.** 2003. Expresión transiente de la iduronato 2 sulfato sulfatasa humana recombinante funcionalmente activa en *Escherichia coli*. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológico-cas, Armenia Colombia.* Volumen **15**(1) 33-42.
- , **Poutou, R., Acero, J., Córdoba, H., Echeverri, O.Y., Sáenz, H., Delgado, J., Barrera, L.A.** 2009. Cloning and shake flask expression of hr-IDS- like in *Pichia pastoris*. *African journal of biotechnology.* **8**(12): 2871-2877.
- Mendoza, D.F., Algecira, N.A., Córdoba, H.A., Barrera, L.A.** 2008. A simple structured model for recombinant IDS<sub>hr</sub> protein production in *Pichia pastoris*. *biotechnology letter.* **30**:1727- 1734.
- Munar, W., Iglesias, A.** 1985. Alcaptonuria. *Salud uninorte.* Barranquilla Colombia. **2**(1):35-42.
- Ortiz, S., Torres, C., Barrera, L.A., Escuredo, E.** 1990. Galactosemia a propósito de un caso. *Acta Neurológica Colombiana.* **6**:153-157.
- Orvinsky, E., Park, J.K., Parker, A., Walter, J.M., Martin, B., Stubble Field, B.K., Uyama, Y., et al.** 2002. The identification of eight novel glucocerebrosidase (GBA) mutations in patients with Gaucher disease. *Hum mutant mutation in brief on line.* No. 495.
- Pomponio, R.J., Cabrera, M.A., Echeverri, O.Y., Miller, G., Barrera, L.A.** 2005. Gaucher disease in Colombia: Mutation identification and comparison to other hispanic populations. *Molecular Genetic and Metabolism.* **86**(4):466-72.
- Poutou, R., Córdoba, H., Quevedo, B., Landázuri, P., Echeverri, O.Y., Sáenz, H., Vanegas, A., Acero, J., González, A., Algecira, N., Caicedo, I., Barrera, L.A.** 2005. Expresión de iduronato 2 -sulfato sulfatasa humana recombinante (IDS<sub>hr</sub>) en *Pichia pastoris*. *Universitas Scientiarum.* **10**(1):75- 96.
- Rodríguez, F., Barrera, L.A., Gómez A., Echeverri, O., Escuredo, E.** 1992. Síndrome de Lesch-Nyhan en dos hermanos. Aspectos clínico y bioquímicos. *Acta Médica Colombiana.* **17**:447-453.
- , **Gómez, A., Barrera, L.A.** 1999. Determinación de la condición heterocigota del síndrome de Lesh-Nyhan utilizando un método radioquímica. *Salud.* **32**:44-47.
- , **Barrera, L.A.** 2001. Actividad de la enzima HGPRT En eritrocitos de una familia afectada por el síndrome de Lesch-Nyhan. *Revista Salud.* **33**:32-35.
- Sáenz, H., Barrera, L.A.** 2003. La terapia de reemplazo enzimático en el tratamiento de enfermedades genéticas. *Universitas Scientiarum.* **8**:31-42.
- Scriver, R.C., Beaudet, A.L., Sly, W.S., Valle, D.** 2001. The metabolic & molecular bases of inherited disease. Octava edición. McGraw-Hill medical publishing division, New York.
- Scriver, C.R., Beaudet, A.L., Sly, W.S., Valle, D.** 2005. The metabolic and molecular bases of inherited disease. Ninth edition. Mc Graw Hill. New York.
- Tomatsu, S., Dieter, T., Schwartz, IV., Sarmiento, P., Giugliani, R., Barrera, L.A., et al.** 2004a. Identification of a common mutation in mucopolysaccharidosis iva: correlation among genotype, phenotype, and keratan sulfate. *Journal Human Genetics.* **49**:490-494.
- , **Gutiérrez, M.A., Ishimaru, T., Peña, O.M., Montaña, A., Maeda, H., Vélez-Castrillon, S., Nishioka, T., Fachel, A., Cooper, M., Thornley, M., Wraith, E., Barrera, L.A., et al.** 2004b. Heparan sulfate levels in mucopolysaccharidoses and mucopolipidoses. *Journal Inherited Metabolic Disease.* **28**: 743-757.
- , **Okamura, K., Taketani, T., Orii, K.O., Nishioka, T., Gutiérrez, M.A., Velez-Castrillon, S., Fachel, A.A., Grubb, J.H., Cooper, A., Thornley, M., Wraith, E., Barrera, L.A., Giugliani, R., et al.** 2004c. Development and testing of new screening method for keratan sulfate in mucopolysaccharidosis IVA. *Pediatr. Res.* **55**:1-6.
- Valbuena, E.** 1995. Estudio molecular preliminar de la fenilcetonuria en Colombia. Tesis de maestría en ciencias biológicas. Universidad de los Andes.
- Wilches, R., Vega, H., Echeverri, O., Barrera, L.A.** 2006. Los haplotipos colombianos de la mutación N370S causante de la enfermedad de Gaucher pueden provenir de un haplotipo ancestral común. *Biomédica.* **26**:433-441.

Recibido: junio 20 de 2009.

Aceptado para su publicación: septiembre 20 de 2009.

# ACERCA DEL TRIÁNGULO DE SIERPIŃSKI

Por

**Gilberto Arenas Díaz & Sonia M. Sabogal Pedraza**

## Resumen

**Arenas Díaz, G. & S. M. Sabogal Pedraza:** Acerca del triángulo de Sierpiński. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **33**(128): 395-405, 2009. ISSN 0370-3908.

Usando códigos semi-infinitos, se obtiene una caracterización de un subconjunto (que notaremos  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ ) de la curva triangular de Sierpiński  $\mathcal{S}$ . Esta caracterización permite descubrir una propiedad interesante de  $\mathcal{S}$ . Por otra parte se establecen tres maneras equivalentes de definir formalmente a  $\mathcal{S}$ : como la intersección de una familia de conjuntos, como el atractor de un sistema iterado de funciones y como la adherencia de  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ .

**Palabras clave:** triángulo de Sierpiński, geometría fractal, espacio de Cantor, sistemas iterados de funciones.

## Abstract

Using semi-infinite codes we obtain a characterization of a subset (which is denoted by  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ ) of the Sierpiński triangular curve  $\mathcal{S}$ . This characterization allows to discover an interesting property of  $\mathcal{S}$ . On the other hand, we establish three equivalent ways of to define  $\mathcal{S}$  formally: as the intersection of a family of sets, as the atractor of an Iterated Function System, and as the closure of  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ .

**Keywords:** Sierpiński triangle, fractal geometry, Cantor space, iterated function systems.

## 1. Introducción

El creciente interés e importancia que existe actualmente en diversos campos de la ciencia por

la geometría fractal y sus muy diversas aplicaciones, conlleva a la necesidad de divulgar los conceptos básicos de esta área de la matemática, la cual ha venido surgiendo durante los últimos

<sup>1</sup> Escuela de Matemáticas, Universidad Industrial de Santander, A.A.678, Bucaramanga, Colombia. Correo electrónico: ssabogal@uis.edu.co, garenasd@uis.edu.co. MSC2000:28A80,54E45,54G15,14Hxx.

treinta años aproximadamente, como una herramienta que además de atractiva por la vistosidad de las figuras que se generan, parece tener buenas perspectivas para modelar objetos y fenómenos de la naturaleza que se habían considerado fuera del alcance de la matemática.

Uno de los conjuntos más conocidos y representativos de esta geometría es el llamado triángulo de Sierpiński, presentado al mundo en el año 1916 por el matemático polaco **Waclaw Sierpiński** [12]. Entre los fractales clásicos, el triángulo de Sierpiński llamado también curva triangular de Sierpiński, ocupa un lugar destacado, parece tener propiedades excepcionales y surge, a veces de manera casi sorprendente, en diversos contextos de la matemática: en los sistemas dinámicos, la teoría de grafos, la matemática aplicada (en la fabricación de antenas de alta frecuencia, en particular en teléfonos celulares), e incluso en objetos tan antiguos como el triángulo de Pascal o el juego de las torres de Hanoi (véanse por ejemplo [13], [8], [4, pág. 309]).

En 1981, **J. E. Hutchinson** [5], basado en las ideas de **B. Mandelbrot** [6], expone una teoría muy formal y bien fundamentada de los que él llama conjuntos estrictamente autosimilares. En 1988, **M. Barnsley** [2], usando las ideas de Hutchinson expone un procedimiento para generar fractales como atractores de Sistemas Iterados de Funciones (SIF) y demuestra que todo atractor se puede “direccionar” mediante una función del espacio de Cantor, en el atractor, función que en el presente artículo llamamos la función de direccionamiento.

En 1990, **W. Debski** y **J. Mioduszewski** [3] estudiaron algunas propiedades topológicas de la curva triangular de Sierpiński. En 2007, **S. Sabogal** [11] presenta una caracterización algebraica de esta curva.

En el presente artículo se establece inicialmente una definición formal del triángulo de Sierpiński  $\mathcal{S}$ , como la intersección de cierta familia  $\{\mathcal{S}_n\}_n$  de conjuntos (Definición 3.1), esto con base en la construcción clásica que se encuentra en la literatura; luego se demuestra que dicha intersección es efectivamente el atractor de un SIF (Proposición 3.2) y posteriormente, en la Proposición 3.3, se establece otra descripción de

$\mathcal{S}$ , como la adherencia de la unión de una familia de conjuntos. En la mayor parte de la literatura que conocemos, estos hechos no se demuestran formalmente, a pesar de que se usan con bastante frecuencia. Solamente en [9] se establece formalmente  $\mathcal{S}$  como el atractor de un SIF, usando un lema ([9, Lemma 2.3]) cuya demostración allí se omite. Aquí se presenta y demuestra un lema un poco más general (Lema 2.7) para obtener a  $\mathcal{S}$  como el atractor de un SIF, y también se demuestra otra caracterización de  $\mathcal{S}$  como la adherencia de cierta unión de conjuntos, sin hacer uso de dicho lema.

Por otra parte, y este es el resultado original central del artículo, usando la función de direccionamiento, se presenta una caracterización de los puntos de las fronteras  $\partial\mathcal{S}_n$ , (Proposición 4.5), con lo cual se deduce que el triángulo de Sierpiński contiene puntos que no pertenecen a ninguna de las fronteras  $\partial\mathcal{S}_n$ . Esto es interesante ya que en general, al observar el procedimiento clásico para generar a  $\mathcal{S}$ , la tendencia natural es pensar que los **únicos** puntos que van a constituir a  $\mathcal{S}$  son justamente los de los conjuntos  $\partial\mathcal{S}_n$ , de modo que nuestro resultado, establece una propiedad contraintuitiva de la curva triangular de Sierpiński.

En la sección 2 de este trabajo, se precisan los principales conceptos, resultados y notaciones que se requieren en las siguientes secciones. En la sección 3 se establecen tres formas equivalentes de definir el triángulo de Sierpiński y en la sección 4 se presenta el resultado central del artículo (Proposición 4.5), que permite deducir la propiedad contraintuitiva de  $\mathcal{S}$  mencionada en el párrafo anterior.

## 2. Preliminares

Se presentan y precisan a continuación una serie de conceptos, notaciones y resultados necesarios para el fin que nos interesa. Las demostraciones que no se presentan aquí, se pueden encontrar en [2].

Dado  $N$  un entero positivo fijo,  $N \geq 2$ , se define el **espacio de los códigos** como el espacio métrico  $(\Sigma^{\mathbb{N}}, d)$  donde  $\Sigma = \{1, 2, \dots, N\}$

$$\Sigma^{\mathbb{N}} := \{\mathbf{x} = x_1x_2x_3\dots \mid x_i \in \Sigma, i \in \mathbb{N}\},$$

(los elementos de  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  se llaman **códigos** o **palabras semi-infinitas**), y la distancia entre los códigos  $\mathbf{x} = x_1x_2x_3\dots$  e  $\mathbf{y} = y_1y_2y_3\dots$  se define por

$$d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) := \sum_{i=1}^{\infty} \frac{|x_i - y_i|}{(N + 1)^i}. \tag{1}$$

Los espacios de Cantor se conocen en la literatura como los espacios topológicos que son homeomorfos al conjunto ternario de Cantor (sobre el intervalo cerrado  $[0, 1]$  con la topología generada por la métrica usual de  $\mathbb{R}$ ). Puesto que el conjunto ternario de Cantor se puede identificar con el conjunto de las sucesiones con los elementos 0 y 1, entonces el espacio de los códigos que se está aquí definiendo se puede identificar, para  $N = 2$ , con el conjunto ternario de Cantor y además la correspondiente métrica definida en (1), es equivalente a la métrica usual de  $\mathbb{R}$ , de modo que el espacio de códigos para  $N = 2$  resulta homeomorfo al espacio de Cantor. Este resultado puede generalizarse para cualquier  $N$  entero positivo,  $N > 2$ , así que para cada  $\Sigma = \{1, 2, \dots, N\}$  el espacio de códigos  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  no es otra cosa que un espacio de Cantor.

Un espacio métrico  $X$  se dice **completo** si toda sucesión de Cauchy en  $X$ , converge en  $X$ .

Sea  $(X, d)$  un espacio métrico; una función  $f : X \rightarrow X$  se dice una **contracción** si existe  $r \in \mathbb{R}$ ,  $0 \leq r < 1$  tal que para cualesquiera  $x, y \in X$  se tiene que

$$d(f(x), f(y)) \leq r \cdot d(x, y);$$

en tal caso  $r$  se dice un **factor de contracción** de  $f$ . No es difícil demostrar que toda contracción es continua.

Un espacio métrico  $X$  se dice **compacto** si toda sucesión en  $X$  admite una subsucesión convergente en  $X$ .

Notemos con  $\mathcal{H}(X)$  la familia de todos los subconjuntos compactos no vacíos de  $X$ , es decir:

$$\mathcal{H}(X) := \{K \subseteq X \mid K \text{ es compacto, } K \neq \emptyset\}.$$

Se quiere ahora definir una métrica en el conjunto  $\mathcal{H}(X)$ , para lo cual procederemos por etapas.

**Definición 2.1** (“Distancia” de punto a compacto). Sean  $(X, d)$  espacio métrico,  $a \in X$  y

$K \in \mathcal{H}(X)$ . Se define  $\hat{d}(a, K)$  por:

$$\hat{d}(a, K) := \min \{d(a, x) \mid x \in K\}$$

(Véase la Fig. 1).

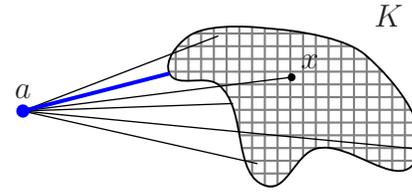


FIGURA 1:  $\hat{d}(a, K)$

**Definición 2.2** (“Distancia” entre compactos). Sean  $(X, d)$  espacio métrico y  $A, B \in \mathcal{H}(X)$ . Se define  $\tilde{d}(A, B)$  por:

$$\begin{aligned} \tilde{d}(A, B) &:= \max \{ \hat{d}(a, B) \mid a \in A \} \\ &:= \max \{ \min \{ d(a, b) \mid b \in B \} \mid a \in A \}. \end{aligned}$$

(Véase la Figura 2).

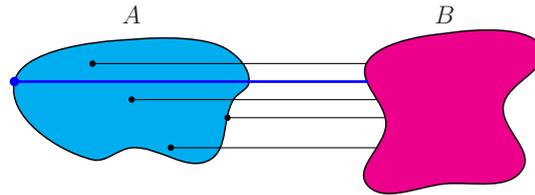


FIGURA 2:  $\tilde{d}(A, B)$

Es de aclarar que  $\tilde{d}$  no es una métrica, ya que, en general, no se cumple que  $\tilde{d}(A, B) = \tilde{d}(B, A)$ .

**Definición 2.3.** Sean  $A, B \in \mathcal{H}(X)$  se define  $h(A, B)$  por:

$$h(A, B) =: \max \{ \tilde{d}(A, B), \tilde{d}(B, A) \}.$$

**Proposición 2.4.**  $h$  es una métrica sobre  $\mathcal{H}(X)$ .

**Definición 2.5** (Métrica de Hausdorff). El espacio métrico  $(\mathcal{H}(X), h)$  se llama **el espacio donde viven los fractales**. La métrica  $h$  se llama **métrica de Hausdorff**.

Como los elementos de  $\mathcal{H}(X)$  son subconjuntos de  $X$  (es decir son elementos que a la vez son conjuntos), también se suele decir que  $\mathcal{H}(X)$  es un **hiperespacio** de  $X$ .

La demostración del siguiente teorema puede consultarse en [2, Teorema 7.1] o en [1, Teorema

3.2.6]. Cabe anotar aquí que en el Teorema 7.1 de [2], la condición de que  $(x_n)_n$  sea una sucesión de Cauchy, que aparece en la caracterización del conjunto  $A$ , se puede omitir, lo cual en efecto se hace en [1, Teorema 3.2.6].

**Teorema 2.6.** *Sea  $(X, d)$  un espacio métrico.  $(\mathcal{H}(X), \mathbf{h})$  es completo si y sólo si  $(X, d)$  es completo. Además, si  $(A_n)_n$  es una sucesión de Cauchy en  $\mathcal{H}(X)$  y*

$$A = \lim_{n \rightarrow \infty} A_n$$

entonces  $A$  se puede caracterizar como sigue:

$$A = \{x \in X \mid \text{existe } (x_n)_n \text{ sucesión en } X, \text{ con } (x_n)_n \rightarrow x \text{ y } x_n \in A_n, \forall n\}.$$

El siguiente resultado, que se usará en la próxima sección, no aparece en la literatura que conocemos, razón por la cual se enuncia y demuestra a continuación.

**Lema 2.7.** *Sean  $(X, d)$  espacio métrico completo y  $(A_n)_n$  sucesión de Cauchy en  $\mathcal{H}(X)$  tal que:*

$$A_1 \supseteq A_2 \supseteq \dots \supseteq A_n \supseteq \dots$$

entonces

$$\lim_{n \rightarrow \infty} A_n = \bigcap_{n=1}^{\infty} A_n.$$

*Demostración.* Por el Teorema 2.6 sabemos que  $\mathcal{H}(X)$  es completo y que

$$\begin{aligned} A &:= \lim_{n \rightarrow \infty} A_n \\ &= \{x \in X \mid \text{existe } (x_n)_n \text{ sucesión en } X \text{ con } (x_n)_n \rightarrow x \text{ y } x_n \in A_n, \forall n\}. \end{aligned}$$

Probemos entonces que  $A = \bigcap_{n=1}^{\infty} A_n$ . Sea  $x \in A$ . Existe  $(x_n)_n$  sucesión en  $X$ , tal que  $(x_n)_n \rightarrow x$  y  $x_n \in A_n, \forall n$ . Supongamos que  $x \notin \bigcap_{n=1}^{\infty} A_n$ , es decir, existe  $M \in \mathbb{N}$  tal que  $x \notin A_M$ . Como  $A_M$  es compacto entonces es cerrado, luego  $A_M = \overline{A_M}$ , así que  $x \notin \overline{A_M}$  lo cual significa que existe  $\varepsilon > 0$  tal que  $B(x; \varepsilon) \cap A_M = \emptyset$ . Ahora, como  $(x_n)_n \rightarrow x$ , para  $\varepsilon > 0$  existe  $N \in \mathbb{N}$  tal que  $d(x_n, x) < \varepsilon$  siempre que  $n \geq N$ .

<sup>2</sup>**Teorema del punto fijo para espacios métricos completos.** Sean  $(X, d)$  un espacio métrico completo y  $f : X \rightarrow X$  una contracción de  $X$ . Entonces  $f$  tiene un único punto fijo, es decir, existe un único  $p \in X$  tal que  $f(p) = p$ . Además, para cualquier  $x \in X$  se tiene que:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} f^{\circ n}(x) = p,$$

donde  $f^{\circ n}$  representa la composición de  $f$  consigo misma,  $n$  veces.

Sea  $T = \max\{M, N\}$ . Se tiene:  $d(x_T, x) < \varepsilon$ , luego  $x_T \in B(x; \varepsilon)$ . Como  $T \geq M$ ,  $A_T \subseteq A_M$  y como  $x_T \in A_T$  entonces  $x_T \in A_M$ , de modo que  $x_T \in B(x; \varepsilon) \cap A_M = \emptyset$ , lo cual es una contradicción.

Recíprocamente sea  $x \in \bigcap_{n=1}^{\infty} A_n$ , entonces  $x \in A_n$  para todo  $n$ , y basta entonces considerar la sucesión constante  $(x, x, \dots, x, \dots) \rightarrow x$  para concluir que  $x \in A$ .  $\square$

Quizá el mecanismo más usado, y ya clásico, para construir fractales, es mediante los llamados sistemas iterados de funciones (SIF), concepto que se define a continuación.

**Definición 2.8 (SIF).** Un **sistema iterado de funciones (SIF)**, es una estructura de la forma  $\{X; f_1, f_2, f_3, \dots, f_N\}$ , donde  $X$  es un espacio métrico completo y cada  $f_i : X \rightarrow X, i = 1, 2, \dots, N$ , es una contracción en  $X$ .

Dado un SIF se puede obtener una contracción en el hiperespacio  $\mathcal{H}(X)$ , de la siguiente manera:

**Lema 2.9.** *Sean  $(X, d)$  un espacio métrico y  $f_i : X \rightarrow X$  una contracción en  $X$ , con  $i = 1, 2, 3, \dots, N$  ( $N \in \mathbb{N}, N$  fijo). Si se define  $F : \mathcal{H}(X) \rightarrow \mathcal{H}(X)$  por*

$$\begin{aligned} F(K) &:= f_1(K) \cup f_2(K) \cup f_3(K) \cup \dots \cup f_N(K) \\ &:= \bigcup_{i=1}^N f_i(K). \end{aligned}$$

Entonces  $F$  es una contracción.

Ahora, si  $(X, d)$  es completo entonces  $F : \mathcal{H}(X) \rightarrow \mathcal{H}(X)$  es una contracción en un espacio métrico completo, de modo que se puede aplicar el teorema del punto fijo para espacios métricos completos<sup>2</sup> y se obtiene el siguiente teorema.

**Teorema 2.10.** *Dado  $\{X; f_1, f_2, \dots, f_N\}$  un SIF, se define*

$$\begin{aligned} F : \mathcal{H}(X) &\longrightarrow \mathcal{H}(X) \\ K &\longmapsto F(K) := \bigcup_{i=1}^N f_i(K), \end{aligned}$$

entonces existe un único  $A \in \mathcal{H}(X)$  tal que

$$F(A) = A = \bigcup_{i=1}^N f_i(A). \text{ Además para cualquier } K \in \mathcal{H}(X) \text{ se tiene que}$$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} F^{\circ n}(K) = A.$$

El conjunto  $A$  se llama el **atractor** del SIF.

El atractor de un SIF determina un espacio de códigos, de acuerdo al número de contracciones del SIF.

**Definición 2.11** (El espacio de códigos asociados a un SIF). Dado un SIF:  $\{X; f_1, f_2, \dots, f_N\}$  se define su **espacio de códigos asociado** como el espacio métrico  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  donde  $\Sigma = \{1, 2, \dots, N\}$ .

El siguiente teorema es tomado de [2, pág. 123].

**Teorema 2.12** (La función  $\varphi$ ). Sean  $\{X; w_1, \dots, w_N\}$  un SIF y  $A$  su atractor. Sea  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  el espacio de códigos asociado al SIF. Para cada  $\alpha = \alpha_1 \alpha_2 \alpha_3 \dots \in \Sigma^{\mathbb{N}}, n \in \mathbb{N}$  y  $x \in X$ , sea

$$\varphi(\alpha) := \lim_{n \rightarrow \infty} w_{\alpha_1} \circ w_{\alpha_2} \circ \dots \circ w_{\alpha_n}(x).$$

Entonces  $\varphi(\alpha)$  siempre existe, pertenece a  $A$ , es independiente de  $x$ , y la función:

$$\begin{aligned} \varphi &: \Sigma^{\mathbb{N}} \longrightarrow A \\ \alpha &\longmapsto \varphi(\alpha) \end{aligned}$$

es continua y sobre.

De esta manera, para cada punto del atractor de un SIF, se puede ahora definir lo que llamaremos una dirección del punto.

**Definición 2.13** (Función de direccionamiento). Sean  $\{X; w_1, \dots, w_n\}$  un SIF,  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  su espacio de códigos asociado y  $\varphi: \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow A$  la función definida en el teorema anterior. Sea  $a \in A$ ; llamaremos una **dirección** de  $a$ , a cualquier elemento del conjunto,

$$\varphi^{-1}(a) := \{\alpha \in \Sigma^{\mathbb{N}} \mid \varphi(\alpha) = a\}.$$

El conjunto  $\varphi^{-1}(a)$  lo llamaremos el **conjunto de las direcciones de  $a$**  y la función  $\varphi$  la llamaremos la **función de direccionamiento** del atractor del SIF.

**Dos observaciones sobre la función de direccionamiento:** La función  $\varphi$  permite, entre otras cosas, asignar a cada punto del atractor, un código semi-infinito, lo cual a su vez puede facilitar la caracterización de ciertos subconjuntos del fractal como se hará en la sección 4 para el triángulo de Sierpiński. Por otra parte, recordando que cada espacio de códigos es homeomorfo al espacio de Cantor, la función de direccionamiento constituye una forma de obtener los conjuntos fractales como cocientes topológicos del espacio de Cantor.

En efecto: si  $F$  es un subconjunto cerrado de  $\Sigma^{\mathbb{N}}$ , y dado que  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  es compacto, entonces  $F$  es también compacto; de esta manera para la función  $\varphi: \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow A$  definida en el Teorema 2.12, se tiene que  $\varphi(F)$  es un subconjunto compacto de  $A$  (la imagen continua de un compacto es un compacto); además, puesto que  $A$  es Hausdorff (por ser un espacio métrico), entonces  $\varphi(F)$  es un cerrado de  $A$  (un subconjunto compacto de un espacio Hausdorff, es cerrado [14, Theorem 17.5]). De esta manera la función  $\varphi$  es cerrada de modo que se tiene una función continua, sobre y cerrada; se puede entonces aplicar [14, Teorema 9.2] para concluir que  $A$  es un cociente (topológico) del espacio de Cantor. Por supuesto esta conclusión también se puede obtener como una consecuencia directa del Teorema 30.7 de [14], el cual establece que todo espacio métrico compacto es una imagen continua del espacio de Cantor; sin embargo en el Teorema 2.12 se muestra explícitamente una función de cociente entre el espacio de Cantor  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  y el atractor  $A$ .

### Ejemplo 2.14.

- (1) Consideremos el SIF:  $\{[0, 1]; w_1, w_2\}$  donde  $w_1(x) = \frac{1}{3}x$ ,  $w_2(x) = \frac{1}{3}x + \frac{2}{3}$ . El atractor de este SIF es el espacio de Cantor  $\mathcal{C}$ , y su función de direccionamiento,  $\varphi: \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow \mathcal{C}$ , donde  $\Sigma = \{1, 2\}$ . Calculemos por ejemplo  $\varphi(\overline{12})$ ; ( $\overline{12} = 1222\dots$ ).

$$\varphi(\overline{12}) = \lim_{n \rightarrow \infty} w_1 \circ w_2 \circ w_2 \circ \dots \circ w_2(1) = \lim_{n \rightarrow \infty} w_1(1) = w_1(1) = \frac{1}{3} \in \mathcal{C}$$

Luego  $\overline{12}$  es dirección de  $\frac{1}{3}$ .

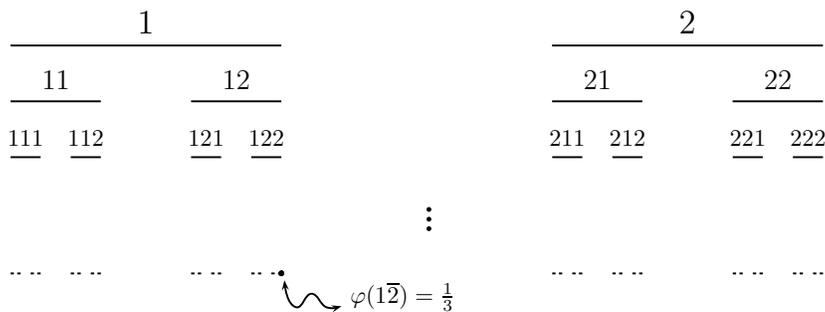


FIGURA 3: Espacio de códigos asociado con el conjunto de Cantor.

- (2) El atractor del SIF:  $\left\{I \times I; \frac{1}{3}z, \frac{1}{3}ze^{i\pi/3} + \frac{1}{3}, \frac{1}{3}ze^{-i\pi/3} + \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{3}}{6}i, \frac{1}{3}z + \frac{2}{3}\right\}$ , se llama la **curva de Koch**, que notaremos  $\mathcal{K}$ . Entonces

$$\varphi: \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow \mathcal{K} \quad \text{con} \quad \Sigma = \{1, 2, 3, 4\}.$$

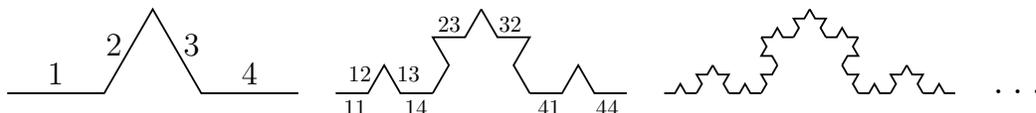


FIGURA 4: Espacio de códigos asociado con la curva de Koch.

En este caso, por ejemplo  $\varphi^{-1}(\frac{1}{3}, 0) = \{1\bar{4}, 2\bar{1}\}$ ,  $\varphi^{-1}(\frac{1}{2}, \frac{\sqrt{3}}{6}) = \{2\bar{4}, 3\bar{1}\}$ ,  $\varphi^{-1}(0, 0) = \{\bar{1}\}$ .

Para finalizar esta sección de preliminares, se demuestran dos lemas que se usarán en la sección 4.

**Lema 2.15.** Sean  $A$  el atractor de un SIF  $\{X; f_1, f_2, \dots, f_N\}$  y  $\varphi: \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow A$  la correspondiente función de direccionamiento. Entonces para todo  $\alpha = \alpha_1\alpha_2\alpha_3 \dots \in \Sigma^{\mathbb{N}}$  se cumple:

$$\varphi(\alpha_1\alpha_2\alpha_3 \dots) = f_{\alpha_1}(\varphi(\alpha_2\alpha_3 \dots)).$$

*Demostración.* En efecto, para  $x \in X$ :

$$\begin{aligned} \varphi(\alpha_1\alpha_2\alpha_3 \dots) &= \lim_{n \rightarrow \infty} f_{\alpha_1} \circ f_{\alpha_2} \circ f_{\alpha_3} \circ \dots \circ f_{\alpha_n}(x) \\ &= f_{\alpha_1}(\lim_{n \rightarrow \infty} f_{\alpha_2} \circ f_{\alpha_3} \circ \dots \circ f_{\alpha_n}(x)) \\ &= f_{\alpha_1}(\varphi(\alpha_2\alpha_3 \dots)), \end{aligned}$$

pues  $f_{\alpha_1}$  es continua (por ser contracción).  $\square$

**Lema 2.16.** Sean  $\{X; f_1, f_2, \dots, f_N\}$  un SIF cuyas contracciones son inyectivas y  $\varphi: \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow A$  la correspondiente función de direccionamiento. Entonces para todo par  $\alpha = \alpha_1\alpha_2\alpha_3 \dots$ ,  $\beta = \alpha_1\beta_2\beta_3 \dots \in \Sigma^{\mathbb{N}}$  se tiene

$$\varphi(\alpha_1\alpha_2\alpha_3 \dots) = \varphi(\alpha_1\beta_2\beta_3 \dots)$$

si y sólo si

$$\varphi(\alpha_2\alpha_3 \dots) = \varphi(\beta_2\beta_3 \dots).$$

*Demostración.*  $\Rightarrow$ ) Si

$$\varphi(\alpha_1\alpha_2\alpha_3 \dots) = \varphi(\alpha_1\beta_2\beta_3 \dots),$$

aplicando el lema anterior se tiene

$$f_{\alpha_1}(\varphi(\alpha_2\alpha_3 \dots)) = f_{\alpha_1}(\varphi(\beta_2\beta_3 \dots)).$$

Como  $f_{\alpha_1}$  es inyectiva se concluye que  $\varphi(\alpha_2\alpha_3 \dots) = \varphi(\beta_2\beta_3 \dots)$ .

$\Leftarrow$ ) Aplicando  $f_{\alpha_1}$  en la hipótesis y luego usando el lema anterior, se obtiene el resultado.  $\square$

### 3. Definiciones formales de $\mathcal{S}$

La forma más usada de construir el triángulo de Sierpiński consiste en partir de un triángulo equilátero de lado 1, junto con su interior, unir los puntos medios de los lados del triángulo de modo que se forman cuatro triángulos de los cuales se elimina el triángulo central. Luego, en cada uno de los tres triángulos que quedan se repite la construcción (unir los puntos medios de los lados y eliminar el triángulo central), obteniéndose nueve triángulos más pequeños (véase la Figura 5), en cada uno de los cuales se repite la construcción para obtener 27 triángulos aún más pequeños y así sucesivamente; se determina entonces una sucesión de conjuntos  $\mathcal{S}_0, \mathcal{S}_1, \mathcal{S}_2, \dots, \mathcal{S}_n, \dots$

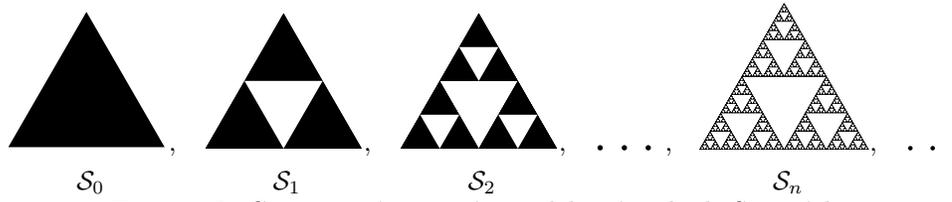


FIGURA 5: Construcción geométrica del triángulo de Sierpiński.

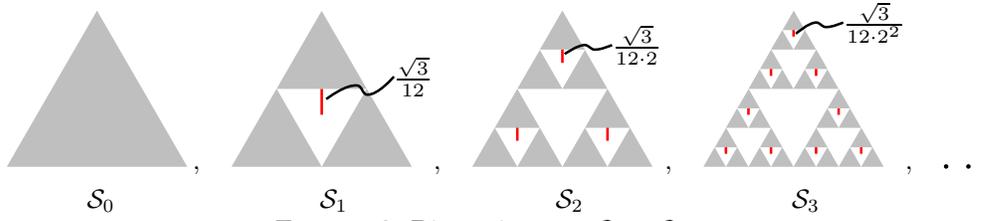


FIGURA 6: Distancia entre  $\mathcal{S}_n$  y  $\mathcal{S}_{n+1}$ .

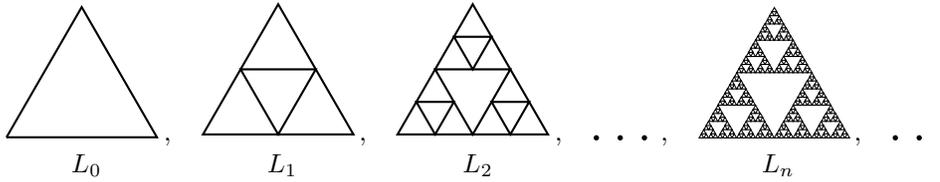


FIGURA 7: La sucesión  $(L_n)_n$ .

Formalizamos de la siguiente manera:

**Definición 3.1.** Siendo  $(\mathcal{S}_n)_n$  la sucesión obtenida anteriormente, se define el **triángulo de Sierpiński** que notaremos  $\mathcal{S}$ , como la intersección de la familia  $\{\mathcal{S}_n \mid n \in \mathbb{N}\}$ , es decir:

$$\mathcal{S} := \bigcap_{n=0}^{\infty} \mathcal{S}_n.$$

Ahora, si se considera el SIF  $\mathbb{S} := \{\mathbb{R}^2; f_1, f_2, f_3\}$  donde  $f_1(z) = \frac{1}{2}z$ ,  $f_2(z) = \frac{1}{2}z + \frac{1}{2}$ ,  $f_3(z) = \frac{1}{2}z + \frac{1}{4} + \frac{\sqrt{3}}{4}i$ , y se toma como conjunto inicial  $\mathcal{S}_0$  el triángulo (junto con su interior) de vértices  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$  y  $(\frac{1}{2}, \frac{\sqrt{3}}{2})$ , se puede comprobar, haciendo los cálculos y aplicando inducción matemática que la sucesión  $(F^{on}(\mathcal{S}_0))_n$  (véase el Teorema 2.10), es la misma sucesión  $(\mathcal{S}_n)_n$  de la Definición 3.1.

Obsérvese que cada  $\mathcal{S}_n$  es compacto no vacío y que además:

(i)  $\mathcal{S}_0 \supseteq \mathcal{S}_1 \supseteq \mathcal{S}_2 \supseteq \dots \supseteq \mathcal{S}_n \supseteq \dots$

(ii)  $(\mathcal{S}_n)_n$  es una sucesión de Cauchy en  $\mathcal{H}(\mathbb{R}^2)$ .

En efecto:

$$\begin{aligned} h(\mathcal{S}_0, \mathcal{S}_1) &= \tilde{d}(\mathcal{S}_0, \mathcal{S}_1) = \frac{\sqrt{3}}{12} \\ h(\mathcal{S}_1, \mathcal{S}_2) &= \tilde{d}(\mathcal{S}_1, \mathcal{S}_2) = \frac{\sqrt{3}}{12 \cdot 2} \\ h(\mathcal{S}_2, \mathcal{S}_3) &= \tilde{d}(\mathcal{S}_2, \mathcal{S}_3) = \frac{\sqrt{3}}{12 \cdot 2^2} \\ &\dots \end{aligned}$$

$$h(\mathcal{S}_n, \mathcal{S}_{n+1}) = \tilde{d}(\mathcal{S}_n, \mathcal{S}_{n+1}) = \frac{\sqrt{3}}{12 \cdot 2^n}$$

de modo que si  $m \geq n$  se tiene:

$$\begin{aligned} h(\mathcal{S}_n, \mathcal{S}_m) &\leq \sum_{j=n}^{m-1} h(\mathcal{S}_j, \mathcal{S}_{j+1}) \\ &= \frac{\sqrt{3}}{12 \cdot 2^n} + \frac{\sqrt{3}}{12 \cdot 2^{n+1}} + \dots + \frac{\sqrt{3}}{12 \cdot 2^m} \\ &= \frac{\sqrt{3}}{12} \left( \frac{1}{2^n} + \frac{1}{2^{n+1}} + \dots + \frac{1}{2^m} \right) \rightarrow 0, \end{aligned}$$

cuando  $n, m \rightarrow \infty$ . Así teniendo en cuenta (i), (ii) y que  $\mathbb{R}^2$  es completo, se puede aplicar el Lema 2.7 para obtener:

**Proposición 3.2.** *El triángulo de Sierpiński es el atractor del SIF  $\mathcal{S}$ .*

Por el Teorema 2.10 el atractor de un SIF es independiente del compacto inicial que se tome. Si cambiamos el conjunto inicial  $\mathcal{S}_0$ , por el triángulo  $L_0$  de vértices  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$  y  $(\frac{1}{2}, \frac{\sqrt{3}}{2})$ , pero ahora **sin su interior** (es decir  $L_0 = \partial\mathcal{S}_0$ ), la sucesión que se obtiene se ilustra en la Figura 7.

La tendencia general es pensar que  $\mathcal{S}$  es la unión de la familia  $\{L_n \mid n = 0, 1, 2, \dots\}$ . Sin embargo esto **no** es cierto. Se probará a continuación que en realidad  $\mathcal{S}$  es la adherencia de dicha unión, y en la siguiente sección se probará que existen puntos de  $\mathcal{S}$  que **no** pertenecen a  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ .

**Proposición 3.3.**  $\mathcal{S} = \overline{\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n}$

*Demostración.* Sea  $\mathfrak{s} \in \mathcal{S}$ . Usando la función de direccionamiento  $\varphi : \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow \mathcal{S}$  asociada al SIF  $\mathcal{S}$ , sabemos que existe un código  $\alpha \in \Sigma^{\mathbb{N}}$  tal que  $\varphi(\alpha) = \mathfrak{s}$ , ( $\varphi$  es sobre, Teorema 2.12), de modo que  $\lim_{n \rightarrow \infty} f_{\alpha_1} \circ \dots \circ f_{\alpha_n}(x) = \mathfrak{s}, \forall x \in \mathbb{R}^2$ . Para probar que  $\mathfrak{s} \in \bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$  tomemos  $\epsilon > 0$  y veamos que  $B(\mathfrak{s}; \epsilon) \cap \left(\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n\right) \neq \emptyset$ . Observemos que:

$$\begin{aligned} F(L_0) &= f_1(L_0) \cup f_2(L_0) \cup f_3(L_0) \\ &= \{f_1(x) \mid x \in L_0\} \\ &\quad \cup \{f_2(x) \mid x \in L_0\} \cup \{f_3(x) \mid x \in L_0\} \\ &= \{f_i(x) \mid x \in L_0, i \in \{1, 2, 3\}\}, \end{aligned}$$

$$F^{\circ 2}(L_0) = \{f_{i_1} \circ f_{i_2}(x) \mid x \in L_0, i_1, i_2 \in \{1, 2, 3\}\},$$

y, en general,

$$F^{\circ n}(L_0) = \{f_{i_1} \circ \dots \circ f_{i_n}(x) \mid x \in L_0, i_1, \dots, i_n \in \{1, 2, 3\}\}.$$

Sea  $x_0 \in L_0$ . Puesto que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} f_{\alpha_1} \circ \dots \circ f_{\alpha_n}(x) = \mathfrak{s},$$

entonces para  $\epsilon > 0$  existe  $N \in \mathbb{N}$  tal que si  $n \geq N$  entonces  $f_{\alpha_1} \circ \dots \circ f_{\alpha_n}(x_0) \in B(\mathfrak{s}; \epsilon)$ . De esta

manera tenemos que,  $\forall n \geq N$ ,

$$\begin{aligned} f_{\alpha_1} \circ \dots \circ f_{\alpha_n}(x_0) &\in B(\mathfrak{s}; \epsilon) \cap F^{\circ n}(L_0) \\ &= B(\mathfrak{s}; \epsilon) \cap L_n \\ &\subseteq B(\mathfrak{s}; \epsilon) \cap \left(\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n\right). \end{aligned}$$

Para la otra contención demostramos en primer lugar que

$$\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n \subseteq \mathcal{S},$$

es decir que  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n \subseteq \bigcap_{n=0}^{\infty} \mathcal{S}_n$ . Usaremos los siguientes hechos:

- (1)  $L_n \subseteq \mathcal{S}_n$  para todo  $n = 0, 1, 2, 3, \dots$
- (2)  $\mathcal{S}_0 \supseteq \mathcal{S}_1 \supseteq \mathcal{S}_2 \supseteq \dots \supseteq \mathcal{S}_n \supseteq \dots$
- (3)  $L_0 \subseteq L_1 \subseteq L_2 \subseteq \dots \subseteq L_n \subseteq \dots$

Sea  $x \in \bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ . Existe  $m \in \mathbb{N}$  tal que  $x \in L_m$ .

Por (3) se tiene que  $x \in L_n$ , para todo  $n \geq m$ . Por (1) se tiene que  $x \in \mathcal{S}_n$ , para todo  $n \geq m$ . Por (2) se tiene que  $x \in \mathcal{S}_n$ , para todo  $n \leq m$ . De esta manera  $x \in \bigcap_{n=0}^{\infty} \mathcal{S}_n$ , con lo cual  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n \subseteq \mathcal{S}$ .

Como  $\mathcal{S}$  es cerrado y puesto que la adherencia de un conjunto es el “menor” cerrado que lo contiene, se concluye que  $\overline{\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n} \subseteq \mathcal{S}$ .  $\square$

#### 4. $\mathcal{S}$ es mucho más de lo que parece

Se probará en esta sección que  $\mathcal{S} \neq \bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ , mediante una caracterización de los puntos que están en cada conjunto  $L_n = \partial\mathcal{S}_n$ . Para esto se establecerán algunos lemas previos. Hagamos  $p = (0, 0)$ ,  $q = (1, 0)$  y  $r = (\frac{1}{2}, \frac{\sqrt{3}}{2})$  los puntos fijos de las contracciones  $f_1$ ,  $f_2$  y  $f_3$  respectivamente, del SIF  $\mathcal{S}$ . Sea  $L_{pq}$  el segmento que une  $p$  y  $q$ . Se definen  $L_{qr}$  y  $L_{pr}$  de manera análoga (Figura 8). Denotemos ahora  $\Sigma_{13}$  el siguiente conjunto de códigos:

$$\Sigma_{13} := \{\alpha \in \Sigma^{\mathbb{N}} \mid \alpha_i \in \{1, 3\}, \forall i \in \mathbb{N}\}.$$

**Lema 4.1.**  $\varphi(\Sigma_{13}) = L_{pr}$ .

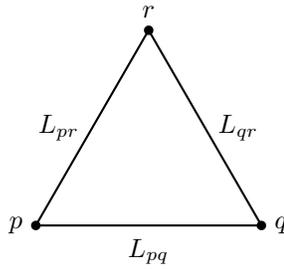


FIGURA 8 : Los segmentos  $L_{pq}$ ,  $L_{qr}$  y  $L_{pr}$ .

*Demostración.* Sea  $\alpha = \alpha_1\alpha_2 \dots \in \Sigma_{13}$ . Como  $f_1(L_{pr}) \cup f_3(L_{pr}) = L_{pr}$ , entonces  $L_{pr}$  es el atractor del SIF  $\{\mathbb{R}^2; f_1, f_3\}$ ; esto implica que para todo  $x \in \mathbb{R}^2$  se cumple,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} f_{\alpha_1} \circ \dots \circ f_{\alpha_n}(x) \in L_{pr},$$

de aquí que  $\varphi(\alpha) \in L_{pr}$  y por tanto  $\varphi(\Sigma_{13}) \subseteq L_{pr}$ . Para la otra contención demosntremos antes que si

$$\alpha \notin \Sigma_{13} \quad \text{entonces} \quad \varphi(\alpha) \notin L_{pr}. \quad (2)$$

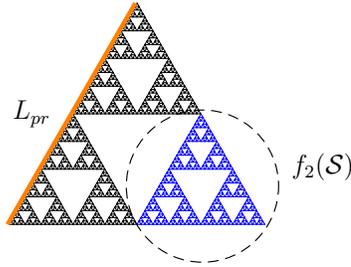


FIGURA 9:

Si  $\alpha \notin \Sigma_{13}$  es porque existe  $k \in \mathbb{N}$  tal que  $\alpha_k = 2$  (asumimos además que tal  $k$  es el menor entero positivo tal que  $\alpha_k = 2$ ) de modo que, usando el Lema 2.15,

$$\varphi(\alpha_k\alpha_{k+1}\dots) = f_2(\varphi(\alpha_{k+1}\alpha_{k+2}\dots)) \in f_2(\mathcal{S}),$$

de donde podemos concluir que

$$\varphi(\alpha_k\alpha_{k+1}\dots) \notin L_{pr}$$

(véase la Figura 9), de lo cual se sigue que

$$\varphi(\alpha_1\alpha_2 \dots \alpha_k\alpha_{k+1}\dots) \notin L_{pr},$$

es decir,  $\varphi(\alpha) \notin L_{pr}$ , como se quería ver.

Tomemos ahora  $x \in L_{pr}$ . Como  $\varphi$  es sobreyectiva, existe  $\alpha \in \Sigma^{\mathbb{N}}$  tal que  $\varphi(\alpha) = x$ , de modo que  $\varphi(\alpha) \in L_{pr}$ . Usando (2) se concluye que  $\alpha \in \Sigma_{13}$ , de donde  $x = \varphi(\alpha) \in \varphi(\Sigma_{13})$  lo cual

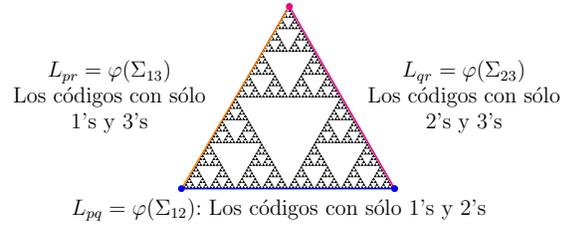
demuestra que  $L_{pr} \subseteq \varphi(\Sigma_{13})$ , la contención que faltaba.  $\square$

De manera análoga se puede demostrar el siguiente lema:

**Lema 4.2.**  $\varphi(\Sigma_{12}) = L_{pq}$  y  $\varphi(\Sigma_{23}) = L_{qr}$ .

Los dos lemas anteriores permiten entonces escribir el siguiente:

**Lema 4.3.**  $L_0 = L_{pq} \cup L_{qr} \cup L_{pr} = \varphi(\Sigma_{12}) \cup \varphi(\Sigma_{23}) \cup \varphi(\Sigma_{13})$ .



$L_{pr} = \varphi(\Sigma_{13})$  Los códigos con sólo 1's y 3's

$L_{qr} = \varphi(\Sigma_{23})$  Los códigos con sólo 2's y 3's

$L_{pq} = \varphi(\Sigma_{12})$ : Los códigos con sólo 1's y 2's

FIGURA 10: Los códigos de  $L_{pq}$ ,  $L_{qr}$  y  $L_{pr}$ .

Ahora fijémonos en  $L_1 = F(L_0)$  que es la unión de  $L_0$  con el triángulo de vértices  $(\frac{1}{2}, 0)$ ,  $(\frac{3}{4}, \frac{\sqrt{3}}{4})$  y  $(\frac{1}{4}, \frac{\sqrt{3}}{4})$ . Sea  $x_0 \in L_1 - L_0$ . Un código para  $x_0$  es de una de las siguientes tres formas:

- $\alpha = 1\beta$ , donde  $\beta \in \Sigma_{23}$
- $\alpha = 2\beta$ , donde  $\beta \in \Sigma_{13}$
- $\alpha = 3\beta$ , donde  $\beta \in \Sigma_{12}$

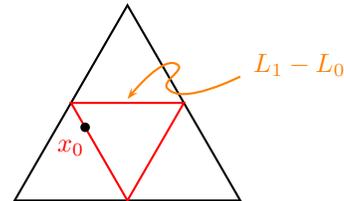


FIGURA 11: Gráfico de  $L_1 - L_0$ .

Podemos suponer, sin pérdida de generalidad, que  $x_0$  es  $\alpha = 1\beta$ , con  $\beta \in \Sigma_{23}$  (véase la Figura 11). Como  $x_0 \in f_1(\mathcal{S})$  y  $x_0 \notin L_0$ , entonces  $x_0 \notin f_2(\mathcal{S})$  y  $x_0 \notin f_3(\mathcal{S})$ . Si  $x_0$  tuviera otro código que inicia también con 1, digamos  $1\delta$ , entonces:

$$x_0 = \varphi(1\beta) = \varphi(1\delta).$$

Puesto que  $f_1$  es inyectiva, podemos aplicar el Lema 2.16 y escribir:

$$\varphi(\beta) = \varphi(\delta)$$

es decir  $\beta$  y  $\delta$  son códigos del mismo punto. Como  $\beta \in \Sigma_{23}$  entonces  $\varphi(\beta) \in \varphi(\Sigma_{23}) = L_{qr}$ , luego  $\varphi(\delta) \in L_{qr}$  de donde  $\delta \in \Sigma_{23}$ .

Denotemos  $1\Sigma_{23}$  el conjunto de los códigos de la forma  $1\beta$ , donde  $\beta \in \Sigma_{23}$ . Lo que se ha probado es sencillamente que los códigos de  $x_0$  necesariamente pertenecen a  $1\Sigma_{23}$ .

De manera análoga se puede probar que si  $x_0$  es  $\alpha = 2\beta$  donde  $\beta \in \Sigma_{13}$  entonces los códigos de  $x_0$  pertenecen a  $2\Sigma_{13}$  (conjunto de códigos de la forma  $2\beta, \beta \in \Sigma_{13}$ ) y que si  $x_0$  es  $\alpha = 3\beta$  donde  $\beta \in \Sigma_{12}$ , entonces los códigos de  $x_0$  pertenecen a  $3\Sigma_{12}$  (conjunto de códigos de la forma  $3\beta, \beta \in \Sigma_{12}$ ). Por tanto podemos concluir:

$$L_1 - L_0 = \varphi(1\Sigma_{23}) \cup \varphi(2\Sigma_{13}) \cup \varphi(3\Sigma_{12}).$$

(Véase la Figura 12).

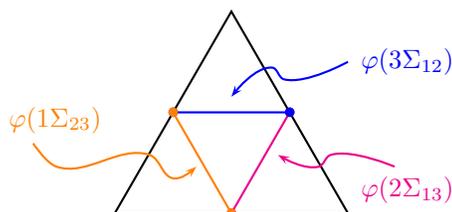


FIGURA 12: Gráfico de

$$L_1 - L_0 = \varphi(1\Sigma_{23}) \cup \varphi(2\Sigma_{13}) \cup \varphi(3\Sigma_{12})$$

Los razonamientos anteriores, junto con el Lema 4.3 permiten escribir lo siguiente:

**Lema 4.4.**  $L_1 = \varphi(\Sigma_{12}) \cup \varphi(\Sigma_{23}) \cup \varphi(\Sigma_{13}) \cup \varphi(1\Sigma_{23}) \cup \varphi(2\Sigma_{13}) \cup \varphi(3\Sigma_{12})$ .

Procediendo inductivamente y con cuidado se concluye que si  $x_0 \in L_n$  entonces los códigos de  $x_0$  son de la forma:

$$\alpha = \alpha_1\alpha_2 \dots \alpha_k\beta, \quad (3)$$

donde  $\beta \in \Sigma_{12} \cup \Sigma_{23} \cup \Sigma_{13}$  para algún  $k \in \mathbb{N}$  y donde  $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_k \in \{1, 2, 3\}$ .

Recíprocamente si un código de  $x_0$  es de la forma (3), se tendrá:

$$\begin{aligned} x_0 = \varphi(\alpha) &= \varphi(\alpha_1\alpha_2 \dots \alpha_k\beta) \\ &= f_{\alpha_1} \circ f_{\alpha_2} \circ \dots \circ f_{\alpha_k}(\varphi(\beta)) \in F^{\circ k}(L_0) = L_k. \end{aligned}$$

Expresándolo en palabras lo que se ha demostrado es que los puntos de los conjuntos  $L_n$  son aquellos cuyos códigos inician con un código finito cuyas cifras son 1, 2 o 3 ( $\alpha_1\alpha_2 \dots \alpha_k$ ), y luego sigue una “cola” en la cual solamente aparecen dos cifras: ó 1 y 2, ó 2 y 3, ó 1 y 3.

Los razonamientos anteriores permiten finalmente escribir el resultado principal de esta sección, el cual constituye una caracterización de los puntos del conjunto  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$  y permitirá además concluir que nuestro fractal distinguido  $\mathcal{S}$ , contiene puntos que **no** están en dicha unión.

**Proposición 4.5.**  $x_0 \in \bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$  si y sólo si existe  $k \in \mathbb{N}$  tal que, los códigos de  $x_0$  son de la forma.

$$\alpha = \alpha_1\alpha_2 \dots \alpha_k\beta, \quad (4)$$

donde

$$\beta \in \Sigma_{12} \cup \Sigma_{23} \cup \Sigma_{13}, \quad \alpha_i \in \{1, 2, 3\}, \quad 1 \leq i \leq k.$$

**Nota.** En (4) el código finito  $\alpha_1\alpha_2 \dots \alpha_k$  puede ser el código “vacío”, es decir, sin cifras, que sería el caso para los puntos de  $L_0$ .

Recordemos ahora la función de direccionamiento  $\varphi : \Sigma^{\mathbb{N}} \rightarrow \mathcal{S}$ ; ella nos indica que **para todo**  $\alpha \in \Sigma^{\mathbb{N}}$ ,  $\varphi(\alpha) \in \mathcal{S}$ . Claramente existen códigos en  $\Sigma^{\mathbb{N}}$  que no son de la forma (4), por ejemplo, entre muchos otros, los siguientes:  $123123\overline{123}$ ,  $112321\overline{321}$ ,  $333111213\overline{111213}$ . Veamos un ejemplo haciendo un cálculo más preciso:

$$\text{Sea } x_0 = \varphi(\overline{123}) = ?$$

Calculemos la composición  $f_1 \circ f_2 \circ f_3$ :

$$\begin{aligned} f_1 \circ f_2 \circ f_3(x) &= f_1 \left( f_2 \left( \frac{1}{2}x + \frac{1}{4} + \frac{\sqrt{3}}{4}i \right) \right) \\ &= f_1 \left( \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2}x + \frac{1}{4} + \frac{\sqrt{3}}{4}i \right) + \frac{1}{2} \right) \\ &= f_1 \left( \frac{1}{4}x + \frac{5}{8} + \frac{\sqrt{3}}{8}i \right) \\ &= \frac{1}{8}x + \frac{5}{16} + \frac{\sqrt{3}}{16}i \end{aligned}$$

El punto fijo de la contracción  $f_1 \circ f_2 \circ f_3$  es  $x_f = \frac{5}{14} + \frac{\sqrt{3}}{14}i$ , de modo que

$$\begin{aligned}\varphi(\overline{123}) &= \lim_{n \rightarrow \infty} f_1 \circ f_2 \circ f_3 \circ \dots \circ f_1 \circ f_2 \circ f_3(x_f) \\ &= \frac{5}{14} + \frac{\sqrt{3}}{14}i.\end{aligned}$$

Por lo tanto  $x_0 = \frac{5}{14} + \frac{\sqrt{3}}{14}i$  es un punto que pertenece al triángulo de Sierpiński pero **no** pertenece a  $\bigcup_{n=0}^{\infty} L_n$ . Finalmente, el lector puede comprobar que para tal  $x_0$ , el conjunto  $D = \bigcup_{n=0}^{\infty} F^{on}(\{x_0\})$  es un conjunto **denso** en el triángulo de Sierpiński y tal que, **ninguno** de sus puntos pertenece a la unión de la familia  $\{L_n\}_{n=0}^{\infty}$ .

**Agradecimientos.** Los autores desean agradecer al Doctor **Héctor Méndez Lango** de la Universidad Nacional Autónoma de México, por sus invaluable ideas que hicieron posible la escritura de este artículo.

### Referencias

- [1] **G. Arenas & S.M. Sabogal.** *Una introducción a la geometría fractal.* Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia, (por publicar). [http://matematicas.uis.edu.co/libros/l\\_geofrac.pdf](http://matematicas.uis.edu.co/libros/l_geofrac.pdf)
- [2] **M. Barnsley.** *Fractals Everywhere.* Second Edition. Academic Press, Inc., 1993.
- [3] **W. Debski & J. Mioduszewski.** *Simple plane images of the Sierpiński triangular curve are nowhere dense,* Colloquium Mathematicum, **LIX** (1990), 125–140.
- [4] **K. J. Falconer.** *Fractal Geometry. Mathematical Foundations and Applications.* Second Edition, John Wiley and Sons, 2003.
- [5] **J. E. Hutchinson.** *Fractals and Self-Similarity.* Indiana University Journal of Mathematics **30** (1981), 713–747.
- [6] **B. Mandelbrot.** *Les Objets Fractals: Forme, Hasard et Dimension.* Flammarion, 1975.
- [7] **H. Mesa.** *El triángulo de Sierpiński.* Monografía de grado, Licenciatura en Matemáticas, UIS, Bucaramanga, 2001.
- [8] **H. Mesa.** *Fractales, grafos y códigos.* Revista Integración, **19**(1) (2001), 13–21.
- [9] **M. Peruggia.** *Discrete Iterated function Systems,* A. K. Peters Ltd, 1993.
- [10] **G. N. Rubiano.** *Fractales para profanos.* Editorial Unibiblos, 2002.
- [11] **S. Sabogal,** *Algebraic representation of continua.* Revista Colombiana de Matemáticas, **41** (2007), 253–262.
- [12] **W. Sierpiński.** *Sur une curve dont tout point est un point de ramification.* Prace Mat.– Fiz bf 27 (1916), 77–86.
- [13] **I. Stewart.** *La ubicua curva de Sierpiński.* Rev. Investigación y Ciencia, octubre (1999), 86–87.
- [14] **S. Willard.** *General Topolgy.* Addison-Wesley, Publishing Company, 1970.

Recibido el 14 de mayo de 2009

Aceptado para su publicación el 10 de agosto de 2009

# ARQUEOFAUNA ENCONTRADA EN PUERTO CHACHO, SITIO ARQUEOLÓGICO DEL CARIBE COLOMBIANO (3300 a. C.)

Por

**Ricardo Álvarez León\* & Hernando Maldonado Pachón\***

## Resumen

**Álvarez León, R. & H. Maldonado Pachón:** Arqueofauna encontrada en Puerto Chacho, sitio arqueológico del Caribe colombiano (3300 a. C.). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **33**(128): 407-424, 2009. ISSN 0370-3908

En Colombia hasta el momento los sitios arqueológicos del Formativo se encuentran principalmente ubicados a lo largo del Canal del Dique, tal es el caso de Puerto Hormiga, Monsú y Puerto Chacho, otros como Canapote y Barlovento están localizados un poco más al norte muy cerca de Cartagena, y Cangarú entre Barranquilla y Ciénaga, también son representativos de los concheros costeros del Caribe colombiano. Entre los principales vestigios encontrados en el conchero de Puerto Chacho están fragmentos cerámicos, una vasija completa, conchas y algunos otros hallazgos culturales, aparte de restos de fauna acuática, anfibia y terrestre, como los moluscos (12 familias, 14 géneros, 13 especies), crustáceos (2 familias, 2 géneros, 1 especie), peces (17 familias, 20 géneros, 27 especies), reptiles (2 familias, 4 géneros, 4 especies), mamíferos (3 familias, 4 géneros, 2 especies). Dicha fauna pertenece a tres entornos ecológicos diferentes; río, mar y ciénaga, lo que implicaría un aprovechamiento intensivo de los recursos de la zona, siendo necesaria una tecnología especial para cada lugar, y al mismo tiempo un indispensable conocimiento de la estacionalidad de las diferentes especies.

**Palabras clave:** arqueofauna, invertebrados, vertebrados, Puerto Chacho, Caribe, Colombia.

## Abstract

In Colombia until the moment the archaeological places of the Formative one are mainly located along the Canal del Dique, such it is the case of Puerto Hormiga. Monsú and Puerto Chacho, others as Canapote and Barlovento are located a little more to the north very near Cartagena, and I eat Cangarú between Barranquilla and Ciénaga, they are also representative of the coastal "concheros" of the Colombian Caribbean. Ceramic fragments are among the main vestiges found in the "conchero" of Port Chacho, a complete vessel, shells and some other cultural

\* Fundación Maguaré. Manizales (Caldas) Colombia, Correo electrónico: alvarez\_leon@hotmail.com

discoveries, apart from remains of aquatic, amphibian and terrestrial fauna, as the mollusks (12 families, 14 genera, 13 species), crustaceans (2 family, 2 genus, 1 specie), fish (17 families, 20 genera, 7 species), reptiles (2 families, 4 genera, 4 species), mammals (3 families, 4 genera, 2 species). This fauna belongs to three different ecological environments: river, sea and marsh, what would imply an intensive use of the resources of the area, being necessary a special technology for each place, and at the same time an indispensable knowledge of the seasonality of the different species.

**Key words:** archaeofauna, invertebrates, vertebrates, Puerto Chacho, Caribbean, Colombia.

## Introducción

Puerto Chacho está aproximadamente sobre los 10°10'N y 76°60'W, en el municipio de Arjona, Departamento de Bolívar, sobre la margen derecha del Canal del Dique, a unos 30 km de la ciudad de Cartagena, fue descubierto como sitio arqueológico en 1988. Dista unos 13.5 km de la línea costera, y 2.5 km del sitio también arqueológico de Puerto Hormiga.

**Morfología.** Puerto Chacho está ubicado sobre una terraza marina que se conecta por el W y el SW de manera abrupta a ligeramente abrupta con la zona inundable o del delta del Canal del Dique que se ha formado sobre una plataforma arrecifal producto de una permanente mezcla de agentes dinámicos como son la descarga fluvial y el oleaje. Hacia el E y el NE, se extiende la terraza hasta encontrar muy cerca una zona de colinas de la llamada asociación Tinajita, donde las Lomas, Las Mellas y Jinete presentan elevaciones que no superan los 100 m.s.n.m.

Puerto Chacho es uno o varios conchales consecutivos, situados en una terraza cercana a un brazo de la ciénaga de Juan Gómez. Se observa que posiblemente para la época que de interés, debió pasar el brazo de un río a menos de 100 m del sitio, pero en la actualidad está bordeado por 2 caños; uno de ellos artificial y el otro conocido como caño Dolores.

La fisiografía de la terraza se caracteriza porque al NE la pendiente es relativamente suave y se puede establecer las áreas de desborde generadas en aquella época como son el dique - napa y basín; al costado SE la pendiente es abrupta.

Dentro de los diferentes tipos de paisaje fisiográfico del litoral, la terraza está localizada dentro de las Llanuras aluviales recientes formadas durante el Holoceno o Cuaternario reciente y se vio afectada por la subsidencia del río; la topografía de esta zona se caracteriza por ser convexa con sectores planos a ligeramente inclinados (Arévalo-Uribe y Maldonado-Pachón, 1990).

El sitio arqueológico de Puerto Chacho tiene la forma de una "S" alargada, con una orientación W - E, un largo de 84 m y un ancho que fluctúa entre los 14 y 29 m (Oyuela, 1990).

**Sitios posiblemente correlacionados.** La primera temporada de prospecciones permitió descubrir en 1987, entre 30 nuevos yacimientos arqueológicos, el Conchal de Puerto Chacho (Legros, 1990b). Desde entonces se han registrado varios sitios del Formativo temprano en esa zona costera, alguno contemporáneo de Puerto Chacho, y otros que son comparables con el de Canapote (Bischof, 1966) y el de Barlovento (Reichel-Dolmatoff, 1965). A la fecha, la investigación se ha centrado en Puerto Chacho, en el cual se ha realizado la Cuarta Campaña de Excavación.

**Principales características climáticas.** Dentro de las principales características climatológicas que inciden directa o indirectamente en la variabilidad medioambiental de la zona de Puerto Chacho, hemos diferenciado los siguientes factores: (1) Alta insolación. (2) Gran contenido de vapor en el aire, alcanzando alturas superiores a los 10 km, lo cual favorece la convención térmica. (3) La precipitación anual varía entre los 800 y un máximo de 2000 mm anuales. (4) Valores de evaporación anual en algunos sitios superiores a los de precipitación lo que favorece la convención térmica. (5) Los estudios sobre condiciones paleoclimáticas se han basado principalmente en un análisis de isótopos del oxígeno y de la biota contenida en los diferentes estratos del registro geológico. La fauna y la flora fósil nos muestra un registro de plantas y animales que pueden ser característicos de ciertas asociaciones que precisan para su existencia de condiciones ambientales definidas.

Pueden establecerse en algunos casos, las sucesiones ambientales que han ocupado una región o localidad, estas a su vez están relacionadas con los cambios que la biota misma produce sobre el ambiente o con cambios ambientales extremos como los levantamientos tectónicos, desplazamiento de las placas continentales, glaciaciones, cambios en el nivel del mar y fenómenos locales. Todo lo

cual, da una perspectiva de los cambios y relaciones en la distribución de los seres vivos a través del tiempo.

Para estos efectos suelen usarse como bioindicadores especies con morfologías muy estables, hábitat restringidos y temprana aparición en el registro geológico. Para la interpretación de los ambientes antiguos son de igual importancia los restos fósiles animales y vegetales pero, para el estudio de aspectos paleoclimáticos se prefiere tomar como referencia el material vegetal, generalmente representado en fitolitos o polen fósil (Palinología), por sus altos niveles de fosilización y porque se considera su “baja movilidad” así como las restricciones climáticas y altitudinales que presentan la mayoría de las plantas; de esta manera el contenido del polen fósil de los sedimentos registra los cambios ocurridos en la cobertura vegetal.

Mediante estudios paleoclimáticos se ha demostrado la influencia de los climas pleistocénicos en las regiones tropicales caracterizando los períodos glaciales e interglaciales. Las glaciaciones produjeron ciclos áridos que recuperaron parcialmente su vegetación durante los interglaciales en las latitudes bajas (**Parada-Rufinatti**, 1988).

Los vientos Alisios existieron ya en el Glacial Wisconsin entre los 22000 y los 12000 años a.C. con la dirección que tienen actualmente pero con un 15% de mayor intensidad.

Durante el Terciario, parecen haberse presentado cambios relativamente marcados en el clima; presentándose un enfriamiento general durante el Mioceno y Plioceno, esto termina en los inicios del Cuaternario, hace unos 2.5 millones de años. Durante el Holoceno se presentaron cambios climáticos, pero de menor importancia, entre los 4000 y los 3500 años a.C. hubo un período con temperaturas más altas y menos precipitación. Entre 1850 y 1500 años a.C. un descenso de la temperatura aumentó en área glacial en la Sierra Nevada de Santa Marta. Las temperaturas y salinidad actuales del mar Caribe colombiano no difieren mucho de las calculadas para la época del Glacial Wisconsin (**Parada-Rufinatti**, 1988).

Se puede afirmar que durante la época de interés para el estudio no se presentaron grandes cambios climáticos, a excepción de las ligeras variaciones en la temperatura promedio descubiertas por **Van der Hammen** (1992) a través de sus estudios palinológicos. En lo fundamental el clima era muy semejante al actual.

La precipitación anual es de 1736 mm y la evapotranspiración potencial es de 1702 mm/año, clasificándose el clima como húmedo de acuerdo a los parámetros establecidos (**HIMAT**, 1990).

La presencia o la ausencia de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCI) define la dirección predominante del viento. La región está sometida a los vientos Alisios, que soplan constantemente del norte al noreste durante los meses de diciembre a abril. En la otra época del año los vientos son muy variables tanto en dirección como en fuerza, mientras que en el período de transición los vientos son más suaves excepto en junio y julio durante el llamado “veranillo de San Juan”, cuando alcanzan velocidades de 19.2 m/s, la importancia relativa del sector N y NE disminuye y los períodos de calma aumentan (**Pagliardini et al.**, 1982).

**Espectro fito-zoogeográfico.** Uno de los sucesos más importantes para la vegetación americana fue la separación de los actuales continentes de África y América en el Cretáceo, hace más de 10 millones de años. Durante esta época Sudamérica perteneció aparentemente a la misma región fitogeográfica de África norte y central, mostrando una asombrosa similitud, caracterizada por asociaciones típicas de polen. Sudamérica parece haber estado unida a África, o al menos, la distancia entre los dos continentes no era muy grande. Después de la separación las floras de ambos continentes divergen y llegan a ser muy diferentes durante el Terciario.

Durante el Eoceno aparecen cantidades apreciables de polen tipo *Brevitricolpites* que diferencia claramente una vegetación costera, en zonas paralelas a la costa. El tipo *Brevitricolpites* probablemente representa la zona de manglares, seguida de una zona de palmas *Mauritilidites* y hacia el interior del continente una zona de palmas *Psilamonocolpites*. Estas zonas cambiaron frecuentemente de acuerdo con el nivel relativo del mar. (**Wijmstra**, 1968).

Durante el Eoceno Medio aparece una cantidad considerable de polen de herbáceas lo que puede indicar la formación de amplias sabanas abiertas. En el Oligoceno, *Rizhophora* es definitivamente reemplazado por los tipos *Brevitricolpites* en la zona de manglares. (**Rull**, 1998).

En el Mioceno y Plioceno el polen de herbáceas llega a ser muy importante en las sociedades de polen y el diagrama muestra un máximo conspicuo. Esto fue establecido para el área del Caribe y parece indicar la importancia y variabilidad de las sabanas herbáceas para la región desde esos tiempos.

La vegetación costera se caracteriza especialmente por mostrar las secuencias de cambios en el nivel del mar, lo que ha sido estudiado principalmente en las costas atlánticas de Brasil, Guayana y caribeñas de Panamá. La sucesión general deducida para estos cambios es: (1) Manglares

(*Rizophora-Avicennia*), (2) Palmas de bosques de ciénagas, y (3) Sabanas herbáceas con *Byrsonyma* y *Curatella*.

Las transgresiones y regresiones marinas menores del nivel del mar son aparentemente la causa de repentinos cambios en la vegetación. El bosque de manglar fue inesperadamente sustituido por ciénagas herbáceas abiertas y se presentó un sorprendente aumento de la cantidad de polen de *Avicennia* hacia 700 años a.C.

En 1973, se reconstruyeron los cambios en el nivel eustático del mar basados en los estudios de polen de Gatún (Panamá). El bosque de manglar se estabilizó durante el último alto nivel post-glacial, pero, después fue reemplazado por vegetación de ciénagas de agua dulce. Al analizarse los sedimentos de las ciénagas de los ríos Magdalena y Cauca en Colombia, puede observarse que la vegetación muestra fases secas y húmedas alternándose durante los glaciales e interglaciales, lo que concuerda con los estudios paleoclimáticos. Así mismo se presentaron fluctuaciones considerables en el nivel de las aguas de las ciénagas, teniendo estas su más bajo nivel hace unos 1100 años a.C.

Durante las fases secas se incrementa el polen de herbáceas y decrece el de árboles. Sin embargo los elementos arbustivos de sabana están presentes y relativamente aumentados por *Byrsonyma* y *Curatella* durante los ciclos secos, así como los tipos *Ficus*, *Cecreopia* y *Ulmaceae*. Esto parece indicar una vegetación de sabana arbustiva y las formaciones de ciénagas y bosques de ciénagas restringidas a las cercanías de ríos y caños.

Los diagramas de polen del bajo Magdalena y Cauca muestran además considerables cambios en la vegetación aparentemente relacionados con cambios cíclicos de la precipitación sobre el área de los ríos. Adicionalmente se han establecido los ciclos como períodos de 250 años. Este tipo de información es de gran importancia para el manejo y monitoreo ecológico de estas áreas.

En resumen, se puede afirmar que para el período del Holoceno que nos interesa estaba relativamente estabilizada una vegetación de sabana con bosques secos tropicales y ambientes de ciénaga que incluyen vegetación herbácea, bosques y manglares, los cuales sufrieron cambios y desplazamientos por los cambios en el nivel del mar y a la posición de la línea costera pero, manteniendo en lo fundamental esta estructura.

En la zona del Canal del Dique se presentan varias franjas de bosque seco tropical, típico de latitudes y altitudes bajas con un régimen marcado de temporadas secas y húmedas. Actualmente en la zona que se extiende desde la

isla de Barú hasta el complejo industrial de Mamonal existe un bosque con árboles mayores y comunes como el naranjuelo (*Capparis adoratisquina*) y el mangle salado (*Avicennia germinans*). (Escobar-Manrique y Álvarez-León, 2002).

Hacia el centro y el sur del canal también se presentan parches vegetales de bosques, entre las especies que han sobrevivido hasta nuestros días podemos mencionar: carreto (*Aspides permadugandu*), ceiba (*Ceiba pentrada*), balso (*Hachomo obtusa*) y guayacán (*Bulnesia arborea*), entre otros. Existe un tercer tipo de bosque en región que es el bosque de playón, el cual es una variedad de bosque húmedo tropical, el cual ocupa las zonas anegadizas y cenagosas abarcando la mayor parte de la zona del canal y su sistema de caños y pantanos. Los suelos son de mediana a alta salinidad y se presenta una vegetación de sotobosque, algunas especies de manglar, herbáceas, malezas acuáticas y montes espinosos como el cantagallo, se destaca también la presencia de bromelias epífitas colonizando troncos vivos y caídos. Hoy día se observa un creciente predominio de las gramíneas por la acción deforestadora, los dragados de rectificación y la preparación de algunas zonas para ganadería y pastoreo. (Hinestrosa-Hinestrosa y Viña-Vizcaíno, 1998).

De lo expuesto, así como en la correspondiente a cambios en el nivel del mar puede deducirse la aparición de formaciones vegetales características de ciénaga en la región desde hace unos 12000 años a.C. cuando se forman las lagunas costeras y estas zonas anegadas empiezan a ser colonizadas por esta vegetación típica.

El mar se estabilizó hace 5000 años a.C. más o menos a unos 100 m sobre el nivel actual y que se presentan cambios en la línea costera entre los 5000 a 3000 años a.C. y que todo cambio en el nivel del mar origina un desplazamiento de los cinturones de vegetación costera, lo que nos estaría indicando un avance de la vegetación costera hacia la zona despejada por el mar. Se han establecido sucesiones vegetales características para este tipo de avance.

Las áreas recién despejadas por el mar son conquistadas en primera instancia por los manglares en el siguiente orden, que se explica por las características morfológicas y fisiológicas de las especies que explicaremos brevemente: (1) *Rhizophora mangle*: posee raíces en forma de zancos y embriones vivíparos largos (aproximadamente 30 cm) lo que le permite colonizar substratos inestables y preparar los suelos para el avance de otras especies. (2) Una asociación de los géneros *Rhizophora* y *Avicennia*. (3) *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle* y formaciones sólidas de *Avicennia germinans*.

Detrás de estos cinturones de manglar avanzan formaciones de bosques asociados al manglar, que incluyen palmas y árboles diversos.

Se puede entonces inferir, que la zona donde actualmente se encuentra Puerto Chacho estaba en la época de formación del conchal dominada por vegetación de manglar en pleno desarrollo y rodeada por bosque húmedo en sus inmediaciones, mientras que hacia el sur y oriente se presentaba una vegetación de bosques secos dentro del contexto de sabana seca tropical.

Los recolectores y cazadores que formaron los conchales característicos en la región costera debieron asistir al desarrollo de éste proceso y a la estabilización de estas asociaciones vegetales. Para tener una idea más global de los recursos aprovechables por estos grupos humanos, se describirá brevemente la fauna asociada a las formaciones de manglar y de sabana tropical, para luego realizar un análisis más detallado de los recursos que efectivamente utilizaron, basados en los hallazgos arqueofaunísticos del yacimiento de Puerto Chacho.

En primer lugar se hará referencia a los animales que juegan un importante papel en la polinización de los manglares y luego nos referimos a los animales más representativos que habitan o frecuentan esta formación vegetal.

Las ramas de los manglares son utilizados también por varios grupos de aves como dormitorios o sitios de anidación, algunas de estas aves típicas de manglar son: pelícanos, tijeretas de mar, cormoranes, garzas y los loros quienes usan como nido los agujeros formados por los termiteros que también atraen al oso hormiguero arbóreo (*Tamandua tetradactyla*).

Los troncos de los mangles suelen ser muy duros y por esto presentan una fauna asociada que es similar a la de substratos rocosos. Algunos crustáceos con pinzas y moluscos con “*rádula*” con las que cortan y raspan la madera del mangle, entre otros pequeños organismos que se adhieren a ella. Otros animales usan los troncos para fijarse y desde allí poder filtrar el agua son en su mayoría ostras y cirrípedos o balanos que se fijan al árbol desde su etapa larval, y obtienen su alimento filtrando nutrientes y micro habitantes del agua con una infinidad de filamentos que sobresalen de una concha calcárea que los protege de sus predadores.

Ocupando porciones de raíces sumergidas y áreas se encuentran numerosos moluscos que pueden cubrirlas completamente o formar bancos. Entre otras se puede nombrar algunas de las especies más destacadas: la cochilla

(*Mytilopsis sallei*), la ostra negra (*Isognomun alatus*), y la ostra del mangle (*Crassostrea rizophorae*).

Los habitantes del suelo son en general organismos adaptados a la vida en substratos blandos y alimentación por filtración, pero también los hay que se alimentan de material sedimentado o consumen las hojas y embriones caídos. Entre estos últimos se destaca el cangrejo azul (*Cardiosoma guanhumi*), que cumple la tarea de mantener el sustrato libre de plantas competidoras del mangle. Las hojas caídas del mangle negro son consumidas especialmente por caracoles como (*Melampus coffeus*). Otros habitantes del fondo son los camarones y los langostinos (*Farfantopenaeus notialis*, *F. schmitti*), los cangrejos de manglar (*Ucides cordatus*) y los violinistas (*Uca* spp.).

Las especies de peces son numerosas y diversas. En los reptiles destacamos la presencia de la iguana (*Iguana iguana*), las babillas (*Caiman crocodilus*), y los caimanes (*Crocodilus acutus*), que encuentran abundante alimento y un ambiente protector en el manglar, aunque sus depredadores también frecuentan el lugar, el jaguar (*Panthera onca*) y el ocelote (*Felis pardalis*). Otros mamíferos representativos son la nutria (*Lutra longicaudis*) y el mapache cangrejero (*Procyon cancrivorus*).

Lo anterior es apenas un resumen sobre la riqueza de especies y su diversidad asociada al manglar, donde se aprecia una alta producción primaria que es consumida por pequeños y grandes herbívoros, posteriormente son predados a su vez por otros animales para generar complejas cadenas tróficas.

Este panorama muestra un ecosistema sumamente dinámico, y abierto, en el que la energía entra en gran parte por los ríos y caños que alimentan la ciénaga así como por el mismo mar, y fluye hacia este último haciendo un gran aporte a los ecosistemas marinos litorales.

**Zonas de vida.** En toda una amplia región que involucra el sitio en estudio, pueden considerarse tres grandes zonas de vida: Bosque húmedo tropical (Bh-T); Bosque seco Tropical (Bs-T) y Bosque muy seco Tropical (Bms-T).

Entre las dos últimas se distinguen árboles y arbustos que fácilmente pierden su follaje en épocas de sequía con la excepción del naranjuelo (*Capparis odoratissima*). Otros son espinosos y plantas suculentas como las cactáceas candelabro (*Lamprolaima griseus*) cardón (*Acanthocereus colombianus*) y tuna (*Opuntia wentiana*), agrupaciones de pitapiñuela (*Bromelia pinguin*) y, formando pequeños grupos, se levanta la palma (*Copernicia sanctaemathae*).

En las sabanas, debido generalmente a condiciones del suelo y a las quemadas, existen los chaparrales formados casi exclusivamente por un árbol pequeño y de tronco retorcido, el chaparro (*Curatella americana*), asociado con el paralejo o noro (*Byrsonima* sp.). Complementan el paisaje los fustes de macondo (*Cavanillesia platanifolia*) y las asociaciones de palma de vino (*Schellea magdalenica*) y la palma amarga (*Sabal* sp.)

El bosque húmedo tropical o un intermedio entre este y el bosque seco tropical, caracteriza el sitio arqueológico dada su cercanía a la zona de ciénagas, manglares y el propio Canal del Dique. Dentro de esta formación se presentan dos tipos de bosque: bosque mixto y manglares.

De ellos se conoce una asociación entre mangle (*Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*) y helechos gigantes matatigre (*Acrostichum aureum*) y también el arracacho (*Montrichardia arborescens*) y la palma pangana. El área de estudio estaba rodeada de ecosistemas que se pueden resumir así: (1) acuático (salado: marino-oceánico y pelágico -costero-nerítico-; estuarino: dulce o salobre -río, meandro, ciénaga, laguna- (2) terrestre (manglar, sabanas, piedemonte, colinas, serranía).

**Oceanografía.** La terraza marina donde se encuentra Puerto Chacho y las otras terrazas bajas, medias y altas que se encuentran cerca a este, pertenecen al Cuaternario reciente (Holoceno). En la zona deltaica se constituye un relleno aluvial del Cuaternario que forma las llamadas "llanuras cuaternarias". Sus zonas pantanosas, las ciénagas y en general el delta, esta muy afectado hoy en día por la acción climática y la propia del hombre.

Dentro de la actividad tectónica acaecida en el continente americano esta la emersión de diferentes zonas. De singular importancia para nosotros, la del Istmo Centroamericano que separó hace veintitrés millones de años el Caribe del Océano Atlántico, el cual a su vez quedó completamente separado del Océano Pacífico al sedimentarse completamente la fosa del Atrato - San Juan en Colombia.

Estos eventos produjeron alteraciones en el sistema de corrientes y las condiciones oceanográficas. El Caribe colombiano en su gran mayoría por una depresión denominada la "Batea de Colombia", con profundidades hasta de 4000 m.

**Javelaud** (1987) llega a las siguientes conclusiones comparando estudios y curvas eustáticas del Atlántico tropical: (1) A partir de los 16000 años a.C. se inicia una transgresión efectiva como resultado de la deglaciación, (2) Se evidencia un bajo nivel marino, alrededor de 65 m, hace 12120 años a.C. en la plataforma continental colombiana,

(3) A partir de 11000 años a.C. el ascenso eustático se caracteriza por la construcción de arrecifes en muchas plataformas. La elevación del nivel marino alcanzó 4.5 a 9 m / 1000 años provocando la inmersión de ellas, (4) Hacia los 8000 años a.C. la transgresión va perdiendo velocidad gradualmente, y (5) A partir de un máximo transgresivo a los 5000 años a.C. el nivel del mar se estabiliza a 3 m sobre el nivel actual.

El máximo regresivo habría ocurrido hace unos 18000 años a.C. "la costa norte colombiana durante el glacial Wisconsin, habría tenido una configuración muy diferente a la actual, frente a Galerazamba el abanico que forma la plataforma continental habría sido terreno emergido; los Morros sobresalían como cerros costeros al igual que Tierra Bomba; no existían la Isla Barú ni los archipiélagos del Rosario y San Bernardo". El curso de los ríos debió ser más largo y evacuaban sus materiales sedimentarios en lo que hoy es talud. Los hielos cubrían las cadenas montañosas; los Andes colombianos tenían un límite de nieves a 3800 m o sea algo menos de 1000 m más abajo del nivel actual.

La subida glacio-eustática debió efectuarse por una serie oscilatoria de avance y retroceso del mar, que permitió: (1) La formación de lagunas costeras hace 12000 años, y (2) Un cambio notable de la línea de costa entre 5000 y 3000 años a.C.

Durante este lapso de tiempo, gran parte de la costa del Caribe colombiano habría estado sumergida. Se habrían formado los arrecifes coralinos que dieron origen a Isla Barú, los Archipiélagos del Rosario y San Bernardo. Toda la extensión de lo que hoy es Cartagena, era plataforma continental. El cerro de la Popa se erguía como isla, mudo testigo de los cambios del Cuaternario.

A partir de los 3000 años a.C., el mar habría comenzado a buscar su nivel actual, provocando nuevos cambios en la geomorfología costera. Hace aproximadamente 3000 años a.C., se habrían formado los arrecifes coralinos que constituyen la base litológica de la isla Barú al quedar emergidas, las comunidades coralinas murieron, convirtiéndose en arrecifes fósiles. Alrededor de 500 años a.C. el mar había alcanzado el nivel actual, ocupando las depresiones existentes entre los arrecifes, formando pequeñas bahías. A partir de 200 a.C. los procesos sedimentarios del área habrían individualizado las lagunas.

**Geología.** El sitio arqueológico Puerto Chacho está ubicado sobre la terraza aluvial sub-reciente, que se levanta bruscamente unos 12 m sobre el nivel subacuático, caracterizada por una vegetación de manglar. El conchal se encuentra a unos 12 km de la línea de la costa, precisamen-

te donde se separa la vegetación xerofítica de sábana arbustiva -la cual cubre la terraza hasta llegar al piedemonte del actual medio de los pantanos y manglares de agua dulce (Legros, 1992).

Al noroeste de Puerto Chacho se encuentran algunas elevaciones que no superan los 100 m. Esta zona de colinas está compuesta por una serie de anticlinales orientadas generalmente con rumbo SO - EN, fallas geológicas y sinclinales que forman parte de las zonas planas por estar cubiertos de sedimentos recientes. Las colinas están constituidas por rocas del Terciario de origen sedimentario. Aunque presenten variaciones en altura, pendiente, topografía, disección y erosión, todas se derivan de la Serranía de San Jerónimo, conocida en sus estribaciones bajas como Montes de María, que separan la zona del Canal del Dique del Valle del Magdalena.

Inmediatamente hacia el sur se encuentra la ciénaga de Bohórquez, Juan Gómez, Palotal, el Canal del Dique propiamente dicho y su conjunto de caños y pantanos que forman un ambiente característico.

Las zonas planas incluyen terrazas con tres niveles, y las llamadas formas actuales de sedimentación que presentan dunas marinas, basines y pantanos, diques, playones salinos, barras y playas marinas. Podemos diferenciar dos tipos de áreas en estas zonas: inundables y no inundables.

Las áreas no inundables se presentan entre las colinas y las zonas más bajas, "... con pendiente suave, relieve con algunas disecciones, drenaje rápido, vegetación de bosque muy seco, suelos con mayor evolución, constituidos por formaciones de piedemonte (coluvios y abanicos) y por las terrazas antiguas de la gran planicie fluvial y fluvio-deltaica del río Magdalena..." (IGAC, 1982).

Las áreas inundables están representadas por zonas donde las aguas cubren la superficie por períodos cortos no regulares, y dejan huellas de su acción, por ejemplo algunos abanicos actuales y la misma planicie fluviomarina, y otras partes menos drenadas, sometidas a la acción periódica y prolongada del nivel de las aguas freáticas y de escorrentía y de las cuales son ejemplo los bajos y playones (IGAC, 1982).

La ubicación general de estas zonas es entre la base de las fajas de piedemonte y las cercanías del Canal del Dique y/o la margen del río Magdalena. Al oriente se encuentra una depresión angosta que se va ensanchando hacia el norte, bordeando el Canal del Dique hacia el occidente, logrando su máxima amplitud en los alrededores de la Ciénaga María la Baja. A la altura de Santa Rosa y al norte de Turbaco se extiende la planicie de La Cordialidad, llegan-

do hasta las inmediaciones de Turbaná, y por último entre la carretera Calamar-Carreto se encuentra aislada entre colinas una pequeña depresión muy plana.

Los pantanos se encuentran principalmente en las márgenes del Canal del Dique y pertenecen al Cuaternario reciente (Holoceno). Su formación se debe al desecamiento de ciénagas y lagunas formándose depósitos plano-cón-cavos de materiales en estado sáprico, combinado con material mineral.

**Paleogeografía.** Para la ubicación en el ecosistema de hace 5000 años, se ha considerado necesario acopiar la información geológica, climática y ecológica y unir a los estudios de niveles de costa, a fin de permitir recrear la época y su medio.

No solo el abastecimiento de los recursos animales acuáticos y terrestres sino también la abundante cantidad de moluscos propios del manglar, hicieron parte de la dieta alimenticia que en este proyecto pretendió estudiar en detalle.

### Justificación

La magnitud de información y posibilidades de profundizar aspectos fundamentales de las sociedades arcaicas, que se generan con una investigación arqueológica, solo puede dilucidarse con la participación de grupos interdisciplinarios. Como puede observarse en la bibliografía anexa, los trabajos de terreno y laboratorio han generado la posibilidad de ampliar los objetivos iniciales del Proyecto Llanuras del Caribe, mediante el entrenamiento de estudiantes (Legros, 1987a, 1987b, 1989, 1990, 1991, 1992a, 1992b; Arévalo-Urbe y Maldonado-Pachón, 1990; Fernández, 1990; González-Pacheco, 1990; González-Fernández, 1990; García-Vega, 1997), así como la realización de los estudios ambientales, a través de aportes en los aspectos paleogeográficos (Legros y Thomas, 1991), datación radiocarbónicas (M. Fontugne), paleobotánica y palinología (M.P. Ledru, com. pers.), composición de las pastas cerámicas (F. Cremaschi, com. pers.), y sobre diversos aspectos de la excavación y los ambientes asociados (Álvarez-León *et al.*, 1988; Legros y Pauly, 1988; Legros *et al.*, 1988, 1989, 1991).

No existen antecedentes detallados en las costas colombianas sobre las dietas alimenticias de las sociedades antiguas (en particular paleoindias y arcaicas), a excepción de las crónicas alrededor del descubrimiento de América, que dan información valiosa de las costumbres alimenticias de los pobladores en tiempo de la conquista (Fernández de Oviedo, 1526; Álvarez-León, 1979), los datos preliminares de zoo-arqueología de Puerto Chacho

(**Maldonado-Pachón et al.**, 1993, 1994), y algunos apuntes sobre el tema que aparecen en Barlovento (**Reichel-Dolmatoff**, 1955), Puerto Hormiga (**Reichel-Dolmatoff**, 1965) y Canapote (**Bischof**, 1966).

Igualmente, no existen colecciones osteológicas de referencia sobre peces y mamíferos estuarinos y marinos en Colombia. La realización de la colección malacológica, carcinológica, ictiológica, herpetológica y mastozoológica de comparación depositada en el Laboratorio de Especies Náufragas del Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas (CIOH) en Cartagena, además del estudio comparativo de la fauna de Puerto Chacho, servirá de base para el estudio de cualquier sitio arqueológico establecido en zona litoral.

La investigación es una fase complementaria a las desarrolladas en el conchal de Puerto Chacho a orillas del Canal del Dique y aproximadamente a 50 km de Cartagena (Departamento de Bolívar). El yacimiento, esta constituido por una acumulación de conchas y otros desechos de cocina de aproximadamente 80 x 25 m con un promedio máximo de 1,20 m de espesor. Fue ocupado estacionalmente posiblemente durante unos 300 años entre 3300 y 3000 a.C., por grupos prehispánicos del inicio del Formativo Temprano que aprovechaban los abundantes recursos faunísticos de la zona costera y del manglar. El material arqueológico hallado como las fechas radiocarbónicas permiten ubicar esas poblaciones entre los primeros alfareros del continente americano; así mismo tiene relaciones evidentes con el material de San Jacinto, con una antigüedad de 4000 a.C. (**Oyuela**, 1987) y el de Puerto Hormiga entre 3000 y 2500 a.C. (**Reichel-Dolmatoff**, 1965).

Partiendo de la premisa de que únicamente los estudios interdisciplinarios permiten conocer en su conjunto las múltiples facetas de una sociedad que como la de Puerto Chacho representa un cambio fundamental que ve a esos grupos pasar de una sociedad predadora (cazadores-recolectores) a una sociedad productora (horticultores o agricultores) (**Legros**, 1992a). Por ello, el estudio detallado de las especies colectadas (moluscos), cazadas (aves, reptiles, mamíferos) y pescadas (crustáceos, peces) es fundamental y proporciona información sobre los patrones de asentamiento y ocupación de zonas bajas y manglares así como la utilización y aprovechamiento de los recursos disponibles (a través del filtro de las preferencias culturales) en el manglar y las ciénagas adyacentes.

#### Alcances y limitaciones

Dadas las condiciones particulares de transición entre grupos depredadores y grupos productores y tomando la

información arqueológica resultante de una excavación en área de más de 100 m<sup>2</sup>, se pretendió determinar todas las especies reconocibles de fauna que sirvieron de dieta a estos grupos. Para el efecto, se dispuso como material de referencia una colección representativa de las especies actuales y la información de sus nichos con el fin de reconstruir el medio ambiente en la época y las técnicas de caza de los grupos formativos. Es este un estudio de arqueofauna separado por más de 5000 años, puesto que las fechas radiocarbónicas establecidas para Puerto Chacho, lo sitúan en el año 3360 a. C. (**Maldonado-Pachón et al.**, 1993, 1994, 1996).

El proyecto "Arqueofauna del Sitio Prehistórico Puerto Chacho", aprobado y respaldado por las Becas Francisco de Paula Santander de COLCULTURA-1993, se propuso conocer la fauna terrestre, fluvial, estuarina y marina que aprovechaban en su dieta los habitantes prehistóricos del Formativo Temprano de la costa Caribe colombiana y en especial los grupos localizados en Puerto Chacho, en las inmediaciones del Canal del Dique (Departamento de Bolívar). (**Maldonado-Pachón et al.**, 1993).

#### Antecedentes

Con apoyo del Instituto Colombiano de Antropología (ICAN) y del Instituto Francés de Estudios Andinos (IFEAN), desde 1987, se comenzó a desarrollar el Proyecto Arqueológico Llanuras del Caribe. El proyecto giró alrededor de los procesos evolutivos que ocurrieron en las sociedades prehistóricas del sudeste del Caribe colombiano entre 5000 y 2000 años b. C. Inicialmente se pretendió encontrar nuevos sitios de grupos alfareros tempranos y allegar información además de la propiamente arqueológica, y también de tipo paleoambiental para acercarse al modo de vida y al tipo de transformación del medio ambiente practicado por esas sociedades. El pH del sedimento del conchal de Puerto Chacho (super-básico), permitió una excelente conservación de los restos óseos, en tanto que la excavación minuciosa de más de 200 m<sup>2</sup> del yacimiento han dado una gran cantidad y variedad de fauna (principalmente peces y moluscos). El único antecedente de la paleofauna de la zona analizada, se encuentra en **Legros** (1992a) y **Cooke** (1989), los cuales trabajaron con las colecciones de referencia del Smithsonian Tropical Institute (Panamá), comparando la fauna actual del Pacífico panameño con los restos hallados en el sitio Puerto Chacho (Colombia), y reconocieron especies de moluscos (pelecípodos y gasterópodos), de peces y de mamíferos, propios de las zonas de manglar. (**Maldonado-Pachón et al.**, 1996).

## Materiales y métodos

(1) Elaboración de la osteología de cinco peces de agua dulce, tres peces de aguas marinas; tres tortugas; una iguana verde; un sapo; tres mamíferos; dos herbívoros, (2) Limpieza y reconstrucción de las estructuras recuperadas en la excavación. (3) Primera separación de las estructuras de acuerdo a los grupos zoológicos presentes: moluscos, crustáceos, poliquetos, anfibios, reptiles, peces y mamíferos. (4) Segunda separación de las estructuras dentro de cada grupo: valvas y conchas para moluscos pelecípodos; carinas y quelas para crustáceos balanomorfos y brachiurinos; tubos calcáreos para poliquetos; huesos para anfibios; vértebras, caparazones, huesos largos y cortos para reptiles; vértebras, espinas, huesos de la cabeza, costillas, otolitos, dientes para peces; huesos cortos y largos, costillas, huesos de la cabeza, dientes para mamíferos. (4) Contaje de cada una de las estructuras con el objeto de obtener el número mínimo aproximado de individuos y especies representadas en los diferentes pisos y niveles de la excavación.

Con la etapa de limpieza, marcado y reconstrucción del material óseo de la excavación de Puerto Chacho, también se adelantó el análisis morfométrico y taxonómico de los moluscos y el de los posibles restos de microfauna en el sitio. Esta labor fue complementada con nueve reuniones del equipo interdisciplinario y los encuentros permanentes de trabajo e intercambios de opiniones.

La intención ha sido encontrar los puentes metodológicos entre lo biológico y lo arqueológico para establecer los interrogantes y la manera científica de resolverlos. En esta forma, una primera tarea fue describir el ecosistema de la época (II milenio a. C.) infiriendo a partir de estudios muy puntuales en otras disciplinas, extrapolando de mapas actuales e complementando con los hallazgos de tipo arqueológico.

En la siguiente etapa, se procedió a reconstruir el material malacológico y óseo para emprender así una primera determinación de especies presentes de invertebrados (moluscos, crustáceos) y vertebrados (reptiles, anfibios, peces, mamíferos) y con ello, las respectivas ampliaciones de consultas bibliográficas. Para poder comparar las especies encontradas y las especies de la región, se decidió elaborar una la colección de referencia osteológica, con las principales especies de vertebrados de la región del Canal del Dique, especialmente aquellas que son aprovechadas por los actuales pobladores.

**Hipótesis de trabajo.** Establecidas las especies más sobresalientes (moluscos, peces, reptiles, mamíferos te-

restres y acuáticos) interesa reconstruir sus nichos e inferir eventuales técnicas de caza y preparación de los alimentos obtenidos.

**Moluscos.** Su nicho es el manglar y de él podían estar rodeados en su época en un área muy próxima. Esta cercanía y su fácil captura (excepción de la *Crassostrea rhizophorae* que es muy cortante) permitió la acumulación de toneladas de restos de moluscos. Pero las cantidades proteínicas y de biomasa de este recurso, deben ser compensadas con la utilización de otros recursos también disponibles en el manglar y en general los ecosistemas terrestres y acuáticos.

Una parte de los moluscos (el sitio es un conchal) son las ostras, *C. rhizophorae* que se encuentran en la zona, siempre adheridas a las raíces del mangle rojo (*Rhizophora mangle*). En los canales y ciénagas con fondos fangosos se desarrolla la *Melongena melongena* y en el mismo fango, se hallan *Polymesoda arctata* y *Anomalocardia brasiliensis*, moluscos presentes en el material arqueológico.

**Peces.** Su nicho es acuático y también debían abundar como abundan hoy en día. Ciénagas, ríos, canales, esteros y meandros debían ser relativamente fáciles de frecuentar sin requerir medios de desplazamiento distinto a las de saber caminar y nadar. Las técnicas de caza de los habitantes de Puerto Chacho debieron incluir la utilización del barbasco que abunda en la zona y otras técnicas como el de encierre. Peces propios de aguas marinas (tiburones) debió ser cazado en una desembocadura frecuentada ocasionalmente por éste, en busca de alimentos. Así mismo, es importante conocer de cada una de las especies, sus épocas de desove y sus tallas medias.

**Mamíferos acuáticos.** El manatí (*Trichechus manatus*) es propio de aguas estuarinas. Siendo un animal manso y lento para ser cazado, sorprende su tamaño y peso (puede alcanzar los 2,50 m y los 250 kg) exigiendo entonces, un mejor manejo del medio y disponibilidad de transporte.

**Mamíferos terrestres.** Siendo sus nichos terrestres, deben buscar el agua y zonas de abastecimientos de alimentos. El venado por que frecuenta algunos cogollos propios de los manglares, lo que debió obligar al hombre a un seguimiento detallado de los comportamientos de distintos animales para poder cazarlos; sabemos que esta ha sido una actividad de siempre, pero ahora lo estamos abordando dentro de un medio “desconocido” para los grupos que frecuentaron Puerto Chacho.

**Reptiles.** Su nicho es propicio en los manglares y sus zonas de influencia.

Se cree que la dieta alimenticia ingerida fue pasada por el fuego. Sin embargo se necesita llegar a conocer más sobre las técnicas de preparación de estos alimentos y el papel cumplido por la abundante cerámica hallada en el sitio. Parece que el sitio fue frecuentado temporalmente por el grupo aprovechando el recurso malacológico, obligando y desarrollando una dieta mucho más variada.

## Resultados y discusión

### Colección osteológica de referencia

Con el objeto de realizar la labor de comparación e identificación de las estructuras calcáreas de los invertebrados y óseas de los vertebrados, se procedió de la siguiente manera: (1) Se elaboró la osteología de cinco peces de agua dulce: agujeta (*Ctenolucius hujeta beani*), bocachico (*Prochilodus reticulatus*), moncholo (*Hoplias malabaricus*), pácora (*Plagiosciom magdalenae*), vizcaina (*Curimata mivarti*); tres peces de aguas marinas: sábalo (*Tarpon atlanticus*), róbalo (*Centropomus undecimalis*), pargo (*Lutjanus purpureus*), mojarra blanca (*Eugerres plumieri*); tres tortugas: icotea o galápago (*Pseudemys scripta*), morrocoy o morrocollo (*Geuchelogne carbonaria*), tortuga grande (*Podocnemys expansa*); una iguana verde (*Iguana iguana iguana*); un sapo (*Bufo marinus*); una babilla (*Crocodylus acutus*); una serpiente o boa (*Boa constrictor*); tres zorras: zariguella (*Didelphis marsupialis*), perro o baya (*Urocyon cinereoargenteus*), patona o manglera (*Procyon lotor*); dos herbívoros: chigüiro (*Hydrochaeris hydrochaeris*) y manatí (*Trichechus manatus*). (2) Se limpiaron y reconstruyeron las estructuras recuperadas en la excavación. (3) Se efectuó una primera separación de las estructuras de acuerdo a los grupos zoológicos presentes: moluscos, crustáceos, poliquetos, anfibios, reptiles, peces y mamíferos. (4) Se realizó la segunda separación de las estructuras dentro de cada grupo: valvas y conchas para moluscos (Pelecypoda, Gastropoda); carinas y quelas para crustáceos (Balanomorphia y Brachyrhyncha); tubos calcáreos para poliquetos (Sedentaria); huesos para anfibios (ranas y sapos); vértebras, caparazones, huesos largos y cortos para reptiles (Crocodylia, Squamata, Testudinata); vértebras, espinas, huesos de la cabeza, costillas, otolitos, dientes para peces (Chondrichthyes, Osteichthyes,); huesos cortos y largos, costillas, huesos de la cabeza, dientes (Mammalia). (4) Se contaron cada una de las estructuras con el objeto de obtener el número mínimo aproximado de individuos y especies representadas en los diferentes pisos y niveles de la excavación.

Estudiada la macrofauna hallada en la excavación arqueológica de Puerto Chacho, se puede afirmar que su

utilización por parte de los grupos prehispánicos, representó un impacto considerable en el ecosistema litoral y se puede apreciar que la variedad de recursos naturales utilizados comprende por lo menos taxas, familias, géneros y especies en la Tabla 1.

Especies actuales, presentes en el Caribe colombiano a las cuales pueden pertenecer los géneros (spp) encontrados en Puerto Chacho: (a) *Bankia campanellata*, *B. carinata*, *B. cieba*, *B. fimbriatula*, *B. gouldi*; (b) *Carcharhinus acronotus*, *C. albimarginatus*, *C. altimus*, *C. falciformis*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. longimanus*, *C. obscurus*, *C. perezii*, *C. plumbeus*, *C. porosus*; (c) *Pristis pectinata*, *P. perotteti*, *P. pristis*; (d) *Harengula clupeiola*, *H. humeralis*, *H. jaguana*, *H. majorina*; (e) *Hoplias malabaricus*; (f) *Ctenolucius hujeta beani*, *C. hujeta insculptus*; (g) *Trachycoristes fischeri*; (h) *Rhamdia sebae*, *R. wagneri*; (i) *Centropomus mexicanus*, *C. paralellus*, *C. pectinatus*, *C. undecimalis*; (j) *Epinephelus adscensionis*, *E. cruentatus*, *E. fulvus*, *E. guttatus*, *E. itajara*, *E. morio*, *mystacinus*, *E. nigritus*, *E. niveatus*, *E. striatus*; (k) *Lutjanus analis*, *L. apodus*, *L. bucanella*, *L. campechanus*, *L. cyanopterus*, *L. griseus*, *L. guttatus*, *L. jocu*, *L. mahogoni*, *L. purpureus*, *L. synagris*, *L. vivanus*; (l) *Eugerres brasilianus*; *E. plumieri*; (m) *Bairdiella ronchus*, *B. sanctaeluciae*; (n) *Larimus breviceps*; (o) *Dormitator amblyopsis*, *D. latifrons*, *D. maculatus*, *D. pisonis*; (p) *Gobiomorus dormitor*. (q) *Mazama americana*, *M. rufina*; (r) *Odocoileus virginianus*.

El piso de ocupación descubierto en la Capa 4 abre muchísimos interrogantes sobre el cumplimiento de las hipótesis de comportamiento. La presencia de restos de manatíes, asociados con cerámica, fechada hace 5000 años a.C., representa un reto sobre las formas, los condicionamientos en la conducta que determinaron que pequeños grupos prefirieran aprovechar unos recursos y obviar otros, tales como las aves.

La incógnita, en este sentido, permanece latente..., no obstante se incluyen en la tabla 1 los organismos identificados hasta el momento, los cuales permiten tener una idea en bastante aproximada de lo que fue para los pobladores de Puerto Chacho, su dieta alimenticia, sus costumbres y el aprovechamiento que hacían del sitio que periódicamente ocupaban durante el año.

### Génesis del sitio

**Conformación y estructuración del conchal.** Generalmente, se ha asociado a los conchales como yacimientos arqueológicos específicos. Según Legros (1992a, 1992b) "los sedimentos que se depositan normalmente sin acción

**Tabla 1.** Macrofauna asociada al conchero de Puerto Chacho (Formativo Temprano, 3300 a.C.). (1) R. Álvarez-León, (2) R. Cooke, (3) J. M. Díaz-Merlano, (4) Legros (1992a).

Taxa / familia	Especie	Estructuras halladas	Especies actuales	Identificó
<b>MOLUSCOS</b>				
Mytilidae	<i>Brachiodontes exustus</i>	valvas	Idem	1
Isognomonidae	<i>Isognomon alatus</i>	valvas	Idem	1
Ostreidae	<i>Crassostrea rhizophorae</i>	valvas	Idem	1
Corbiculidae	<i>Polymesoda arctata</i>	valvas	Idem	1
Dreissenidae	<i>Mytilopsis sallei</i>	valvas	Idem	1
Teredinidae	<i>Bankia</i> sp.	concha	(a)	3
Neritidae	<i>Nerita versicolor</i>	concha	Idem	1
Potamididae	<i>Batillaria minima</i>	concha	Idem	3
	<i>Cerithidea pliculosa</i>	concha	Idem	3
Cerithiopsidae	<i>Alaba incerta</i>	concha	Idem	3
	<i>Bittium varium</i>	concha	Idem	3
Melongenidae	<i>Melongena melongena</i>	concha	Idem	1
Strombidae	<i>Strombus gigas</i>	artefacto	Idem	1
Veneridae	<i>Anomalocardium brasiliensis</i>	concha	Idem	4
<b>CRUSTÁCEOS</b>				
Balanidae	<i>Balanus eburneus</i>	escudos	Idem	1
Portunidae	<i>Callinectes</i> sp.	pinzas	Idem	4
<b>PECES</b>				
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus</i> spp.	vértebras	(b)	2
Pristidae	<i>Pristis</i> spp.	vértebras	(c)	2
Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>	vértebras	Idem	2, 4
Clupeidae	<i>Harengula</i> spp.	vértebras	(d)	2
Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>	vértebras	(e)	2, 4
Ctenolucidae	<i>Ctenolucius hujeta</i>	vértebras	(f)	2
Characidae	<i>Characidium caucanum</i>	vertebras	Idem	2, 4
Auchenopteridae	<i>Trachycorystes insignis badelli</i>	espinas dorsales	(g)	2, 4
Pimelodidae	<i>Rhamdia</i> spp.	vértebras	(h)	2
Synbranchidae	<i>Symbranchus marmoratus</i>	vértebras	Idem	2
Centropomidae	<i>Centropomus</i> spp.	pterigóforo anal	(i)	2, 4
Serranidae	<i>Epinephelus</i> spp.	vértebras	(j)	2
Carangidae	<i>Caranx hippos</i>	vértebras, pterigóforos	Idem	1, 2
	<i>Oligoplites saurus</i>	vértebras	Idem	2, 4
Lutjanidae	<i>Lutjanus</i> spp.	vértebras	(k)	2, 4
Gerridae	<i>Eugerres</i> spp.	varios huesos	(l)	2, 4
Sciaenidae	<i>Bairdiella</i> sp.	vértebras	(m)	2, 4
	<i>Larimus</i> sp.	vértebras	(n)	2, 4
Gobiidae	<i>Dormitator</i> sp.	vértebras	(o)	2, 4
	<i>Gobiomorus</i> sp.	vértebras	(p)	2, 4
<b>REPTILES</b>				
Emydidae	<i>Terrapene cf. carolina</i>	vértebras	Idem	2, 4
	<i>Trachysemys scripta</i>	caparazón	Idem	1, 2, 4
Iguanidae	<i>Iguana iguana</i>	vértebras	Idem	2, 4
Alligatoridae	<i>Caiman sclerops sclerops</i>	vértebras	Idem	2, 4
<b>MAMÍFEROS</b>				
Cervidae	<i>Mazama</i> sp.	vértebras	(q)	2, 4
	<i>Odocoileus</i> sp.	vértebras	(r)	2, 4
Procyonidae	<i>Procyon lotor</i>	huesos	Idem	2, 4
Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	vértebras, huesos, cráneo	Idem	1, 2, 4

antrópica, sepultan sucesivamente las capas arqueológicas; en el caso del conchal son reemplazadas por el resultado de una actividad humana: las conchas y los desechos de cocina, constituyen el sedimento y provocan una acumulación mucho más rápida de las capas. El conchal es un lugar de habitación y basurero. Su formación lenticular y la inconsistencia total de ciertas capas constituidas exclusivamente de conchas, dificultan la comprensión e interpretación tanto vertical como horizontal del depósito...”

Se coincide con **Legros** (1992a, 1992b) en el complejo carácter de los conchales, pues las observaciones efectuadas sobre la estratigrafía del sitio arqueológico Puerto Chacho demuestran la existencia de entrecruzamientos extremadamente complejos de lentes de constitución diversa. Sin embargo, la complejidad estratigráfica del sitio no constituye un impedimento para profundizar en la deducción de los procesos que conformaron la génesis del sitio. El carácter complejo, constituido por el entrecruzamiento de lentes húmicas, de conchillas, y de guijarros, se debe, entre otros motivos a:

A un muy veloz ritmo de crecimiento volumétrico, como resultado de: (1) la relación de tamaño entre porciones desechables (caparazones, conchillas) y comestibles de los moluscos, (2) la índole rígida de las conchillas y de su forma, cóncava o espiralada: un conchal recién formado y no sometido a compactación puede tener un 80% de su volumen ocupado por aire;

A que en un conchal, los restos arqueológicos no quedan inmersos en el suelo como en sitios de otras clases; la diferencia perceptible entre lente de conchilla y suelos permite distinguir lapsos de abandono de forma que en otros sitios resulta impensable;

A que los conchales han podido servir -al menos en ocasiones- tanto como basurales cuanto como en lugares de ocupación directa; con esto, los factores de alteración post-deposicional diferencial natural se vieron multiplicados por los de origen antrópico (fogones, pisoteo, remociones localizadas, entre otros).

Con respecto a la estructura estratigráfica del sitio arqueológico Puerto Chacho, se han identificado las siguientes capas, según **Arévalo-Uribe y Maldonado-Pachón** (1990):

**Capa 1.** Al ser la capa superficial del yacimiento, presenta alteración por pisoteo y pulverización del sedimento en los primeros 5 cm. La capa, de una decena de cm de espesor, esta compuesta de conchas en particular de ostras en una matriz de humus color oscuro (negro). La esta dos está determinada por la cantidad de humus y conchas, de una a la otra.

**Capa 2.** También subdividida en dos unidades estratigráficas bien distintas. La 2a aproximadamente de 10 cm, de color mucho más claro que la precedente, completa y compacta. En la 2b el sedimento ha desaparecido completamente para dar lugar a unas bolsas de conchas sólidas mezcladas con numerosos restos de ictiofauna y cerámica, es a su vez la de más amplio espesor y la menos compacta.

**Capa 3.** Es de unos 30 cm de espesor, repartida igualmente en la 3a y en la 3b y mucho más compacta que la capa 2, reaparece un sedimento con mucha más ceniza.

**Capa 4.** Esta constituida de 20 cm de sedimento arenoso grisáceo sin ninguna concha, que apunta de contacto con la arena estéril amarillo-anaranjada y deja aparecer un último nivel rico en cerámica. Posiblemente su color oscuro sea debido a la actividad antrópica de ese tiempo.

**Posibles estrategias adaptativas implementadas.** El estudio de la dieta de los habitantes del sitio Puerto Chacho permite acercarnos al conocimiento de estrategias adaptativas efectivas que aseguraron su subsistencia a lo largo de las sucesivas ocupaciones efectuadas en el sitio de estudio.

Como oportunamente se ha señalado, los principales restos faunísticos están constituidos por restos de moluscos, peces, mamíferos y reptiles, llamando poderosamente la atención la casi total ausencia de restos óseos de aves. Una de las hipótesis que se ha considerado, se sustenta en la intencionalidad de no aprovechar este recurso, por un motivo que se desconoce, ya que la fauna avícola si era conocida en detalle por los habitantes de este sitio, pues dicho conocimiento se transmite en la morfología de la cerámica, típica del período Formativo del litoral Caribe.

Por la constitución morfológica del sitio, un conchal, fácilmente se puede inducir a creer que el principal factor proveedor de alimento, ha sido de origen malacológico. Sin embargo, se deben considerar, en la dinámica de formación de un conchal, los elementos que directa o indirectamente lo conforman: (1) restos de caparazones de moluscos, (2) restos óseos de mamíferos, peces, reptiles y ocasionalmente aves, (3) lentes húmicas, y (4) lentes carbonosas.

El volumen y la morfología del sitio se derivan fundamentalmente del condicionamiento del contexto sistémico ejercido en el lugar. Estos dos aspectos se relacionan concretamente con la relación *actividad / descarte* que se implemente, y de los desperdicios que el descarte consecuentemente experimente.

A modo de ejemplo, una actividad recurrente, dentro de la dinámica de formación de un conchal, es la acumula-

ción de desperdicios producto de la alimentación. La abrumadora existencia de restos de moluscos no implica, necesariamente, que los habitantes de Puerto Chacho hubieran preferido este tipo de recurso en detrimento de otros, simplemente lo utilizaron, conjuntamente con otros que el registro arqueológico ha perpetuado en el conchal, gracias al alto grado de alcalinidad de los caparazones de los mismos. En otras palabras, la relación *recurso aprovechable / producto de descarte* es el factor subjetivo que determinaría el condicionamiento volumétrico del conchal. A modo de ejemplo, el volumen del producto de descarte de un molusco es muy superior al de un manatí. En tanto que el primero apenas posee un 10% de sustancia comestible, y un 90% de material de descarte (valvas o conchas), el manatí es aprovechable en un 80%. Sus huesos no poseen la característica propia de los mamíferos terrestres, consistente en huesos largos huecos, los cuales poseen médula, la que es extraída de los mismos por medio de la fragmentación de los huesos y su posterior cocción o remoción. Si este factor estuviera presente en sus restos óseos, la relación sería aún más polarizada.

Considerando los elevados niveles proteínicos de los moluscos, en contraposición con la mínima porción comestible de los mismos en cada individuo, se deduce que a fin de satisfacer las necesidades alimenticias de una comunidad adaptada al litoral marítimo, que complementa su dieta con otros recursos propios de la ciénaga, se deben consumir grandes cantidades de moluscos e incluso otros invertebrados a fin de encontrar este equilibrio en la dieta.

A fin de obtener elementos de comparación que permitieran inferir la cualidad de la dieta de los habitantes de Puerto Chacho a través de sus distintas ocupaciones, se procedió a efectuar la sumatoria del número mínimo de individuos de los moluscos presentes en el sitio.

Se debe aclarar que los totales por capa y subcapa, corresponden a un muestreo de un metro cúbico, del total del área excavada, y no a la totalidad de la superficie inferida de cada una de las mismas en todo el sitio. Evidentemente, se considera que los datos obtenidos en el análisis del N.M.I. como una aproximación a la cantidad de moluscos consumidos en el sitio, ya que el conchal no se presenta en forma uniforme a lo largo de todo el sitio; el grosor de las capas aumenta o disminuye, y la presencia de restos óseos o lentes húmicas o carbonosas desviarían considerablemente una proyección en tal sentido.

Según Piana (1984), el papel cumplido por los mariscos en la alimentación no debe ser menospreciado. Los mariscos suministraban importante reaseguro para la vida, ya que son fáciles de obtener en grandes cantidades en la

**Tabla 2.** Distribución por pisos de los moluscos más abundantes y representativos del conchal. Los valores del número mínimo de individuos deben ser divididos por dos, para obtener el número mínimo de individuos específico, de acuerdo a Maldonado-Pachón *et al.* (1996)

Distribución por Pisos		
Capa	Número mínimo de individuos	Nombre
Superficie	276	<i>Polymesoda</i> <i>Crassostrea</i> (n/d)
2A	2376 1336	<i>Polymesoda</i> <i>Crassostrea</i>
2B	6655 5031	<i>Polymesoda</i> <i>Crassostrea</i>
3	327 705	<i>Polymesoda</i> <i>Crassostrea</i>
3A	159 364	<i>Polymesoda</i> <i>Crassostrea</i>
3B	128 200	<i>Polymesoda</i> <i>Crassostrea</i>
4	156 380	<i>Polymesoda</i> <i>Crassostrea</i>

costa, ciénaga o manglar, (1) por personas de toda edad y sexo (mujeres, ancianos y niños podían auto-sustentarse con ellos por algún tiempo, sin depender por entero de la habilidad y la fortuna de los varones adultos); (2) con una tecnología muy simple (apenas hace falta un recipiente para transportarlos y, en caso de las "piñas" (racimos), un simple palo para desprenderlas); y (3) casi en cualquier época del año.

La evolución del papel de los mariscos en la nutrición es compleja. Por una parte, su rendimiento calórico es bajo. Los mariscos son ricos en proteínas y en minerales necesarios para la vida humana, pero carecen de carbohidratos y de grasas. Sin embargo, se debe descartar la exclusividad de dietas sustentadas en moluscos, ya que éstos no proveen las calorías necesarias para sustentar por tiempo indefinido a una población determinada: "...las dietas basadas primordialmente sobre mariscos: moluscos, erizos, cangrejos, y otros invertebrados pueden ser peligrosamente bajos en calorías" (Yesner, 1983).

Como se estableció en el inventario y análisis de huesos de manatí, en los reptiles y los peces, están representadas todas las partes esqueléticas de los mismos, lo cual significa que los animales capturados llegaban enteros al

sitio. El transporte de un manatí completo en una canoa o a remolque de ella, no presenta dificultades: en cambio ellas existirían -y graves- si sus casi 500 kg (en un adulto) hubiera debido ser transportado a hombro por entre el terreno característico de las ciénagas, el cual se supone ha debido ser similar al observado en tiempos modernos.

Coincidimos con **Legros** (1992a, 1992b) en el alto grado de probabilidad de que la pobreza de especies terrestres entre los restos hallados en el sitio sea un indicador de que la caza constituía una actividad marginal (no en cuanto a decisión del grupo humano sino por el carácter de la oferta del medio). De la misma manera, si se considera el alto grado de variabilidad de las especies en la ictiofauna que existe en el manglar, llama la atención el pequeño rango de especies capturadas. Evidentemente, no es posible deducir una intencionalidad en la caza y pesca de selección arbitraria, ya que los factores que eventualmente han incidido para su captura bien pudieron haber sido factores externos a la dinámica de subsistencia del grupo asentado en el sitio. Un ejemplo lo constituiría el aumento de salinidad y la evapotranspiración en el manglar, aumento que afectaría en forma diferencial la presencia o ausencia de determinadas especies.

### Conclusiones

Con base en los análisis de los investigadores involucrados en el proyecto (**Maldonado-Pachón et al.**, 1993, 1994, 1996), se puede concluir:

El comportamiento de los antiguos habitantes del sitio prehistórico de Puerto Chacho tiende a descubrirse lentamente, a través del análisis sistemático de los restos culturales que sucesivas ocupaciones han depositado en el lugar de estudio. La brecha temporal existente entre el último momento de la ocupación del sitio, hasta el mismo momento en que los arqueólogos iniciaran su primera excavación, se acorta a medida que continúan las investigaciones sobre las características de la dieta, formas de subsistencia, estrategias adaptativas y formas de control social necesarias para la continuación de una forma específica de comportamiento adaptada a las clásicas condiciones medioambientales de un manglar.

Conscientes del salto existente entre un contexto sistemático y uno arqueológico (**Schiffer**, 1972), hemos considerado la posibilidad de que Puerto Chacho no representa una única ocupación. El sitio arqueológico, el conchal propiamente, es una acumulación de sedimentos antrópicos compleja, caracterizada por una superposición de capas de diferente composición. Asimismo, dentro de ellas, se han detectado pequeñas lentes que sugerirían depósitos

producidos por breves ocupaciones. Cabe agregar que estas lentes únicamente han sido detectables a través de la observación directa de los perfiles expuestos durante el proceso de excavación, pues su homogeneidad en cuanto a textura, prácticamente imposibilita su identificación durante este proceso.

Al considerar que los moluscos constituyen un recurso potencialmente aprovechable en cualquier época del año gracias a su relativamente fácil disponibilidad, y que un grupo humano no puede sustentarse única e indefinidamente de este recurso por tiempo ilimitado, se manifiesta como altamente probable que el papel cumplido por los mismos se limite a la complementariedad de la dieta. Por otra parte, es muy factible que haya existido momentos de ocupación que no presenten este tipo de desperdicio, por la sencilla razón de que no fueron consumidos durante el lapso o evento de ocupación. La deducción es elemental: las acumulaciones de valvas implican un comportamiento humano diferenciado (la alimentación), pero ello no es obstáculo en el sentido de que pudieron haber eventos de ocupación que no hayan consumido recursos del manglar como los moluscos.

Es importante deducir la relación número de individuos contra volumen de moluscos consumidos. El muestreo efectuado en el sitio, consiste en la contabilización del número mínimo de individuos en un metro cúbico, determinó unos valores estándar que pueden ser proyectados hacia el total de la muestra obtenida por la excavación. Sin embargo, los riesgos de una extrapolación en este sentido, nos llevarían a error irremisiblemente, pues las capas del sitio no son homogéneas, no se ha excavado el sitio en su totalidad y, lo más importante, es que no es factible deducir que cada una de las capas identificadas pertenece exclusivamente a un período de ocupación. En el caso de la Capa 4, donde se ha hallado un piso de ocupación en forma indiscutible, sí es posible adelantar una deducción sistémica, pues los restos asociados a la ocupación (cerámico, lítico y restos óseos de cuatro manatíes, entre otras especies), nos permite acceder a la interpretación de una dinámica de ocupación relativamente diferenciada del resto de las demás existentes en el sitio.

Partiendo de la hipótesis de que el sitio no representa una serie de cuatro ocupaciones (ya que cada capa fue subdividida en forma artificial), sino una serie indeterminada de ocupaciones con serias semejanzas entre unas y otras, coincidimos en que los eventos de ocupación que existieron en el sitio, fueron realizados por grupos humanos que poseían tecnología similar y que implementaban un aprovechamiento óptimo de los recursos presentes en el manglar.

No es factible acceder a una demografía de los antiguos habitantes de Puerto Chacho, pero sí es válido deducir las actitudes de comportamiento de los mismos a través de la realización de una serie de inferencias en torno a la alimentación que los mismos consumían regularmente. En principio, las características medioambientales de un manglar no permite sostener indefinidamente a una población numerosa; los recursos se verían reducidos a la brevedad, por el consumo masivo de las especies presentes en el mismo. Por otra parte, la sobre-aprovechamiento de los recursos, por ejemplo en el caso de los moluscos, se reflejaría en la disminución de las especies capturadas, disminución de volumen que implicaría la captura de mayor número de individuos de corta edad, a fin de satisfacer una demanda proteica determinada.

A modo de ejemplo, un individuo adulto, representado en biomasa por un 100%, encontraría su equivalente en biomasa en 10 individuos jóvenes. Al extenderse la cadena de captura, son 10 individuos que no alcanzarán la edad adulta (momento óptimo de captura y consumo), y por lo tanto, retrocederán los bancos de asentamiento de las colonias de moluscos existentes.

Un grupo humano de grandes proporciones, que se estableciera en el sitio Puerto Chacho por un período no mayor de quince días, acabaría irremisiblemente los recursos del ecosistema por sobre-aprovechamiento. La otra alternativa, a la inversa, implicaría grupos relativamente pequeños (familias extensas) que se desplazaran estacionalmente (o con otra frecuencia breve de tiempo, determinada, posiblemente, por el agotamiento de los recursos del sitio donde tienen su campamento) ocupando áreas que brindarían potencialmente recursos que posibilitaran su asentamiento por un período de tiempo determinado. Debemos recordar que los restos de moluscos hallados no contienen mayoría de individuos jóvenes, indicador fundamental del estado de aprovechamiento del recurso.

No se puede olvidar que los mariscos suministraban importante reaseguro para la vida, ya que son fáciles de obtener en grandes cantidades en las costas, ciénagas y manglares: (1) por personas de toda edad y sexo (mujeres, ancianos y niños podían auto-sustentarse con ellos por algún tiempo, sin depender por entero de la habilidad y la fortuna de los varones adultos); (2) con una tecnología muy simple (apenas hace falta un recipiente para transportarlos y, en caso de las "piñas" (racimos), un simple palo para desprenderlas); y (3) casi en cualquier época del año.

Por otra parte, ya se ha señalado que los mariscos son ricos en proteínas y en minerales necesarios para la vida humana, pero carecen de carbohidratos y de grasas. Sin

embargo, se debe descartar la exclusividad de dietas sustentadas en moluscos, ya que éstos no proveen las calorías necesarias para sustentar por tiempo indefinido a una población determinada.

Considerando las posibles modalidades de aprehensión de los recursos naturales presentes en la región (**Arévalo-Urbe y Maldonado-Pachón, 1990**), manifestadas a través del: (1) Uso de playa-mar; ciénaga-río; selva-sabana, (2) Huerto de frutales, (3) Roza de playón, (4) Roza de tierra firme, y (4) Control vertical de diversos pisos ecológicos.

Se determina por tanto que las variaciones manifiestas en la dieta de los grupos humanos que se asentaron en Puerto Chacho, indicarían, que:

- La fauna debió cazarse allí pero muy esporádicamente o no como actividad central de estos grupos. En efecto lo que dan los sondeos es una fauna acuática y muy escasa fauna terrestre y de aves.
- Los grupos humanos vienen temporalmente a abastecerse de los productos propios de este medio y muy ricos en proteínas.
- Establecido este ecosistema, y considerando la temporalidad de los asentamientos, no era lógico el montaje de planificados sistemas de agricultura en los sitios en mención, pero no por ello desconocían o no practicaban estas labores. Su sistema, si existió, debería haberse encontrado en lugares más altos o más protegidos de las inundaciones o, en última instancia, ubicados en un espacio distinto al de los conchales.
- Los cultivos en su zona temporal debían basarse en el ecosistema que debía entregar gramíneas, es decir frutos y plantas leñosas o nueces, ellas en buena parte silvestres, para que su atención y cuidado, no distrajera la que debía ser el objetivo de recolección complementaria: moluscos y peces (**Arévalo-Urbe y Maldonado-Pachón, 1990**).

Un interrogante necesario de descifrar gira sobre el eventual uso que los antiguos habitantes de Puerto Chacho destinarían al material cerámico. Una de las principales hipótesis de trabajo definía el uso del mismo de acuerdo a su función. La relación uso-función potencialmente atribuible es que el mismo fue utilizado para transporte de agua o alimentos. Muy difícilmente para el almacenamiento de moluscos durante el proceso de recolección. Una actividad de este tipo requeriría de un material más abundante (solamente hemos hallado una vasija), para poder determi-

nar que la recolección de moluscos con vasijas de arcilla era un comportamiento socialmente compartido. Por otra parte, la Etnografía moderna nos remite a ejemplos más sencillos: para el transporte y almacenamiento de peces y moluscos, los grupos humanos adaptados al litoral marítimo prefieren las cestas de mimbre que las vasijas cerámicas. Los beneficios de tal opción se evidencian por su carácter expeditivo y lógico. Por otra parte, la hipótesis de que en la misma (o en las halladas en los sitios Puerto Chacho I, II, III y IV) se cocinaron eventualmente alimentos, es imposible de contrastar ante la ausencia de análisis microscópicos y químicos que pudieran determinar con certeza esta dieta.

Es importante cuestionarnos el por que de la no existencia de microfauna en este conchal, tanto en las diferentes capas como en la base del mismo piso de ocupación presente en la Capa 4. Se puede deducir que: (1) Hay una disolución y reabsorción de carbonatos en el conchal, (2) Los moluscos estaban muy bien lavados antes de traerlos al sitio. (3) Como todo el sector ha sido zona de manglares el medio ácido los destruyó y por lo tanto la microfauna no tuvo mucho carbonato y que durante el tiempo de ocupación las aguas vertidas sobre el conchal contribuyeron a acidificar el mismo, causando su completa desaparición, y (4) Hay desbordamientos que pueden dar una explicación veraz, ya que se observa una disminución del  $\text{CaCO}_3$  hacia la base del conchal. Dichos desbordamientos son de carácter ácido por los componentes que contiene la zona de manglar. Mientras más alta esté la capa tendrá menos lavados ácidos por desbordamientos y por consiguiente menos disolución de los carbonatos.

Deberían encontrarse foraminíferos de las comunidades de raíces de mangle, más no los hay y puede ser porque éstas son fibrosas, muy difíciles de partir sin un instrumento cortante y al pretender hacerlo se pueden desprender. Lo que puede haber llevado a los prehistóricos de Puerto Chacho a sacar las ostras individualmente a golpes, así al sacudir los “racimos o piñas” todos los foraminíferos en el sitio seguro de la colecta se desprenden lo que se explicaría una total ausencia en el lugar de consumo de los moluscos.

Por la misma razón, no aparecen en el sitio arqueológico otros organismos con exosqueleto duro, asociados al ecosistema del manglar: no se encontraron por ejemplo *Cerithium*, *Murex*, *Nerita*.... Los organismos con exosqueleto blando como es de esperarse no aparecen tampoco, por ejemplo: esponjas, ascidias, briozoarios entre otros.

De cualquier forma se concluye que es importante el trabajo interdisciplinario, ya que en el futuro al muestrear,

esta labor debe hacerse en forma conjunta desde el comienzo de la excavación. Así se tomaría la mayor cantidad de datos tanto en la parte horizontal como en la vertical y por tanto poder concatenar mejor las conclusiones y resultados.

Un último tema a dilucidar gira en torno a la utilización de canoas. No ha aparecido prueba directa alguna de que los ocupantes del sitio arqueológico Puerto Chacho hayan usado canoas. Si se tiene en cuenta el carácter altamente percedero de los materiales con que esas embarcaciones debieron ser construidas, resulta extremadamente difícil que algún día se encuentre un fragmento de canoa de antigüedad comparable (**Arévalo-Urbe y Maldonado-Pachón, 1990**). Sin embargo, un camino indirecto justifica la casi convicción de que los prehistóricos de Puerto Chacho debieron contar con tal medio de transporte:

- La movilización de grupos relativamente grandes (inferidos a través del consumo de restos malacológicos y faunísticos en general) necesariamente debió contar con un sistema de organización mínimo que permitiera la cohesión de grupo. Partiendo de esta premisa, la diferenciación de roles o actividades (por sexo o jerarquía) para garantizar la subsistencia como grupo, tuvo que haber contado con medios que asegurasen la subsistencia de los integrantes del mismo.
- En cuanto a la pesca, no hay duda de que con las especies menores no habría mayor inconveniente, si suponemos que los pequeños ejemplares acostumbraban permanecer en la misma costa, al alcance de la mano de los antiguos habitantes de Puerto Chacho. Surge, aquí, la siguiente pregunta: ¿Y si utilizaron líneas de pesca? A esto se responde que en todo el sitio únicamente se ha hallado un peso de pesca (elaborado en concha). De allí es factible deducir que la pesca con línea (por lo menos con pesas de pesca) no era una actividad recurrente en el sitio. Sin embargo, tal actividad se complicaría en el caso de los especímenes mayores, tal como es el caso del manatí. Reconociendo la mansedumbre de este mamífero marino (que no dificultaría en sí la pesca), debemos señalar la dificultad de su transporte, ya que un ejemplar adulto, como algunos de los hallados en el sitio, podrían llegar a pesar unos 500 kg.
- Trampas de pesca. Este argumento posee el atractivo de su potencial comparación con antecedentes etnográficos modernos. Desafortunadamente, no se han realizado estudios sobre la utilización de barbasco (a través de análisis polínico), y a pesar de que en las cercanías del sitio se han hallado algunos

especímenes de dormidera, no se puede afirmar rotundamente que la pesca con barbasco fue una actividad implementada en el sitio. Sin embargo, se poseen algunos indicadores indirectos que permiten remitir a los resultados de pesca que únicamente se obtienen por medio del barbasco, redes de pequeña trama o trampas de estanques: la abrumadora presencia de peces y cangrejos muy pequeños.

**Descripción de la dinámica ocupacional.** De acuerdo a los restos arqueológicos analizados, al estudio y observación de las características medioambientales y a la lógica de ocupación propuesta para los grupos humanos que antiguamente se asentaron en Puerto Chacho, es posible proyectar una serie de pautas comportamentales que nos ilustren brevemente sobre la cotidianidad de aquellos hombres y mujeres de la prehistoria de dicho lugar.

De acuerdo a las conclusiones arriba mencionadas, se puede aseverar que el sitio arqueológico Puerto Chacho fue frecuentado estacionalmente por grupos humanos de no grandes proporciones, quizás familias extensas que regularmente se asentaban en sitios determinados que a su criterio garantizara su subsistencia por un período determinado de tiempo. Esta familia extensa, poseía una división del trabajo, no factible diferenciar si fue por sexo o jerarquía; la alternativa más plausible se muestra a través de la especialización en las estrategias de subsistencia. Esta especialización se determinaría por la implementación de técnicas de caza y recolección óptimas que únicamente un individuo adiestrado pudiera efectuar (por ejemplo la caza de babillas). Por otra parte, las actividades de recolección de moluscos, no requerían de una especialización, aunque sí implicaban un cuidado y conocimientos de sus áreas de colonización, formas de preparación, entre otras. La cerámica, una actividad no determinada como sobresaliente de acuerdo al volumen excavado hasta el momento en Puerto Chacho, pudiera ser un potencial indicador de especialización, pues el análisis granulométrico de las muestras halladas, demuestran claramente que la arcilla proviene de un lugar distinto al de Puerto Chacho.

Son muchos los indicadores directos e indirectos que ofrecen los antiguos habitantes de Puerto Chacho como grupos humanos no muy extensos, que conocían suficientemente bien las características ecológicas del manglar, la localización de recursos, y las formas de aprovechamiento óptimo de los mismos. Grupos pequeños que habitaban temporalmente campamentos muy cercanos a las fuentes de recursos, tal como lo demuestran posibles “huellas de poste” descubiertas en el sitio.

El trabajo es el comienzo de una investigación que irá completándose con nuevos e interesantes datos sobre la

actividad que muy probablemente dominó la economía de los antiguos pobladores no solo del conchero de Puerto Chacho, sino de otros concheros del Caribe colombiano.

### Agradecimientos

Especial reconocimiento por la financiación del Proyecto “Proyecto Arqueofauna del Sitio Prehistórico de Puerto Chacho, Formativo Temprano (3000 a.C.) de la Costa Caribe Colombiana” a través de la Beca COLCULTURA / ICAN “Francisco de Paula Santander, 1993 Segundo Semestre”, y a los tutores y asesores que en las diferentes etapas de la investigación aportaron valiosos comentarios: Jorge Emiro Mercado-Silgado (q.e.p.d.), Jorge Ignacio Hernández-Camacho (q.e.p.d.), Thierry Legros e Inés Cavalier.

### Bibliografía

- Álvarez-León, R. 1979. Aspectos de la investigación del mar en Latinoamérica. UBJTL - Informe Museo del Mar, **23**: 1-16.
- Álvarez-León, R., J. Khobzi, K. Robertson & Y. F. Thomas. 1988. Cartografía de las formaciones vegetales anfibas del Delta del Dique (Colombia) a partir de una imagen de SPOT, pp. 71-76 In: Steer-Ruiz, R. (ed.) Mem. VI Sem. Nal. Cienc. y Tecnol. del Mar, CCO/UBJTL. Bogotá D.E. Colombia, dic. 5-7, 636 p.
- Arévalo-Uribe, H. & H. Maldonado-Pachón. 1990. Una contribución al Formativo Temprano en Colombia. Tesis Profesional. Univ. Nal. de Colombia. Depto. de Antropología, 192 p.
- Bishop, H. 1966. Canapote: an early ceramic site in northern Colombia: A preliminary report, pp. 483-491 In: 36° Congreso Internacional de Americanistas. Sevilla (España). vol 1.
- Cook, R. 1989. Apuntes preliminares sobre los restos de fauna de Puerto Chacho (Colombia): Proyecto Llanuras del Caribe Colombiano. Smithsonian Institute Research. Balboa (Panamá). Inf. Técnico, s.p.
- Cook, R. 1995. Aportes preliminares de la arqueozoología y etnología a investigaciones sobre la taxonomía, ecología y zoogeografía de las especies de la familia Ariidae en el Pacífico oriental tropical, pp. 33-45 In: I Congreso Colombiano de Etnobiología. La Boa y el Chontaduro: Génesis del Hombre-Mitología Amanozónica. Proy. BIOPACIFICO / INCIVA. Santiago de Cali (Valle) Colombia, no. 20-24 de 1995.
- Escobar-Manrique, E. & R. Álvarez-León. 2002. Caracterización de la vegetación en algunas áreas de la Zona Industrial de Mamonal, Cartagena (Caribe colombiano). UDFJC-Rev. Colombia Forestal, **7** (15): 79-97.
- Fernández, E. 1990. Desgrasantes de la cerámica del Formativo temprano en el conchero de Puerto Chacho. Fac. Humanidades y Ciencias Sociales. Depto. de Antropología. Univ. de Los Andes. Semestre de Campo, s. p.
- Fernández de Oviedo, G. 1526. Historia natural de las Indias occidentales. Edición Facsimilar. Madrid (España).
- García-Vega, M. L. 1997. Zoo-arqueología del Formativo Temprano de la costa Caribe: Un acercamiento a la dieta del grupo prehistórico de Puerto Chacho. Tesis Profesional. Univ. Nal. de Colombia. Depto. de Antropología, 145 p.

- González-Fernández, V.** 1990. Estudio de la economía de un conchero de la costa norte: Puerto Chacho visto como un sistema adaptativo. Semestre de Campo. Fac. Humanidades y Ciencias Sociales. Depto. de Antropología. Univ. de Los Andes, 77 p.
- González-Pacheco, L.** 1990. Peces y pesca en el conchero de Puerto Chacho Bolívar- Un estudio etno-arqueológico. Semestre de Campo. Fac. Humanidades y Ciencias Sociales. Depto. de Antropología. Univ. de Los Andes, 67 p.
- IGAC.** 1982. Estudio general de suelos de la zona del Canal del Dique (Municipios de Arjona, Calamar, Mahates, María La Baja, San Estanislao, Santa Rosa, Soplaviento, Turbaco, Turbana, Villanueva) (Dpto. Bolívar). Bogotá D.E. (Colombia).
- HIMAT.** 1990. Calendario metereológico. Instituto Colombiano de Hidrología y Meteorología y Adecuación de Tierras. Cartagena (Bol.), 4 p.
- Hinestrosa-Hinestrosa, R. & G. Viña-Vizcaíno.** 1986. Efectos del dragado en zonas de manglar: geomorfología deltaica y desarrollo y análisis de priserías en el Caño Lequerica, Bahía de Barbacoas, Mar Caribe (Colombia). Tesis Profesional. Fac. Biol. Marina. Univ. de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, 138 p.
- Legros, T.** 1987. Arqueología del Formativo en la costa Atlántica colombiana. Univ. de los Andes. Revista de Antropología, **3**: 168 p.
- , 1990a. Les premières céramiques américaines. Les Dossiers D'Archaeologie, **145**: 60-63.
- , 1990b. Consideraciones sobre Puerto Chacho, un conchero de las llanuras del Caribe colombiano, pp. 67-78 In: Mem. Simp. de Arqueología y Antropología Física y V Congr. Nal. de Antropología, ICFES. Villa de Leyva (Boy.) Colombia.
- , 1992a. Puerto Chacho et les premiers céramistes américains - Nouvelles données sur le formatif ancien du littoral Caribe de Colombie. These de Doctorat. Univ. de Paris 1, Panthéon - Sorbonne, Tomo **1**: 367 p., Tomo **II**: 157 p.
- , 1992b. Proyecto Llanuras del Caribe, Fase II. Informe ICAN - IFEA. Santa Fe de Bogotá D.C. (Colombia): 1-13.
- Legros, T. & C. Pauly.** 1988. Puerto Chacho: Un conchal con tradición alfarera temprana en las Llanuras del Caribe colombiano. Congreso Internal. de Americanistas.
- Legros, T. & Y. F. Thomas.** 1991. Reconstrucción de paleolitorales y búsqueda de conchales prehistóricos sobre el litoral Caribe de Colombia con sensores remotos, pp. 10-29 In: Mem. 1º Simp. Lat.Amer. de Percepción Remota. Cuzco (Perú).
- Legros, T., C. Pauly & C. Rodríguez.** 1988. Projet Barbacoas: le Formatif de la côte Caraibe colombienne. Rapport d'Activité au CNRS et a l'IFEA. Cartagena (Bol.), 94 p.
- Legros, T., C. Rodríguez & C. Pauly.** 1989. Arqueología del Formativo en las llanuras del Caribe colombiano (Departamento de Sucre y Bolívar). Bol. Museo del Oro, **20**: 132-134.
- Legros, T., C. Rodríguez & C. Pauly.** 1991. Puerto Chacho, la céramique á dégraissant de fibres végétales et le Formatif ancien du Nord de la Colombie. In: Las cerámicas más tempranas de América del Sur. Actes du 46º Congrès International des Américanistes. Amsterdam, 1988. Revista Paletnológica Argentina, **5**: 1-13.
- Legros, T., Y. F. Thomas, C. Parra & R. Álvarez-León.** 1993. Evolución antrópica de un abanico aluvial: el Delta del Dique (Mar Caribe, Colombia), pp. 300-316 In: León-Pérez, J. (ed.) Mem. VI Simp. Lat.-Amer. de Percepción Remota: Sensores Remotos y Sistemas de Información Geográfica para el Medio Ambiente, SELPER / IGAC / SCF. Cartagena (Bol.) Colombia, oct. 3-8, 632 p.
- Maldonado-Pachón, H., R. Álvarez-León, S. Hincapié-Martínez.** 1993. Proyecto Arqueofauna del sitio prehistórico de Puerto Chacho, Formativo Temprano (3000 a.C.) de la costa Caribe colombiana. Beca Santander de COLCULTURA - 1993 Segundo Semestre. Cartagena (Bol.) Colombia. Inf. Técnico (1): 1-15.
- Maldonado-Pachón, H., R. Álvarez-León, S. Hincapié-Martínez & T. Legros.** 1994. Proyecto Arqueofauna del sitio prehistórico de Puerto Chacho, Formativo Temprano (3000 a.C.) de la costa Caribe colombiana. Beca Santander de COLCULTURA - 1993 Segundo Semestre. Cartagena (Bol.). Inf. Técnico (2): 1-16.
- Maldonado-Pachón, H., R. Álvarez-León, S. Hincapié-Martínez & I. Cavalier.** 1996. Proyecto Arqueofauna del sitio prehistórico de Puerto Chacho, Formativo Temprano (3000 a.C.) de la costa Caribe colombiana. Beca Santander de COLCULTURA - 1993 Segundo Semestre. Santa Fe de Bogotá D.C. (Colombia). Inf. Final: 1-119 + 2 anexos.
- Oyuela, A.** 1987. Dos sitios arqueológicos con desgrasante de fibra vegetal en la Serranía de San Jacinto (Departamento de Bolívar). Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Boletín de Arqueología. **2** (1): 5-21.
- , 1990. La formación de los concheros: el caso del noroccidente de América del Sur. Revista de Antropología. Universidad de Los Andes, **6** (2).
- Parada-Ruffinati, C.** 1988. Caracterización bioestratigráfica y paleoecológica del Caribe colombiano, fundamentado en el estudio de foraminíferos. Inst. de Ciencias Naturales. Univ. Nal. de Colombia. Bogotá D.E. (Colombia).
- Piana, E.** 1984. Arrinconamiento o adaptación en Tierra del Fuego. En: Ensayos de Antropología Argentina. Editorial Belgrano. Buenos Aires (Argentina).
- Reichel-Dolmatoff, G.** 1955. Excavaciones en la costa de Barlovento. Revista Colombiana de Antropología, **4**: 249-277.
- , 1965. Excavaciones arqueológicas en Puerto Hormiga, Departamento de Bolívar. Univ. de los Andes. Rev. Antropología, **2**.
- Rull, V.** 1998. Evolución de los manglares del neotrópico: la crisis del Eoceno. Interciencia, **23**: 355-362.
- Schiffer, M.** 1972. Contexto arqueológico y contexto sistémico. In: American Antiquity, **37** (2): 156-165.
- Wijmstra, T. A.** 1968. The identity of *Psilatricolporites* and *Pelliciera*. Acta Bot. Neerl., **17** (2): 114-116.
- Yesner, D. R.** 1983. La vida en el "Huerto del Edén": condicionamientos de las dietas marinas sobre las sociedades humanas. Wenner Gren Foundation for Anthropological Research. International Symposium. Cedar Cove and Cedar Key (Fla.), 23-30 October. Symposium 94: "Food preferences and adversions". Luis A. Orquera (trad.),

Recibido: octubre 14 de 2008.

Aceptado para publicación: septiembre 14 de 2009.

# DESCRIPCIÓN DE LA ESTRUCTURA INTERNA DEL MESENCÉFALO DE *AOTUS* (PRIMATES: SIMIIFORMES: AOTIDAE) CON REFERENCIA A *HOMO* (PRIMATES: SIMIIFORMES: HOMINIDAE): POSIBLES IMPLICACIONES EN LA EVOLUCIÓN DE LOS CICLOS CIRCADIANOS DE MAMÍFEROS

Por

Juan Fernando Duque Osorio\*

## Resumen

**Duque Osorio, J. F.:** Descripción de la estructura interna del mesencéfalo de *Aotus* (Primates: Simiiformes: Aotidae) con referencia a *Homo* (Primates: Simiiformes: Hominidae): posibles implicaciones en la evolución de los ciclos circadianos de mamíferos. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **33**(128): 425-444, 2009. ISSN 0370-3908.

No se cuenta con descripciones de la estructura interna del MC del único primate simiiforme (antropoideo) nocturno, *Aotus*. Dado que el MC es importante en la regulación del sueño, se evaluó esta estructura en *Aotus*, con una técnica histológica y otra Inmunohistoquímica. El MC de *Aotus* y *Homo* contienen esencialmente los mismos elementos grises y blancos. Con la técnica Inmunohistoquímica para Serotonina, se encontró un posible núcleo serotoninérgico nuevo (NN?) para el MC de *Aotus*, que no ha sido descrito en el MC humano. Teniendo en cuenta las relaciones que tendría el NN? con estructuras componentes de los CRS a este núcleo como un posible componente adicional de dichos circuitos, logrando, en mamíferos nocturnos como *Aotus*, que por un lado la influencia excitadora de la luz del día, tenga un efecto inhibitor sobre el Tálamo y la Corteza Cerebral, y por otro lado haciendo que la influencia inhibitor de la falta de luz durante la noche, tenga el efecto contrario. Dado que, para refugiarse de la predación y relajar competencia con los reptiles dominantes (arcosaurios: dinosaurios) del período Triásico, los primeros mamíferos eran nocturnos, se propone la posibilidad de que el NN? sea plesiomórfico para los mamíferos y que en mamíferos diurnos, el desarrollo de este núcleo putativo se reprima. La existencia del NN? debe ser confirmada con otros estudios.

**Palabras clave:** *Aotus*, *homo*, serotonina, mesencéfalo, sueño, histología, inmunohistoquímica

\* Grupo de Biología Integrativa, Escuela de Ciencias Básicas Médicas, Facultad de Salud, Universidad del Valle, Cali-Colombia. Correo electrónico: juanferduque@gmail.com

### Abstract

There are no descriptions of the MC of the unique nocturnal simiiform (anthropoid) primate *Aotus*. Given the fact that the MC is important in sleep regulation, this structure was studied in *Aotus*, with a histological and an immunohistochemical technique. *Aotus* and *Homo* MC contain essentially the same gray and white elements. With the immunohistochemistry for serotonin technique, a possible New Serotonergic Nucleus (Nocturnal Nucleus: NN?) was found in *Aotus* MC, which has not been described in human MC. Given the relations that NN? would have with sleep regulation circuits components, it is proposed as an additional component of this circuits, accomplishing in nocturnal mammals like *Aotus* that, in one hand the excitatory influence of day light has an inhibitor effect over the Thalamus and Cerebral Cortex, and on the other hand that the inhibitory influence of light lack during the night has the contrary effect. Given that for avoiding predation from and for relaxing competence with the dominant reptiles (arcosaurians: dinosaurs) of the Triassic, the first mammals were nocturnal, it is proposed that perhaps the NN? is plesiomorphic for mammals and that in diurnal mammals the development of this putative nucleus is repressed. The existence of the NN? must be confirmed by further studies.

**Key words:** *Aotus*, *homo*, serotonin, mesencephalon, sleep, histology, immunohistochemistry.

### Abreviaciones

**AS:** Acueducto De Silvio. **BCI:** Brazo del Colículo Inferior. **BCS:** Brazo Del Colículo Superior. **CCI:** Comisura del Colículo Inferior. **CCS:** Comisura Del Colículo Superior. **CRS:** Circuitos Reguladores del Sueño. **DTC:** Decusación Tegmental Central. **FLD:** Fascículo Longitudinal Dorsal. **FLM:** Fascículo Longitudinal Medial. **FR:** Fascículo Retroflexus. **FRM:** Formación Reticular Mesencefálica. **GABA:** Neurotransmisor, Acido Gama Amino Butírico. **LL:** Lemnisco Lateral. **LM:** Lemnisco Medial. **MC:** Mesencéfalo. **NIII:** Núcleo del Nervio Oculomotor o III par craneal. **NIV:** Núcleo Del Nervio Troclear o IV par craneal. **NCI:** Núcleo del Colículo Inferior. **NCL:** Núcleo Caudal Lineal. **NCS:** Núcleo Del Colículo Superior. **NIP:** Núcleo Inter-Peduncular. **NN?:** Putativo Núcleo Nocturno. **NR:** Núcleo Rojo. **NRD:** Núcleo Rafé Dorsal. **PC:** Pedúnculo Cerebral. **PCM:** Pedúnculo Cerebeloso Medio. **PCS:** Pedúnculo Cerebeloso Superior. **SGPA:** Sustancia Gris Periacueductal **SN:** Sustancia Negra. **SN(PC):** Sustancia Negra Pars Compacta. **SN(PR):** Sustancia Negra Pars Reticulata. **TCRT:** Tracto Cerebelo-Rubro-Talámico. **TE:** Tracto Espino-Tectal. **TET:** Tractos Espino-Talámicos. **TFP:** Tracto Fronto Pontino. **TRE:** Tracto Rubro-Espinal. **TNTM:** Tracto y Núcleo Trigeminal Mesencefálico. **TTC:** Tracto Tegmental Central. **TOTP:** Tracto Occipito-Temporo-Pontino. **TP:** Tracto Piramidal. **TTE:** Tracto Tecto-Espinal. **TTTD:** Tracto Trigémimo Talámico Dorsal. **TTTTV:** Tracto Trigémimo-Talámico Ventral. **VMRD:** Subnúcleo Ventromedial Del Rafé Dorsal.

### Introducción

Siguiendo la clasificación de **Cela-Conde & Ayala (2007)** para los primates homínidos (gorilas, chimpancés, bonobos, orangutanes y humanos), entre estos últimos y los demás primates simiiformes (antes llamados antropoideos), existen diferencias notables a nivel telencefálico, mas no así en el tallo cerebral, al menos desde el punto de vista macroscópico externo. El encéfalo de los primates simiiformes del nuevo y viejo mundo separados por unos 35 millones de años (**Schrago, 2007**), se diferencian principalmente en que los primeros tienden a ser lisencefálicos y los segundos, girencefálicos. Considerando que núcleos relacionados con los mecanismos de sueño, vigilia, alerta y atención se localizan en el tallo cerebral (**Escobar & Pimentia, 2006; Young & Tolbert, 2007**) y que sus axones se proyectan al diencefalo y a la corteza cerebral ¿Existirán diferencias en los núcleos del tallo cerebral entre los dos grupos de primates? ¿Existirán especializaciones en el tallo cerebral de *Aotus* (primate simiiforme del nuevo mundo), por ser el único primate simiiforme nocturno (**de-Arsuaga et al., 2006; Ford, 1994**)? La pregunta tiene que ver con el hecho de que el mesencéfalo es el principal origen de proyecciones desde del Tallo cerebral hasta el diencefalo y la corteza cerebral. Entre las proyecciones mesencefálicas ascendentes más importantes, se deben destacar las dopaminérgicas procedentes de la sustancia negra compacta hacia el estriado (**Marcolin & Padberg, 2007**), implicadas en la función motora y cognitiva, las proyecciones gabaérgicas de la sustancia negra reticular hacia el tálamo relacionadas con la regulación motora (**Affi**

& Bergman, 2005; Newman & Ginsberg, 1994), las eferencias dopaminérgicas del área tegmental ventral en dirección del núcleo acumbens y la corteza prefrontal asociadas con la función cognitiva y emocional (Lessa & Scanlon, 2006), las proyecciones peptidérgicas y glutamatérgicas de la sustancia gris periacueductal a estructuras límbicas como la amígdala relacionadas con la regulación de los mecanismos de agresión y defensa (Fink, 2000), las proyecciones serotoninérgicas de los núcleos del Rafé (Jacobs & Azmitia, 1992) y de la formación reticular hacia el diencefalo y telencefalo, relacionadas con la regulación del estado de ánimo, ciclo sueño-vigilia, alertamiento y atención (Heilman & Valenstein, 2003; Joseph, 1996).

Los núcleos serotoninérgicos fueron descritos detalladamente por Dalhström & Fuxe (1964). La sistematización más aceptada incluye dos grupos pares diferentes desde el punto de vista embriológico y de sus proyecciones: el grupo superior o Rafé Telencefálico y el grupo inferior o Rafé Espinal (Jacobs & Azmitia, 1992). Las proyecciones del Rafé Telencefálico, además de inervar el diencefalo se extienden a otras regiones allocorticales y neocorticales, y según se ha descrito en *Homo*, está constituido por los núcleos caudal lineal, rafé dorsal y rafé mediano. El Rafé Espinal se proyecta esencialmente a la médula espinal sobre la cual se cree participa en la analgesia endógena y en la regulación motora (Fix, 2007; Hendelman, 2006; Hornung, 2003; Michael-Titus *et al.*, 2007; Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Este grupo está constituido por los núcleos del Rafé: oscuro, pálido y magnocelular, y los núcleos lateral paragigantocelular y el núcleo reticular intermedio (Arslan, 2001; Hornung, 2003; Siegel *et al.*, 2006).

La parte más rostral del Rafé Telencefálico, que corresponde a los núcleos del Rafé dorsal, mediano y caudal lineal (Hornung, 2003) proyectan al estriado, sustancia negra y núcleo acumbens (Fix, 2007; Monti *et al.*, 2008). La parte caudal del sistema Rafé Telencefálico, constituido por el núcleo del Rafé medio y el sector caudal del Rafé dorsal se proyectan a estructuras límbicas como el hipocampo, septum y la corteza del cíngulo (Joseph, 1996). La amígdala está inervada por ambas partes del sistema Rafé Telencefálico. No se conoce si existen diferencias en la distribución de estos núcleos entre primates diurnos y nocturnos como *Aotus*, lo cual puede ser relevante teniendo en cuenta que la serotonina participa en la regulación de los ciclos sueño-vigilia (Monti *et al.*, 2008), función que comparte con otros neurotransmisores como la Histamina (Norman & Hayward, 2004; Lin, *et al.*, 1996), Acetilcolina (Norman & Hayward, 2004; Inglis & Winn, 1995; Steininger, *et al.*, 1992; Hobson, 1992), Norepinefrina

(Cardinali & Pandi-Perumal, 2005), GABA (Alger & Möhler, 2001; Wang, *et al.*, 1992), Encefalinas (Arvidsson, *et al.*, 1992; Lee-Chiong, 2008; Villar, 1994). La mayor parte de la Serotonina del encéfalo procede de neuronas localizadas en los núcleos del Rafé Mesencefálico (Monti *et al.*, 2008). Otras estructuras importantes del mesencefalo relacionadas con la regulación de los ciclos sueño-vigilia son: Locus Coeruleus (Aston-Jones *et al.*, 2001; Cardinali & Pandi-Perumal, 2005), Formación Reticular y Sustancia Gris Periacueductal (Norman & Hayward, 2004). Pero además participan en la regulación de los ciclos sueño-vigilia, otros núcleos externos al Tallo como la glándula pineal (Cardinali & Pandi-Perumal, 2005; Reuter & Jacobs, 1996; Borjigin, *et al.*, 1995; Ouichou, *et al.*, 1992; Sandyk, 1995; Gupta, *et al.*, 1992), el hipotálamo (Pace-Schott *et al.*, 2003) y los núcleos basales del telencefalo (Steriade & McCarley, 2005).

Salvo el estudio en el cual Graham *et al.* (1979) encontraron proyecciones subcorticales topográficamente organizadas hacia el colículo superior de *Aotus*, y aquel en el cual Gaspar *et al.* (1993) rastrearon las proyecciones dopaminérgicas mesencefálicas hacia la corteza del mismo género de primates, no se encontraron estudios que directamente examinaran el mesencefalo de *Aotus*.

**Objetivo:** es por todo esto que el objetivo de este trabajo fue la descripción interna del mesencefalo de *Aotus* concentrando su atención en los núcleos serotoninérgicos y comparándolo con las descripciones hechas en otros primates como *Homo* por Paxinos & Mai (2004), Büttner-Ennever, *et al.* (1988), Chung, *et al.* (1983), Halliday & Torck (1986); Escobar & Pimienta (2006), Joseph (1996).

## Métodos

Se usaron 5 encéfalos de *Aotus*, que han sido conservados por el Centro de Estudios Cerebrales (CEC) de la Escuela de Ciencias Básicas Médicas de la Facultad de Salud de la Universidad del Valle, Cali-Colombia. En este trabajo solo se utilizó material post-mortem, que había sido fijado en formol previamente. Para diseccionar los mesencefalos, se tomaron las muestras y se seccionaron entre la cápsula interna y los pedúnculos cerebrales por un lado y se hizo otro corte entre el mesencefalo y el puente a nivel de la línea pontina superior, removiéndose entonces, la pia y aracnoides. Los métodos de laboratorio utilizados, siguen principalmente el manual de Bolam (1993). Las muestras se deshidratadaron y embebieron en parafina con la ayuda de un Autotechnicon. La inclusión en parafina duró 20 horas, en un Autotechnicon que pasó las muestras por 8 alcoholes de concentración ascendente de 70% a 95% y

2 parafinas. Al siguiente día los tallos se incluyeron en bloques parafina con una base de madera para realizar los cortes en el micrótopo. Los tallos de *Aotus* fueron cortados a 7 micras. Se colocó cada corte obtenido en el baño maría a 70°C por no más de 30 segundos montándose enseguida cada corte en un portaobjeto. Los cortes se depositaron durante toda la noche en una estufa a 45°C, para hacer que estos se adhirieran a los portaobjetos. La mitad de estas muestras fue teñida con la técnica de Hematoxilina-Eosina, coloración que se obtiene pasando las muestras por una batería, de la siguiente forma: 3 xiloles 3 minutos (') cada uno (c/u), 2 alcoholes al 100% 3' c/u, 1 alcohol al 95% 3', 1 alcohol al 70% 3', agua corriente 3' hematoxilina 7', agua corriente 3', alcohol ácido por 2 segundos ('), agua corriente 2', Carbonato de Litio 3'', agua corriente 3', Eosina 1', alcohol al 95% 3'', alcohol al 100% 3', y 2 Xiloles 3' c/u. La Coloración de Hematoxilina - Eosina colorea de violeta oscuro las fibras (axones) y de violeta claro los núcleos (somas neuronales). De esta forma se evidenciaron los tractos y fascículos específicos e inespecíficos del mesencéfalo de *Aotus*.

Para la otra mitad de las muestras de *Aotus* se utilizó un anticuerpo específico contra serotonina. Estas muestras se fijaron en una mezcla de Paraformaldehído Glicina y Periodato de Sodio (pH 7.4) durante 24 horas a 4°C. Posteriormente se cortaron en un vibrátomo de medio líquido utilizando Trizma-Buffer Salino (TBS) a pH 7.2. Se recogieron secciones de 40 Micras las cuales se incubaron con el anticuerpo primario Antiserotonina (Sigma) en una dilución de 1:500 durante toda la noche a 4°C. Las secciones se lavaron en TBS durante 15 minutos y se incubaron con el anticuerpo secundario Biotinilado durante 45 minutos. Seguidamente se lavaron las secciones y se hicieron reaccionar con el complejo Avidina-Biotina-Peroxidasa para su visualización. Las secciones fueron lavadas, deshidratadas, aclaradas y montadas en portaobjetos para su análisis microscópico.

El mapeado de las estructuras se hizo digitalmente con el programa Corel Draw 12 por superposición de imágenes partiendo de las descripciones hechas en otros primates como *Homo* por Paxinos & Mai (2004), Büttner-Ennever, et al. (1988), Chung, et al. (1983), Halliday & Tork (1986); Escobar & Pimienta (2006), Joseph (1996). A partir de estos mapas y con fines meramente descriptivos, se hizo el ejercicio de obtener el tamaño relativo de cada estructura y poder hacer comparaciones entre el mesencéfalo de *Aotus* y *Homo*. Se ha calculado, a partir de las figuras 6, 7, 8 y 9 el porcentaje que ocupa cada estructura en la superficie de cada nivel mesencefálico usando papel milimetrado. Estos datos se resumen en las Tablas 1, 2, y 3 de la sección "Diagramas Comprensivos, Comparaciones y Resultados Globales" de los Resultados.

## Resultados

Se aclara que los resultados (técnicas Hematoxilina-Eosina y Inmunohistoquímica para Serotonina, y Diagramas Comprensivos, ubicación de estructuras y límites teóricos entre las mismas), deben ser confirmados con más estudios.

Para una mejor comprensión de los resultados, se puede decir que el mesencéfalo se divide en tres regiones (tercios) en sentido dorso-ventral:

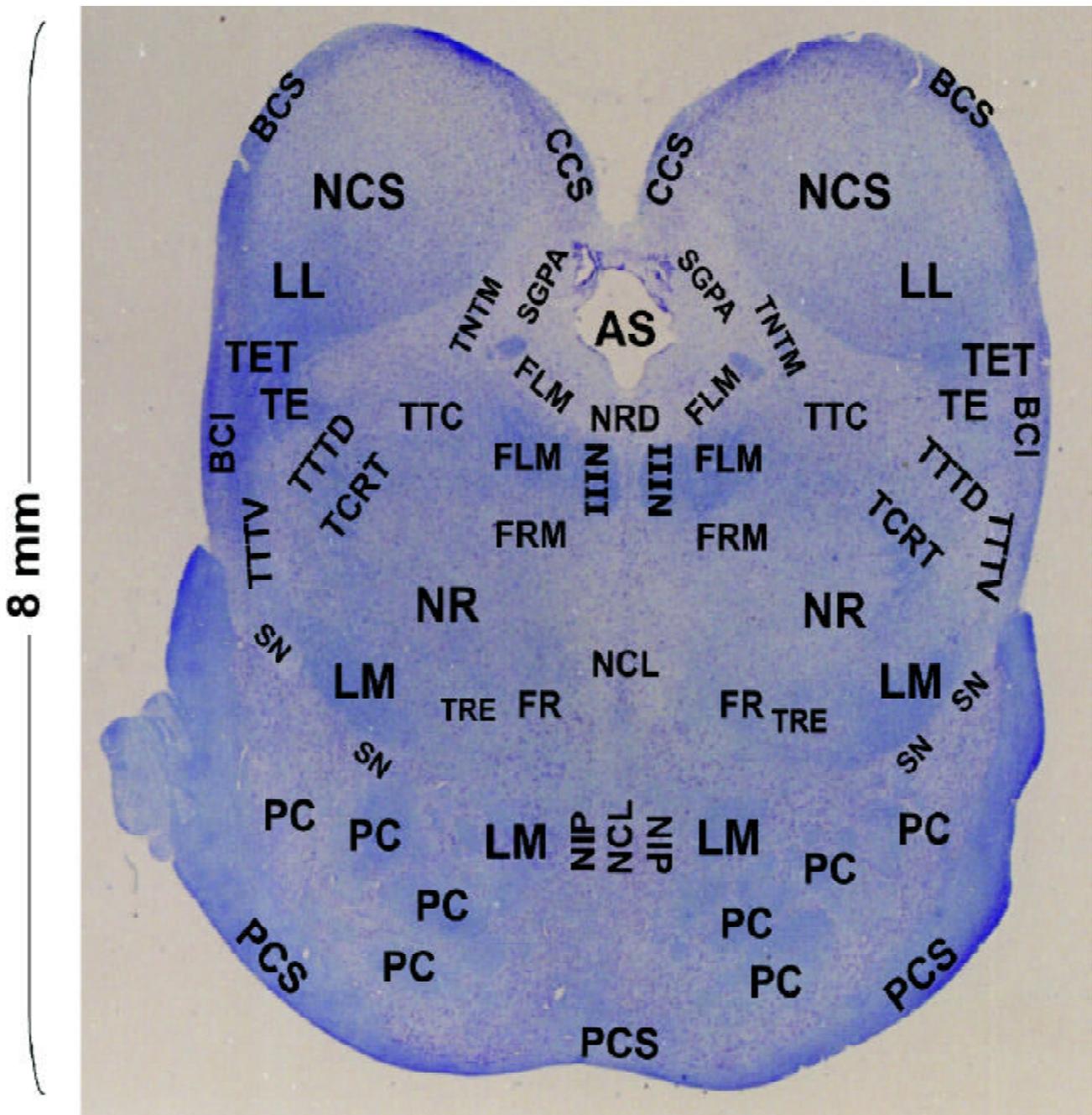
**Región Colicular:** corresponde al primer tercio el cual se extiende desde el borde dorsal del Mesencéfalo hasta los bordes ventrales de los Colículos y Fascículos Longitudinales Mediales. Contiene estructuras como los Colículos, la Sustancia Gris Periacueductal, los Fascículos Longitudinales Mediales, entre otras.

**Región Tegmental:** el segundo tercio corresponde a la Región Tegmental, la cual se extiende desde los bordes ventrales de los Colículos y Fascículos Longitudinales Mediales hasta los bordes ventrales de los Lemniscos Mediales. Contiene los Núcleos Rojos, la Decusación Tegmental Central, los Tractos Espinotectales, Tractos Espino Talámicos Ventral y Dorsal, la Formación Reticular Mesencefálica y los Lemniscos Mediales, entre otras estructuras.

**Región Peduncular:** corresponde al último tercio y se extiende desde el borde dorsal de la Sustancia Negra hasta el borde ventral del Mesencéfalo. Contiene la Sustancia Negra, los Pedúnculos Cerebelosos y Cerebrales, y el Núcleo Interpeduncular.

### Técnica de Hematoxilina - Eosina

**Región Colicular:** Contiene los Núcleos Colículos Superiores (NCS), la Sustancia Gris Periacueductal (SGPA) y los Fascículos Longitudinales Mediales (FLM). En la tinción con Hematoxilina-Eosina los tractos (conjuntos de axones) se observan de color oscuro y los núcleos (somas de las neuronas) se observan claros. Entonces la figura 1 los NCS corresponden a los núcleos claros semicirculares bilaterales que se observan en la región superior del corte, dorsal a los cuales se ven sendas franjas oscuras, las cuales corresponden a los Brazos de los Colículos Superiores (BCS). Hacia la porción ventrolateral de cada NCS se divisa una región oscura, que es el Lemnisco Lateral (LL). El agujero en forma de Corazón que se observa en la parte dorsomedial del mesencéfalo corresponde al Acueducto de Silvio (AS), el cual está rodeado por una región clara que es la Sustancia Gris Periacueductal (SGPA), la cual está limitada lateralmente por los NCS. En la porción dorso-medial de la SGPA se aprecia una región oscura, que co-



**Figura 1. Corte Transversal a Nivel del Colículo Superior del *Aotus*, Hematoxilina – Eosina.** AS: Acueducto De Silvio. BCI: Brazo del Colículo Inferior. BCS: Brazo Del Colículo Superior. CCS: Comisura Del Colículo Superior. FLD: Fascículo Longitudinal Dorsal. FLM: Fascículo Longitudinal Medial. FR: Fascículo Retroflexus. FRM: Formación Reticular Mesencefálica. LL: Lemnisco Lateral. LM: Lemnisco Medial. NCL: Núcleo Caudal Lineal. NCS: Núcleo Del Colículo Superior. NIII: Núcleo del Nervio Oculomotor o III par craneal. NIP: Núcleo Inter-Peduncular. NR: Núcleo Rojo. NRD: Núcleo Rafé Dorsal. PC: Pedúnculo Cerebral. PCS: Pedúnculo Cerebeloso Superior. SGPA: Sustancia Gris Periacueductal SN: Sustancia Negra. TCRT: Tracto Cerebelo-Rubro-Talámico. TE: Tracto Espino-Tectal. TET: Tractos Espino-Talámicos. TRE: Tracto Rubro-Espinal. TTC: Tracto Tegmental Central. TNTM: Tracto y Núcleo Trigeminal Mesencefálico. TTTD: Tracto Trigémico Talámico Dorsal. TTTV: Tracto Trigémico-Talámico Ventral. VMRD: Subnúcleo Ventromedial Del Rafé Dorsal.

responde a la Comisura Colicular Superior (CCS), la cual comunica el NCS de un lado con el de otro. En la porción ventrolateral de la SGPA se observan unas áreas oscuras las cuales son los extremos laterales del Fascículo Longitudinal Dorsal (FLD) de cada lado. En los bordes laterales de la SGPA se ven sendas líneas oscuras, las cuales son el Tracto y Núcleo Trigeminal Mesencefálico (TNTM). A lo largo del borde ventrolateral de la SGPA se ven dos regiones oscuras en forma lanceolada, las cuales corresponden a los Fascículos Longitudinales Mediales (FLM). Estos últimos contienen, cada uno, en su porción medial un óvalo que corresponde al Núcleo del Nervio Oculomotor o III par craneal (NIII). Entre estos núcleos se ve un conjunto de franjas mediales correspondientes al Subnúcleo Ventro Medial del Rafé Dorsal (VMRD). El Rafé Dorsal (NRD) se ubica en este nivel en la porción Ventral de la SGPA y entre los dos FLM. En la región colicular y para el nivel mesencefálico colículo superior, son núcleos serotoninérgicos, entre otros el NRD y el VMRD.

**Región tegmental:** en posición lateral al FLM, se observa una región oscura en forma de media luna, esta región es el Tracto Tegmental Central (TTC). Ventrolateral al TTC de cada lado, se observa el Tracto Cerebelo-Rubro-Talámico (TCRT). El borde ventral del TTC y el borde ventromedial del TCRT forman el borde dorso lateral de los Núcleos Rojos (NR), los cuales como los semicírculos claros mas voluminosas de la Región Tegmental del nivel Colículo Superior. Ventral a los NR se observan el Tracto Rubro-Espinal (TRE) y el Fascículo Retroflexus (FR). Este último es importante con respecto al sueño, pues se encarga de comunicar al Núcleo Interpeduncular (NIP) con la glándula pineal (estructura diencefálica: **Gray et al., 2005; Norman & Hayward, 2004**). Entre los dos NR se observa una franja clara medial, la cual corresponde al Núcleo Caudal Lineal (NCL). En relación al borde ventrolateral de los NR se encuentran unas franjas gruesas de color oscuro, las cuales corresponden al Lemnisco Medial (LM) de cada lado. Limitando el extremo dorsal de la franja que forma el LM, se ve una franja oscura correspondiente al TTTV. Dorsal a este último y ventral al Lemnisco Lateral (LL) se observa una porción oscura en forma de cuña, la cual corresponde al Tracto Espino-Tectal (TE) y los Tractos Espino-Talámicos (TET) Ventral y Lateral. Lateral a estos últimos y formando el borde lateral de la Región Tegmental se observa una franja oscura a cada lado, correspondientes a los Brazos del Colículos Inferiores (BCI). En posición ventromedial a la cuña formada por los TE y TET se encuentra una pequeña región semicircular correspondiente al Tracto Trigémico Talámico Dorsal (TTTD). El resto de la región Tegmental constituye la Formación Reticular Mesencefálica (FRM), la cual es una mezcla difusa de

tractos y somas neuronales, y es continua con el Núcleo Reticular del Tálamo. En esta región y para el nivel colículo superior, son núcleos serotoninérgicos, entre otros el NCL.

**Región peduncular:** la Sustancia Negra (SN) se observa como una franja clara ventral al LM. Bordeando las superficies ventral y lateral de la Región Peduncular, se ve una franja oscura, correspondiente al Pedúnculo Cerebeloso Superior (PCS). Entre el PCS y la SN se encuentran los Pedúnculos Cerebrales (PC). En estos últimos se ven porciones claras y oscuras, ya que además de las fibras de origen telencefálico que constituyen a los PC estos tienen inmersos pequeños núcleos, que a nivel de la Protuberancia ó Puente se hacen más evidentes y conforman un conjunto llamado Núcleos Propios del Puente.

**Región Colicular:** esta región contiene: Los Colículos Inferiores (NCI), los LL, la SGPA, los Fascículos Longitudinales Mediales FLM y Dorsales (FLD), entre otras estructuras, ya descritas para el nivel colículo superior. Los Núcleos Colículos Inferiores (NCI) se observan como dos protuberancias claras semicirculares en la parte dorso lateral de la región Colicular. Alrededor del borde dorsal de cada Colículo Inferior (NCI) se observa una franja oscura, la cual corresponde al Brazo del Colículo Inferior (BCI). En la porción dorsal de la SGPA se observa una estructura semioscura la cual es la Comisura del Colículo Inferior (CCI) constituida por fibras que comunican entre si a los Colículos Inferiores. El resto de estructuras de la región colicular del nivel colículo inferior, es muy similar a lo descrito para el nivel colículo superior.

**Región Tegmental:** esta región contiene básicamente los mismos elementos que los ya descritos para el nivel colículo superior, exceptuando a los NR, que no están presentes en el nivel colículo inferior. En su lugar, se observa la Decusación Tegmental Central (DTC), la cual se aprecia como un semicírculo oscuro en posición ventral con respecto al VMRD. La DTC es un conjunto de fibras procedentes de los PCS que se decusan en este nivel de la Región Tegmental del Mesencéfalo. Lateral a la DTC, se observan unas regiones ovaladas oscuras que corresponden a los TTC. Entre el FLM de cada lado y entre el TTC se encuentran los Tractos Tectos-Espinales (TTE). El resto de la Región Tegmental corresponde a una mezcla difusa de núcleos y fibras llamada la Formación Reticular Mesencefálica (FLM).

**Región Peduncular:** rodeando el borde ventral y lateral de la Región Peduncular se divisa una franja oscura gruesa, que es el Pedúnculo Cerebeloso Medio (PCM). En la figura 2 se alcanza a divisar en la sustancia negra derecha sus dos divisiones, una subfranja dorsal clara corres-

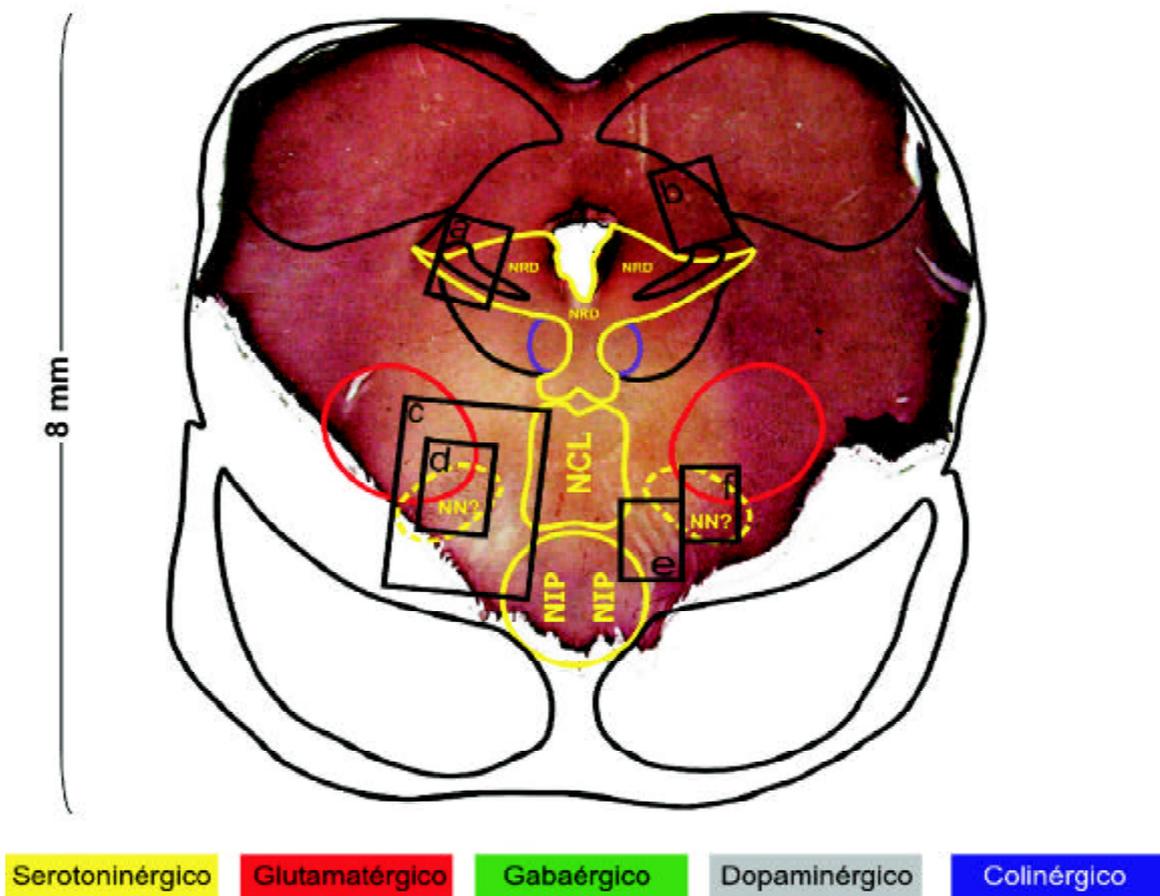


pondiente a la Sustancia Negra pars Compacta [SN(PC)] y una subfranja ventral oscura compuesta por la Sustancia Negra pars Reticulata [SN(PR)]. Las regiones oscuras son las fibras de procedencia telencéflica y las regiones claras son núcleos propios del puente que se empiezan a ver en este nivel. El resto de estructuras de este nivel para la región peduncular, son muy similares a las ya descritas para la misma región del nivel colículo superior.

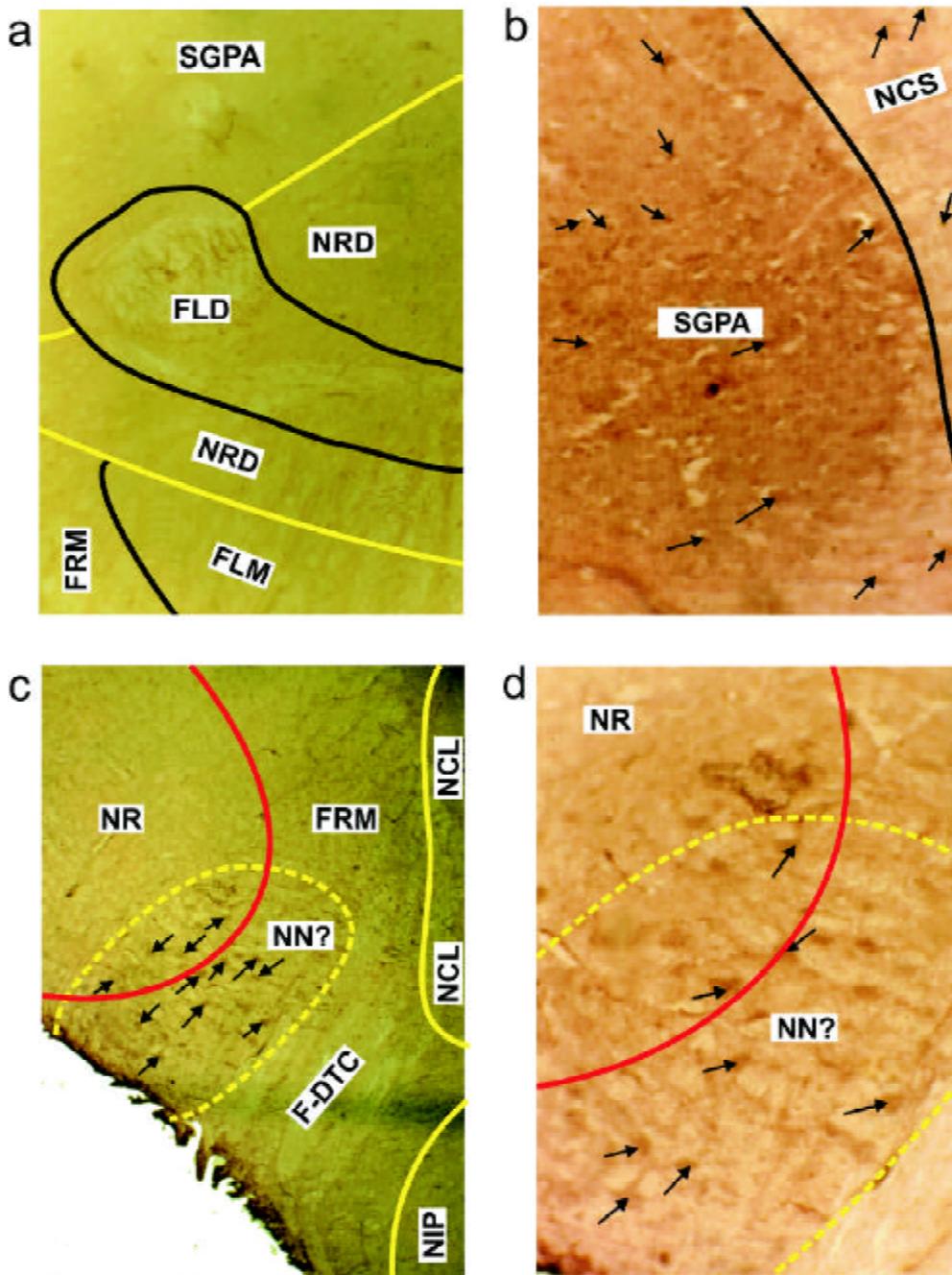
#### Técnica de Inmunohistoquímica para Serotonina

El análisis del mesencéfalo de *Aotus*, tanto a nivel del Colículo Superior como Inferior, con Inmunohistoquímica, presenta las mismas estructuras grises y blancas, en disposiciones muy similares a las observadas para *Homo* en la literatura (Escobar & Pimienta, 2006; Paxinos & Mai,

2004), y a lo que ya se describió para *Aotus* en la tinción de hematoxilina Eosina. Como se dijo antes, se consideran estructuras serotoninérgicas en el mesencéfalo a NRD, NCL, NIP, entre otros. Sin embargo, como estructura serotoninérgica mesencefálica tegmental de *Aotus*, se destaca un posible núcleo nuevo, el Núcleo Nocturno (NN?), el cual no fue observado en la literatura revisada *Homo* (Escobar & Pimienta, 2006; Paxinos & Mai, 2004) ni en lo hallado en este trabajo para las demás regiones y niveles de *Aotus*. En la figura 3 es donde mejor se observan estos putativos Núcleos Nocturnos (NN?) en posición ventromedial a los NR, y es con esta figura que se evidenció su carácter serotoninérgico. En la figura 4d y figura 5f, se muestran los somas de este núcleo teñidos para Serotonina. En el acercamiento e de figura 5 se ve la comunicación



**Figura 3. Corte Transversal a Nivel Colículo Superior de *Aotus*, Inmunohistoquímica para Serotonina.** Este fue el corte más completo logrado de *Aotus* teñido con la técnica en mención. Se le ha sobrepuesto los principales accidentes de la figura 6 a manera de mapa que ayude a localizar las estructuras, Las células serotoninérgicas ubicadas entre los Núcleos Rojos y los Lemniscos Mediales, dentro de la cuales estaría ubicado lo que putativamente se ha llamado aquí Núcleo Nocturno (NN?), se señalan en semiovalos amarillos punteados. Los recuadros y las letras representan los acercamientos ampliados en las figuras 4 y 5. Se sigue la misma convención cromática de todo este trabajo.



**Figura 4. Acercamientos de la Figura 3.** Flechas negras señalan cuerpos o procesos neuronales, y las flechas azules fibras. Las convenciones son las mismas de figuras anteriores (abreviaciones y colores). **a.** Proyecciones del NRD a la FRM. Se observa también el FLM, el FLD y la SGPA. Aumento 10X. **b.** SGPA y NCS. Aumento 10X. **c.** Proyecciones del NCL a la FRM. Se ve también unas porciones del NIP. Dentro del NN? se han señalado somas serotoninérgicos con flechas negras. Entre NIP y NN? se ha señalado el área ocupada por fibras de la decusación tegmental central (F-DTC) que a nivel Colículo Inferior forman la dicha estructura (DTC). Aumento 4X. **d.** Núcleo Nocturno (NN?). Obsérvese los somas reactivos para serotonina, de los cuales algunos han sido señalados con flechas negras. Dentro de este acercamiento también se alcanza a observar una porción del NR derecho. Aumento 10X.

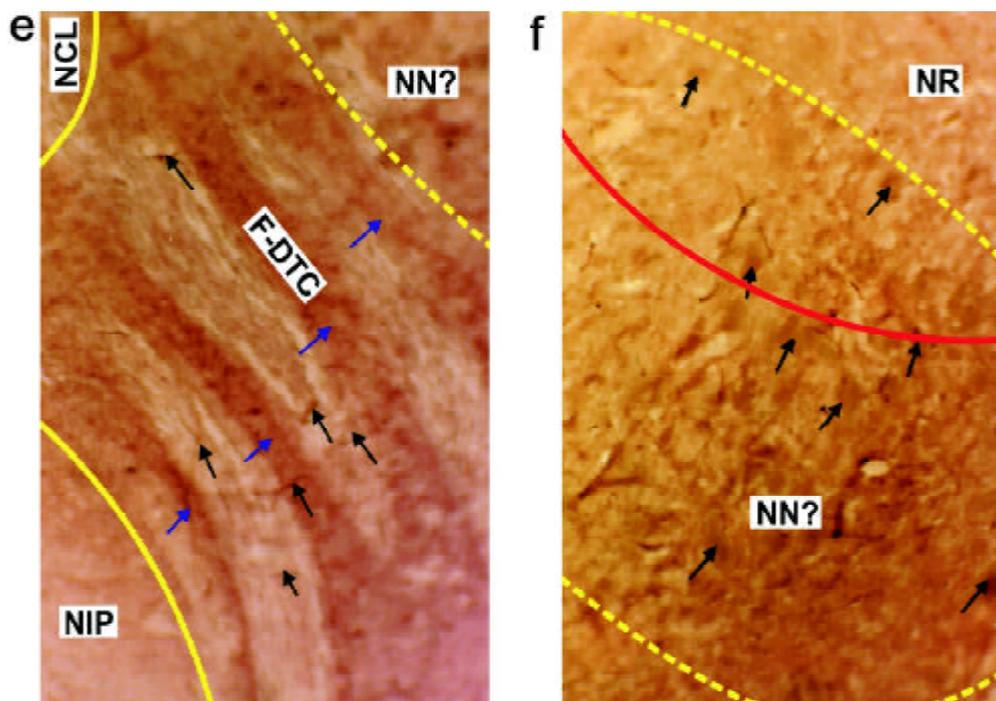
existente entre el NN? y NIP gracias a procesos neuronales que atraviesan las fibras que forman, en el nivel Colículo Inferior, la Decusación Tegmental (DTC). Todas estas relaciones con estructuras vecinas y su naturaleza serotoninérgica, es lo que ha hecho que este posible núcleo nuevo se haya bautizado como Núcleo Nocturno (NN?). En la figura 3 se alcanzan a ver proyecciones en forma sigmoide de los Núcleos Rojos empezándose a decusar entre el NIP y el NN?, lo cual indica que este corte fue hecho en la parte caudal del nivel Colículo Superior y que el NN? se encontraría en la porción caudal del nivel Colículo Superior.

#### Diagramas comprensivos, comparaciones y resultados globales

De acuerdo a lo explicado en el último párrafo de Métodos, se presentan cuatro diagramas comprensivos (2 géneros x 2 niveles mesencefálicos). Además se han pintado las estructuras mesencefálicas que tienen predominancia

de cada neurotransmisor que sigue con cuatro colores distintivos para: serotonina, glutamato, GABA, dopamina y acetil-colina (convenciones de las figura 6, 7, 8 y 9). Se deja sin colorear los tractos y los elementos que presentan diversidad de neurotransmisores sin que predomine uno en especial. Dentro de los Pedúnculos Cerebrales (PC) se han señalado los tres tractos mas importantes que los componen; el Tracto Occipito-Temporo-Pontino (TOTP) ocupa la porción lateral del Pedúnculo Cerebral (PC) de cada lado, el Tracto Piramidal (TP) ocupando la porción central de cada Pedúnculo Cerebral (PC), y el Tracto Frontal Pontino (TFP), el cual ocupa la porción medial de cada Pedúnculo.

Como se explica en Métodos, a partir de las figuras 6, 7, 8 y 9 se obtuvo el porcentaje que ocupa cada estructura en la superficie cada nivel mesencefálico. Para fines comparativo-descriptivos, estos datos se resumen en las Tablas 1, 2, y 3 a continuación.



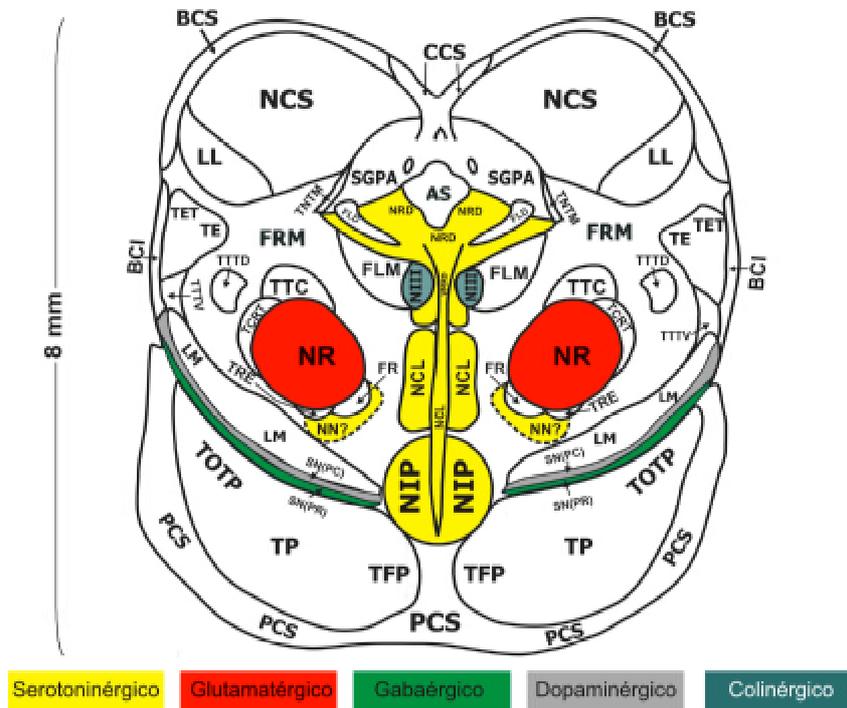
**Figura 5. Acercamientos de la figura 3.** Flechas negras señalan cuerpos o procesos neuronales, y las flechas azules señalan fibras. Las convenciones son las mismas de figuras anteriores (abreviaciones y colores). **e.** Las F-DCT a nivel Colículo Inferior forman la DTC y han sido señaladas por flechas azules. Véanse los segmentos de algunos procesos neuronales que podrían estar comunicando al NIP con NN?. Aumento 10X. **f.** Se señalan algunos somas serotoninérgicos en el putativo núcleo nocturno (NN?) izquierdo. En este acercamiento se alcanzan a ver una porción del NR izquierdo. Aumento 10X.

**Tabla 1. Nivel Colículo Superior.** Porcentaje ocupado por cada estructura mesencefálica observada en *Aotus* y *Homo*.

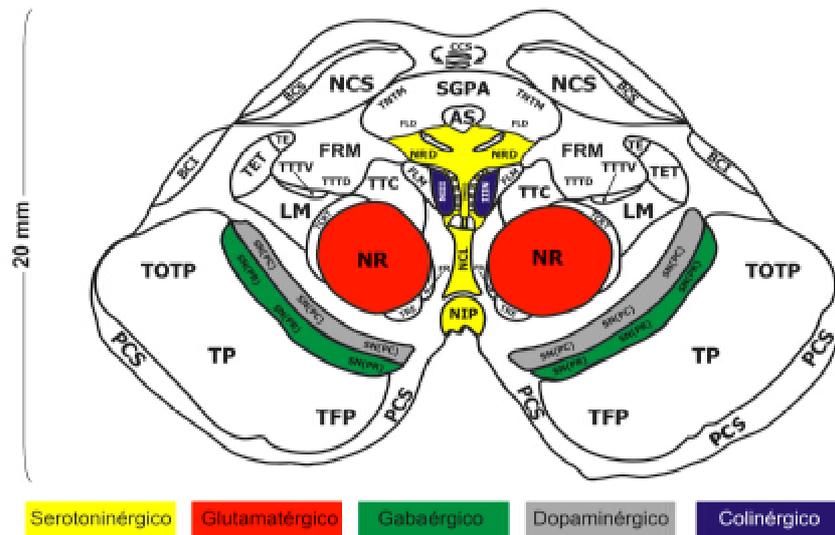
<b>Estructura</b>	<b>Género</b>	<b><i>Aotus</i></b>	<b><i>Homo</i></b>
Brazos de los Colículos Inferiores (BCI)		0.8028	1.2887
Brazos de los Colículos Superiores (BCS)		3.3666	2.1512
Fascículos Longitudinales Mediales (FLM)		1.8128	0.9640
Fascículos Longitudinales Dorsales (FLD)		0.6086	0.1826
Fascículos Retroflexus (FR)		0.6215	0.2232
Formación Reticular Mesencefálica (FRM)		10.9154	13.9168
Lemniscos Laterales (LL)		3.1076	
Lemniscos Mediales (LM)		4.6355	3.4602
Núcleo Caudal Lineal (NCL)		2.3307	0.7103
Núcleos del Colículo Superior (NCS)		14.6964	4.7083
Núcleos del III par craneal (NIII)		0.7510	0.5277
Núcleo Interpeduncular (NIP)		2.6674	0.6697
Núcleos Nocturnos? (NN?)		1.0359	
Núcleo Rafé Dorsal (NRD)		2.8227	1.9381
Núcleos Rojos (NR)		5.8268	8.4120
Pedúnculos Cerebelosos Superiores (PCS)		10.6824	9.1223
Pedúnculos Cerebrales (PC)		18.4514	31.1618
Subnúcleo Ventro-Medial del Rafé Dorsal (VMRD)		0.9452	0.7103
Sustancia Gris Periacueductal (sin Núcleo Rafé Dorsal) (SGPA-NRD)		4.3377	4.0994
Sustancia Negra (SN)		2.4861	8.2699
Tractos Cerebelo-Rubro-Talámicos (TCRT)		1.2301	1.1162
Tractos Espino-Talámicos (TET)		2.2012	1.7352
Tractos Espino-Tectales (TE)		0.5438	0.4160
Tractos Rubro-Espinales (TRE)		0.2849	0.4566
Tractos Tegmentales Centrales (TTC)		1.2301	2.5266
Tractos Trigemino-Talámicos Dorsales (TTTTD)		0.7640	0.5885
Tractos Trigemino-Talámicos Ventrals (TTTTV)		0.5309	0.3653
Tractos y Núcleos Trigeminales Mesencefálicos (TNTM)		0.3108	0.2790

**Tabla 2. Nivel Colículo Inferior.** Porcentaje ocupado por cada estructura mesencefálica observada en *Aotus* y *Homo*.

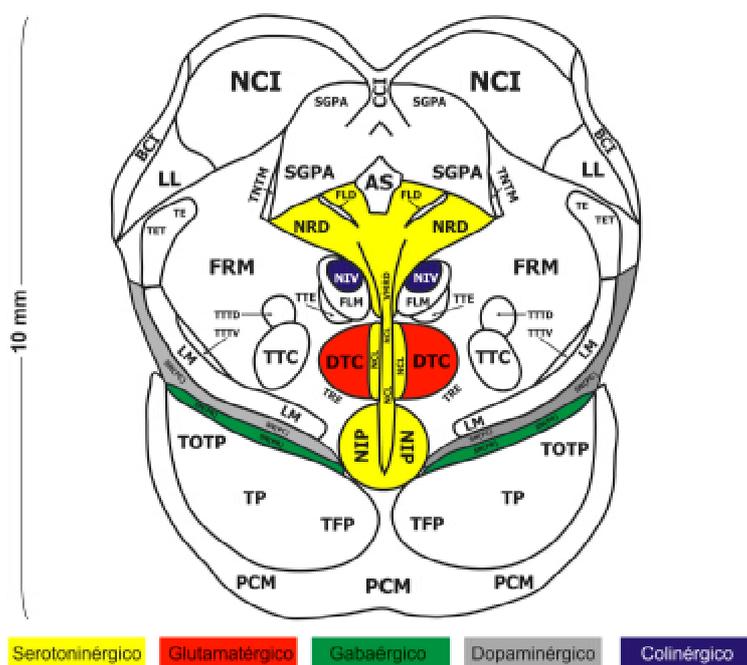
<b>Estructura</b>	<b>Género</b>	<b><i>Aotus</i></b>	<b><i>Homo</i></b>
Brazos de los Colículos Inferiores (BCI)		1.6509	0.9845
Decusación Tegmental Central (DTC)		2.3449	7.0553
Fascículos Longitudinales Mediales (FLM)		0.8728	0.5907
Fascículos Longitudinales Dorsales (FLD)		0.4837	0.2199
Formación Reticular Mesencefálica (FRT)		26.0358	12.9731
Lemniscos Laterales (LL)		2.5237	0.7657
Lemniscos Mediales (LM)		3.3649	3.1722
Núcleo Caudal Lineal (NCL)		1.0095	0.7657
Núcleos del Colículo Inferior (NCI)		10.6204	2.7018
Núcleos del IV par craneal (NIV)		0.6730	0.3282
Núcleo Interpeduncular (NIP)		2.1451	0.6344
Núcleo Rafé Dorsal (NRD)		3.6488	2.1757
Pedúnculos Cerebelosos Medios (PCM)		11.1567	26.9088
Pedúnculos Cerebrales (PC)		15.1840	26.0228
Subnúcleo Ventro-Medial del Rafé Dorsal (VMRD)		1.0095	0.6016
Sustancia Gris Periacueductal (sin Núcleo Rafé Dorsal) (SGPA-NRD)		7.3607	3.5003
Sustancia Negra (SN)		4.2587	4.9223
Tractos Espino-Talámicos (TET)		1.5983	0.6673
Tractos Espino-Tectales (TE)		0.2629	0.6344
Tractos Rubro-Espinales (TRE)		0.2629	0.4375
Tracto Tecto-Espinal (TTE)		0.3365	0.5032
Tractos Tegmentales Centrales (TTC)		1.8297	1.3783
Tractos Trigemino-Talámicos Dorsales (TTTTD)		0.6204	0.3063
Tractos Trigemino-Talámicos Ventrals (TTTTV)		0.3785	0.6782
Tractos y Núcleos Trigeminales Mesencefálicos (TNTM)		0.3680	1.0720



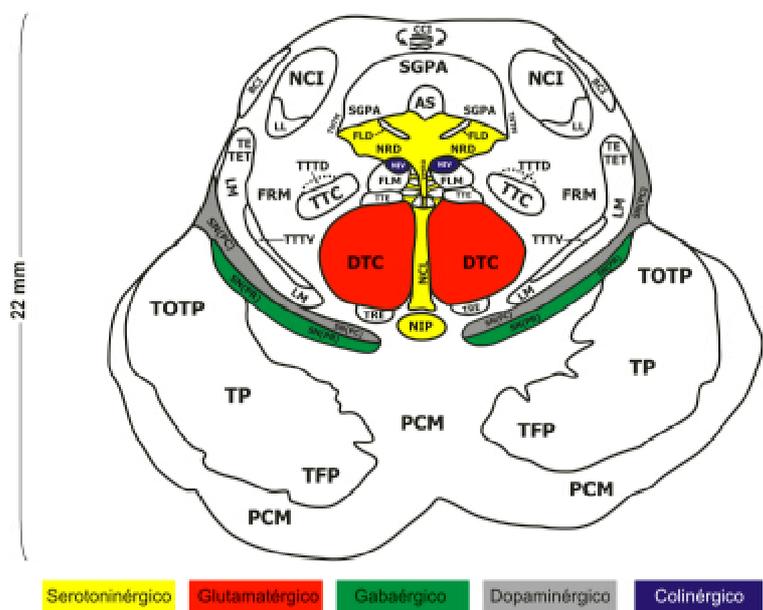
**Figura 6. Diagrama Comprensivo del Colículo Superior de *Aotus*.** Este mapa fue digitalizado, vectorizado y etiquetado en Corel Draw 12. NN? Significaría Núcleo Nocturno, lo cual correspondería al cluster conspicuo de células serotoninérgicas encontradas con la técnica de inmunohistoquímica para serotonina (ver figuras 3, 4 y 5). Pedúnculo Cerebral = TOTP + TP + TFP. Las leyendas de colores indican que neurotransmisor se encuentra predominantemente en los núcleos coloreados en el mapa. Las demás convenciones siguen las de figuras anteriores.



**Figura 7. Diagrama Comprensivo del Colículo Superior de *Homo*.** Este mapa fue digitalizado, vectorizado y etiquetado en Corel Draw 12. Pedúnculo Cerebral = TOTP + TP + TFP. Las leyendas de colores indican qué neurotransmisor se encuentra predominantemente en los núcleos coloreados en el mapa. Las demás convenciones siguen las de figuras anteriores.



**Figura 8. Diagrama Comprensivo del Colículo Inferior de *Aotus*.** Este mapa fue digitalizado, vectorizado y etiquetado en Corel Draw 12. Pedúnculo Cerebral = TOTP + TP + TFP. Las leyendas de colores indican que neurotransmisor se encuentra predominantemente en los núcleos coloreados en el mapa. Las demás convenciones siguen las de figuras anteriores.



**Figura 9. Diagrama Comprensivo del Colículo Inferior de *Homo*.** Este mapa fue digitalizado, vectorizado y etiquetado en Corel Draw 12. Pedúnculo Cerebral = TOTP + TP + TFP. Las leyendas de colores indican que neurotransmisor se encuentra predominantemente en los núcleos coloreados en el mapa. Las demás convenciones siguen las de figuras anteriores.

**Tabla 3.** Total de los porcentajes ocupado por tractos y fascículos, Núcleos observados en *Aotus* y *Homo*, a ambos niveles mesencefálicos (nivel Colículo Superior e Inferior)

Estructura	Género	<i>Aotus</i>	<i>Homo</i>
Tractos y fascículos		46.7997	63.4290
Núcleos (no serotoninérgicos)		44.4960	32.4709
Núcleos serotoninérgicos		8.7042	4.1001

De todas las figuras y tablas mostradas en la sección de los resultados se pueden destacar las siguientes observaciones en el tamaño relativo y disposición de los elementos más típicos del Mesencéfalo:

- El Mesencéfalo humano es más achatado dorso-ventralmente que el de *Aotus*.
- La fosa interpeduncular humana es más grande. En *Aotus* la fosa interpeduncular es prácticamente inexistente.
- Los tractos de *Homo* son más vigorosos especialmente los Pedúnculos Cerebrales. El total de área ocupada en el mesencéfalo por lo tractos y fascículos de *Homo* es 16.63% mayor que la ocupada por los tractos y fascículos de *Aotus*. Esta diferencia se nota especialmente en los PC, los cuales son más anchos en sentido dorso-ventral en *Homo*.
- En términos generales los núcleos mesencefálicos son relativamente más grandes en *Aotus* que en *Homo* (diferencia de 16.63%). Esta diferencia es especialmente notable en los Núcleos de los Colículos. Sin embargo, teniendo en cuenta ambos niveles mesencefálicos, los NR y SN son de mayor tamaño en *Homo* (2.59% de diferencia para los primeros y 6.45% de diferencia para la segunda).
- Los núcleos mesencefálicos del Nervio Oculomotor o III par Craneal y Nervio Troclear o IV par craneal (NIV) son más grandes en *Aotus* (0.22% de diferencia para los primeros y 0.35% para los segundos).
- Los NCS de *Aotus* son relativamente más grandes que los de *Homo* (9.99% de diferencia). Son tan grandes los NCS de *Aotus*, que en este género los brazos de los colículos superiores se ven desplazados hacia el límite dorsal del mesencéfalo, lo cual no ocurre en *Homo*. Los NCS de *Aotus* son mas grandes que sus NCI encontrándose en este sentido una diferencia de 4.08%, en cambio en *Homo* los NCS son apenas 2% más grandes que sus NCI. Los NCI de *Aotus* son 7.92% más grandes que los de *Homo*.
- Los Núcleos Serotoninérgicos son más grandes en *Aotus* que en *Homo* (4.6% de diferencia). La principal diferencia en cuanto a tamaño la presenta el NIP, este es 3.5% mas grande en *Aotus*, tomando en cuenta ambos niveles. Tomando en cuenta esta última salvedad, también se observa que el NCL es mas ancho en *Aotus* que en *Homo*, siendo este núcleo 1.86% mayor en el primer que en el segundo género; mientras que el NRD y el VMRD son respectivamente 2.35% y 0.64% mas grandes en *Aotus*. Otra diferencia evidente es la forma como el NRD y sobre todo su VMRD se relaciona con sus estructuras vecinas a su borde ventral (FLM, NIII y IV, y el borde dorsal del NCL).
- Pero como ya se dijo, la principal diferencia en cuanto a los núcleos serotoninérgicos mesencefálicos entre *Aotus* y *Homo*, es la posible presencia del NN? en posición ventromedial a los NR en el nivel Colículo Superior del primate nocturno (*Aotus*).

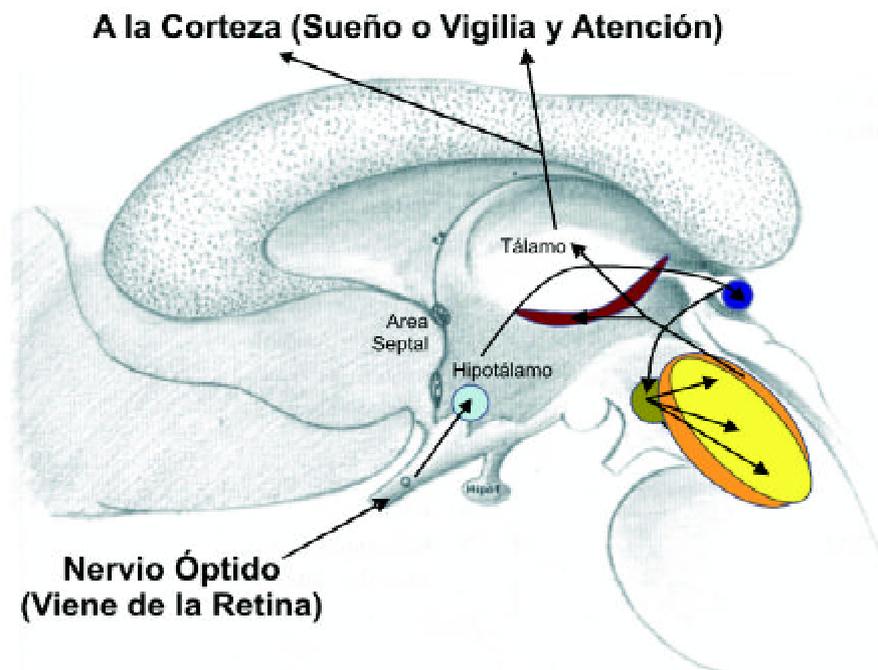
### Discusión y conclusiones

De los resultados obtenidos con la Histología Convencional (Hematoxilina-Eosina), se puede concluir que aunque el mesencéfalo de *Homo* es más ancho, el de *Aotus* posee núcleos relativamente más grandes (exceptuando los NR y la SN) y por otro lado *Homo* posee tractos y fibras más vigorosas. El achatamiento que sufre el tallo humano puede ser la consecuencia de tener un telencéfalo más grande. La corteza cerebral, especialmente la humana, ha tenido un desarrollo evolutivo que la ha hecho crecer con mayor rapidez que el cráneo y el resto de las estructuras encefálicas, por lo cual estas últimas, entre ellas el tallo, han tenido que irse acomodando en un espacio cada vez menor (Kahle *et al.*, 2002). Los núcleos rojos participan en la regulación motora y del equilibrio, principalmente por sus conexiones con el cerebelo (Hendelman, 2006; Latash, 2008; Monkhouse, 2001). Con respecto a *Aotus*, el mayor tamaño de los Núcleos Rojos de *Homo* puede deberse a que la regulación motora y del equilibrio en este último género es mas compleja debida al bipedalismo (Hammer, 2007). En cuanto al mayor tamaño de los NCS, NCI, NIII y del NIV de *Aotus*, se propone que esto podría estar relacionado con reflejos oculo y acústico-motores

más eficientes en este primate nocturno. El mayor tamaño del NCS en *Aotus*, esta en relación con el mayor tamaño de los ojos de este primate, resultado de sus adaptaciones a la visión nocturna (Bowers & Kremers, 2005). Pero la diferencia más importante entre *Aotus* y *Homo* observada aquí sería el posible NN? observado para el cébido. Como ya se dijo, este núcleo no está descrito en la literatura para *Homo* (Paxinos & Mai, 2004). Como se ya se mostró, por su posición el NN? de *Aotus*, establecería relaciones con el TRE, FR, NIP y FRM. Son las relaciones del NN? con las últimas tres estructuras, las que serían relevantes en cuanto a la regulación de los ciclos sueño-vigilia. Estas tres estructuras (FR, NIP y FRM) son parte integral de los circuitos reguladores del sueño destacados en la figura 10 (Aston-Jones et al., 2001; Culebras, 1992; Joseph, 1996; Escobar & Pimienta, 2006; Paxinos & Mai, 2004).

En un mamífero diurno, el sueño lo produce principalmente, además del cansancio, la llegada de la noche, la cual es percibida por la retina. Esta información se transmite hasta la glándula pineal o epífisis (Norman & Hayward, 2004). Esta estructura, es parte de lo que se llama el com-

plejo pineal, compuesto por cuatro estructuras (Björn, 2007; Kardong, 2006): paráfisis, saco dorsal, órgano pineal (ausente en mamíferos) y epífisis; por lo cual de ahora en adelante se usará el término complejo pineal, para incluir las estructuras inmediatamente vecinas a la glándula pineal, que puedan estar ayudando a regular el sueño. El complejo pineal tenía funciones de recepción de luz en los primeros vertebrados ya que este órgano incluía a los dos ojos dorsales que poseían peces agnados extintos [mediados de los períodos Silúrico (450 ma) hasta el Devónico (360 ma) de la era paleozoica (Dixon, et al., 1990; Joseph, 1996; Hall et al., 2007; Kardong, 2006; Pough et al., 2004)]. El complejo pineal varía mucho entre los grupos de vertebrados, y aunque en algunos todavía contiene estructuras desarrolladas y/o con funciones visuales (lampreas, elasmobranchios, anuros, el lagarto *Sphenodon*) en otros es vestigial (Aves y mamíferos) e incluso en un mismo grupo, puede variar mucho (Kardong, 2006). Esto puede ayudar a explicar porque el complejo pineal (el cual funciona con un neurotransmisor parecido a la serotonina, llamado melatonina), es importante para regular aspectos del comportamiento que estén influidos por los ciclos luz-os-



**Figura 10. Representación Esquemática de Partes Clave del Circuito Regulador del Sueño.** Núcleo Supraquiasmático (punto gris), Complejo Pineal (Óvalo Morado). Núcleo Interpeduncular (verde), Rafé Telencefálico (Caudal lineal, dorsal y medio, óvalo amarillo), Formación Reticular del Tallo (Óvalo Amarillo), Núcleo Reticular del Tálamo (Vinotinto). Figura hecha principalmente a partir de Aston-Jones et al. (2001), Culebras (1992), Joseph (1996b), Escobar & Pimienta (2006), Paxinos & Mai (2004).

curidad, como son el ciclo circadiano (**Pandi-Perumal & Cardinali, 2007; Shives, 2007**), los ciclos reproductivos (**Johnson & Everitt, 2007**) y las migraciones estacionales en animales como las aves y mamíferos (**Rozhok, 2008; West-Eberhard, 2003**).

Por lo que se sabe en humanos, la información de las condiciones lumínicas externas llegan entonces al NIP en el mesencéfalo desde la pineal, a través del complejo habenular y FR (**Gray et al., 2005; Norman & Hayward, 2004**). El NIP transmite esta información a la Formación Reticular del Tallo (FRT) pasándola por los Núcleos del Rafé. Y es la FRT el principal núcleo, en cuanto a regulación del sueño se refiere, en el tallo cerebral (**Joseph, 1996; Norman & Hayward, 2004; Soares & Young, 2007; Steriade & McCarley, 2005**). Esta se encarga de estimular a la mayoría de Núcleos Talámicos (i.e. intralaminares) y de inhibir al Núcleo Reticular del Tálamo (NRT), principalmente a través del TTC, para mantener al individuo despierto, o disminuye la estimulación sobre la mayoría de Núcleos Talámicos y excita al NRT para inducir sueño (**Steriade & McCarley, 2005**). Los Núcleos Intralaminares y el NRT establecen un extenso conjunto de relaciones recíprocas con la corteza cerebral (**Yudofsky & Hales, 2007**), de modo que cuando estos núcleos están “desestimulados” por parte de la FRT, pueden inducir sueño en la corteza (el NRT es inhibido cuando se encuentra estimulado por parte de la FRT y/o por parte de la Corteza, teniendo como resultado de esta situación a un individuo despierto). De hecho **Steriade & McCarley (1990)** proponen que este proceso es más pasivo que activo, ya que disminuciones en la actividad colinérgica y serotoninérgica de la FRT hacen que la actividad talámica disminuya y la actividad del NRT aumente, produciéndose de esta manera disparos en salva o «husos» por parte de este último núcleo talámico, produciéndose así el sueño. Teniendo en cuenta que cualquier información que llegue a la corteza desde el propio cuerpo o del exterior (exceptuando la información olfativa) debe ser pasar por el Tálamo (**Godefroy & Bogousslavsky, 2007; Golan et al., 2008**), éste y especialmente su NRT se convierten en un filtro de la información que puede llegar a la corteza cerebral (**Butkov & Lee-Chiong, 2007**). Cuando el NRT esta inactivado hay paso considerable de información, especialmente visual y auditiva, a la corteza a través del Tálamo. Cuando el NRT, empieza a funcionar en salvas (producción de «husos» por parte del núcleo reticular del tálamo, según **Joseph, 1996**), la información empieza a llegar a la corteza en forma fragmentaria, a la vez que el individuo se empieza a dormir. El disparo en salvas por parte del NRT se produce porque este empieza a tener pequeños períodos de excitación intercalados por pequeños períodos silentes; los períodos de excitación empiezan gradual-

mente a dominar sobre los períodos de inhibición, hasta que llega el momento que el individuo se duerme, empezando el sueño con la fase No-REM, caracterizada por ondas encefalográficas sincrónicas, falta de movimiento en los ojos, y falta de sueños. La fase NoREM es promovida por neuronas norepinefrinérgicas del Locus Coeruleus (**Soares & Young, 2007; Steriade, 2003**) y neuronas serotoninérgicas de los Núcleos del Rafé (**Chisholm-Burns et al., 2008; White, 2008**). En humanos, aproximadamente 90 minutos después estas neuronas han disminuido su actividad y empieza la fase REM del sueño promovida por la actividad de neuronas colinérgicas y serotoninérgicas de la FRT (**Hobson, 1992; Pace-Schott et al., 2003; Steriade & McCarley, 2005**); la fase REM del sueño se caracteriza por movimientos rápidos de los ojos (REM=Rapid Eye Movement), ondas electroencefalográficas asincrónicas, y presencia de sueños (**Ayers et al., 2007; Norman & Hayward, 2004; Yudofsky & Hales, 2007**). La presencia de estos últimos se posibilita por la actividad de la FRT, la cual inhibe (pero no tan prominentemente cómo cuando se esta despierto) el NRT, posibilitando de esta forma que las ondas Ponto-genículo-occipitales originadas en la FRT, lleguen a la corteza, como impulsos sensoriales que producen sueños (**Norman & Hayward, 2004; Pace-Schott et al., 2003; Shneerson, 2005; Siegel et al., 2005**). A la vez que la FRT inhibe al NRT durante la fase REM del sueño, sus proyecciones serotoninérgicas descendentes inhiben los núcleos y tractos motores del Tallo, evitándose así que el individuo actúe sus sueños con movimientos bruscos que le puedan producir lesiones (**Siegel et al., 2005**). La fase REM también dura unos 90 minutos, al final de la cual las neuronas serotoninérgicas y colinérgicas de la Formación Reticular han disminuido su actividad, cediendo paso a la actividad de las neuronas norepinefrinérgicas del Locus Coeruleus y Serotoninérgicas de los Núcleos del Rafé, comenzando así otra fase No-REM (**Bazil et al., 2002; Rotenberg, 2006**); así a lo largo de la noche se van intercalando la fase REM y no-REM cada 90 minutos aproximadamente (**Fatemi & Clayton, 2008**).

Para la propuesta que sigue, faltaría tener en cuenta que los componentes de los circuitos reguladores del sueño destacados en la figura 10 (**Aston-Jones et al., 2001; Culebras, 1992; Joseph, 1996; Escobar & Pimienta, 2006; Paxinos & Mai, 2004**) deben de estar excitados cuando un mamífero diurno está despierto y alerta. Por lo tanto se puede decir que la luz excita dicho circuito. Ha de recordarse también que cuando una neurona excitadora es influenciada por una neurona inhibidora, el resultado final es inhibición (**Buijjs et al., 2006**), igualmente cuando una neurona inhibidora es inhibida el resultado es excitación

(Lytton, 2002; Pritchard & Alloway, 1999). Estos son los llamados “switches” y según Buijjs *et al.*, (2006) ofrecen muchas posibilidades para que los sistemas nerviosos centrales señalicen diferente tipo de actividad en el tiempo en mamíferos nocturnos y diurnos. ¿Entonces qué pasaría si la vía de la figura 10 tuviera un núcleo adicional, por ejemplo entre el FR y NIP?

**Una Propuesta:** es muy probable que el conglomerado de células serotoninérgicas que aquí ha sido putativamente llamado Núcleo Nocturno (NN?) y que se encuentra ubicado en la FRM en posición ventromedial a los NR sean de normal ocurrencia, pues neuronas serotoninérgicas de la formación reticular del tallo participan en el control motor (Shumway-Cook & Woollacott, 2007) y en el control del sueño (Monti *et al.*, 2008). Aunque faltarían estudios para confirmar la existencia del NN?, ¿qué tal que por la conspicuidad de las neuronas serotoninérgicas observadas aquí (Figuras 3, 4c, 4d y 5f), este realmente existiera? Esto abriría un amplio espectro de posibilidades sobre la evolución del sueño en mamíferos, las cuales se discuten, entre otras cuestiones, y de forma teórica, a continuación.

Siguiendo con las posibilidades que según Buijjs *et al.* (2006) abren la presencia de los switches explicados, ¿qué pasaría si existiese un núcleo adicional (NN?) entre el FR y el NIP que cambiase la naturaleza excitadora de la luz del día sobre los CRS a un efecto inhibitorio sobre el Tálamo y la Corteza Cerebral; y hacer que las señales inhibitorias producidas sobre este circuito por la falta de luz en la noche, se conviertan en señales excitadoras sobre las mismas dos estructuras prosencefálicas. Esto es lo que podría estar pasando en *Aotus* y en otros mamíferos nocturnos. Pero esta situación no sería exclusiva de *Aotus*, ya que los primeros mamíferos y los primeros primates también tuvieron hábitos nocturnos (Gloor, 1997; Joseph, 1996; Kemp, 2005; Pough *et al.*, 2004). Es probable que durante los orígenes de los mamíferos en el período Triásico (248 a 208 ma; Crampton, 2007; Kardong, 2006; Pough *et al.*, 2004; Seward, 2007) este grupo zoológico haya desarrollado adaptaciones nocturnas para no competir o ser predados por el grupo dominante del momento: los arcosaurios dinosaurios (Sternberg & Kaufman, 2002). Por lo tanto se podría decir que el NN? sería plesiomórfico para los mamíferos.

Entonces, en conclusión, tenemos que los mamíferos descienden de terápsidos diurnos (Dawkins & Wong, 2004; Pough *et al.*, 2004; Sternberg & Kaufman, 2002) y que siendo *Aotus* el único primate simiiforme (antropoideo) nocturno (de-Arsuaga *et al.*, 2006; Ford, 1994) se concluye que este género desciende de un primate diurno; ¿Qué relación tienen estos hechos con la probable existencia un

núcleo serotoninérgico que promueva los hábitos nocturnos en *Aotus* y probablemente en otros mamíferos nocturnos? Teniendo en cuenta el principio de la parcelación y la conservación de la topología (Gloor, 1997; Bock & Goode, 2007; Wolpert, 2000), el cual postula que las diferencias morfológicas encontradas en los seres vivos se deben a la modificación de estructuras pre-existentes respetando el diseño y relaciones topológicas originales, se propone que este núcleo puede ser el resultado de una extensión lateral del Caudal Lineal y/o del Núcleo Interpeduncular. Así como la neotenia prolonga el período proliferativo de las células que van a formar la corteza cerebral de modo que cuando estas células terminen su migración, se obtiene una corteza relativamente mas gruesa en algunos grupos (como los humanos por ejemplo: Becker, 2003; Tucker, 2007), un proceso parecido podría hacer que en los grupos de mamíferos nocturnos la cantidad de células que se produzcan en la zona medial del tallo sea mayor, produciéndose Núcleos del Rafé relativamente gruesos, NIP con tamaño apreciable y un núcleo serotoninérgico (NN?) que promueva los hábitos nocturnos. Todos estos caracteres fueron encontrados en *Aotus*. De esta forma, los primeros mamíferos pudieron haber desarrollado a partir de material pre-existente (Núcleos del Rafé y NIP), un núcleo adicional en el circuito regulador del sueño (Aston-Jones *et al.*, 2001; Culebras, 1992; Joseph, 1996; Escobar & Pimienta, 2006; Paxinos & Mai, 2004), que les permitiera cambiar su actividad a la noche para relajar competencia, como ya se dijo, con los arcosaurios dominantes del triásico (Sternberg & Kaufman, 2002). En las especies de mamíferos que volvieron a ser activos de día, como la línea de los primates simiiformes, este proceso podría no llevarse a cabo, evitándose de esta forma el desarrollo de este NN?, cuyas «instrucciones para su construcción” estarían entonces presentes en el genoma de todos los mamíferos. Así la ocurrencia ó no de este proceso que aumenta la cantidad de células serotoninérgicas en el centro del tallo, le podría permitir a diferentes líneas de mamíferos tener hábitos nocturnos ó diurnos, sin importar si el ancestro de la línea en cuestión es diurno ó nocturno. Como ya se dijo este sería el caso de *Aotus*.

Como se dijo antes, la fase No-REM del sueño es promovida principalmente por neuronas serotoninérgicas (Soares & Young, 2007; Steriade, 2003) de los Núcleos del Rafé y neuronas norepinefrinérgicas del Locus Coeruleus (Chisholm-Burns *et al.*, 2008; White, 2008). En cambio la fase REM del sueño es promovida por la actividad de neuronas colinérgicas y serotoninérgicas de la FRT (Hobson, 1992; Pace-Schott *et al.*, 2003; Steriade & McCarley, 2005). Por lo tanto mamíferos con Núcleos del Rafé relativamente gruesos como los de *Aotus* podrían te-

ner una proporción menor de sueño REM que mamíferos con Núcleos del Rafé relativamente delgados como los de *Homo*. Si lo expuesto con relación a la filogenia del NN? y los hábitos de sueño es cierto, se esperaría entonces que las especies de mamíferos nocturnos como *Aotus*, tuvieran también NN? y Núcleos del Rafé relativamente gruesos y por lo tanto una proporción de sueño REM menor que los mamíferos diurnos. Por lo tanto, ya que los primeros mamíferos fueron nocturnos se esperaría que estos tuvieran poco sueño REM. A este respecto **Shiromani & Schwartz** (1995) explican que el equidna (Monotremata: Tachyglossidae: *Tachyglossus*), un mamífero generalizado, no tiene la fase REM del sueño.

**Recomendaciones:** la existencia del Núcleo Nocturno y su modo de acción en el Circuito Regulador del Sueño de los mamíferos nocturnos como *Aotus*, debe ser confirmada con estudios neuroanatómicos y neurofisiológicos, donde se examine el mesencefalo y la arquitectura del sueño de mamíferos con diferentes grados de derivación y diferentes hábitos circadianos. La caracterización neuroanatómica y embriológica de mesencefalos de mamíferos generalizados como el ornitorrinco (Monotremata: Ornithorhynchidae: *Ornithorhynchus*) o el equidna (Monotremata: Tachyglossidae: *Tachyglossus* y *Zaglossus*), y de mamíferos nocturnos derivados como los murciélago (Chiroptera) podría brindar mas datos sobre las características ontogénicas y filogenéticas de este núcleo, si existe. Sería interesante también explorar el mesencefalo de un ave, para involucrar a los dinosaurios como "outgroup" en esta filogenia del sueño y el tallo cerebral.

**Material suplementario:** además de las placas mostradas en este artículo, entrando a <http://sites.google.com/site/juanferduque/mesencefalo-aotus-vs-homo-suplemento/>, se puede acceder también a otras placas correspondientes a cortes mesencefálicos de *Aotus* teñidos con la técnica de hematoxilina-eosina y a cortes mesencefálicos de *Homo* y de *Aotus* teñidos con la técnica de inmunohistoquímica para serotonina, no incluidos en este artículo. Estas placas hacen parte de la tesis de la cual se derivó este artículo, y a la misma también se puede acceder desde la página web acabada de mencionar.

#### Agradecimientos

El autor de este artículo quisiera agradecerles a sus padres, particularmente a su papá Álvaro Duque Donoso-MVz, fallecido recientemente, por el indeclinable amor al estudio inculcado durante toda su vida. Se le agradece a los Drs. Martha Isabel Escobar y Hernán José Pimienta del Centro de Estudios Cerebrales, de la Facultad de Salud de la Universidad del Valle, por haber sido unos excelentes

profesores y guías durante del desarrollo de la tesis de la cual el presente artículo es una obra derivada. Se le agradece al personal del Laboratorio de Histología del Departamento de Morfología y del Instituto de Inmunología de la Facultad de Salud, de la Universidad del Valle, por el apoyo prestado durante la realización de la fase de laboratorio de este trabajo.

#### Literatura citada

- Affi A.K. & R.A. Bergman.** 2005. Functional Neuroanatomy: Text and Atlas. McGraw-Hill Professional, 550 pp.
- Alger B.E. & H. Möhler.** 2001. Pharmacology of GABA and Glycine Neurotransmission. Springer, 413 pp.
- Arslan, O.** 2001. Neuroanatomical Basis of Clinical Neurology. CRC Press 422 pp.
- Arvidsson U., Cullheim S., Ulfhake B., Ramirez V., Dagerlind A., Luppi P. H., Kitahama K. Jouvét M., Terenius L., & K. Aman.** 1992. Distribution of Enkephalin and its Relation to Serotonin in Cat and Monkey Spinal Cord and Brain Stem. Synapse 11(2): 85-104.
- Aston-Jones G., Chen S., Zhu Y. & M.L. Oshinsky.** 2001. A Neural Circuit for Circadian Regulation of Arousal. Nat Neurosci 4(7): 732-738.
- Ayers S., Baum A., McManus C. & S. Newman, K. Wallston.** 2007. Cambridge Handbook of Psychology, Health and Medicine. Cambridge University Press, 968 pp.
- Bazil C.W., Malow B.A. & M.R. Sammaritano.** 2002. Sleep and Epilepsy: The Clinical Spectrum. Elsevier Health Sciences, 390 pp.
- Becker, C.J.** 2003. A Modern Theory of Evolution. iUniverse, 392 pp.
- Björn L.O.** 2007. Photobiology: The Science of Life and Light. Springer, 684 pp.
- Bock G. & J.Goode.** 2007. Tinkering: The Microevolution of Development. John Wiley and Sons, 289 pp.
- Bolam, J.P.** 1993. Experimental Neuroanatomy: A Practical Approach. Oxford University Press, 296 pp.
- Borjigin J., Wang M.N & S.H., Snyder.** 1995. Diurnal Variation in mRNA Encoding Serotonin N-acetyltransferase in Pineal Gland. Nature 378 (6559): 783-785.
- Bowers D. & J. Kremers.** 2005. The Primate Visual System: A Comparative Approach. John Wiley and Sons, 382 pp.
- Buijjs R.M., Scheer F.A., Kreier F, Yi C., Bos N., V.D. Goncharuk & A. Kalsbeek.** 2006. Organization of Circadian Functions: Interactions with the Body. Pp 341-360. En Hypothalamic Integration of Energy Metabolism: Proceedings of the 24th International Summer School of Brain Research (Kalsbeek A., Fliers E., Hofman M.A., Swaab D.F., Van-Someren E.J.W. & R.M. Buijjs eds.) Elsevier, 413 pp.
- Butkov N. & T.L. Lee-Chiong.** 2007. Fundamentals of Sleep Technology. Lippincott Williams & Wilkins, 710 pp.

- Büttner-Ennever J.A., Cohen B., Pause M., & W. Fries.** 1988. Raphe Nucleus of the Pons Containing Omnipause Neurons of the Oculomotor System in the Monkey, and its Homologue in Man. *J Comp Neurol* 267(3): 307-321.
- Cardinali D.P. & S.R. Pandi-Perumal.** 2005. Neuroendocrine Correlates of Sleep/wakefulness. Springer, 627 pp.
- Cela-Conde C.J. & F.J. Ayala.** 2007. Human Evolution: Trails from the Past. Oxford University Press. 432 pp.
- Chisholm-Burns M.A., Chisholm M.A., Wells B.G., Schwinghammer T.L., Malone P.M., Kolesar J.M., Rotschafer J.C. & J.T. DiPiro.** 2008. Pharmacotherapy Principles & Practice. McGraw-Hill Professional, 1671 pp.
- Chung J.M., Kevetter G.A., Yeziarski R.P., Haber H.L., Martin R.F. & W.D. Willis.** 1983. Midbrain Nuclei Projecting to Medulla Oblongata in The Monkey. *J Comp Neurol* 214(1): 93-102.
- Crampton, H.E.** 2007. The Doctrine of Evolution: Its Basis and Its Scope. BiblioBazaar LLC, 252 pp.
- Culebras, A.** 1992. Neuroanatomic and Neurologic Correlates of Sleep Disturbances. *Neurology* 42(suppl. 6): 19-27.
- Dahlström A. & K. Fuxe.** 1964. Evidence for the Existence of Monoamine-Containing Neurons in the Central Nervous System. I. Demonstration of Monoamines in the Cell Bodies of Brain-Stem Neurons. *Acta Physiol Scand Suppl.* 232: 1-55.
- Dawkins R. & Y.Wong.** 2004. The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution. Houghton Mifflin Books, 673 pp.
- de-Arsuaga J.L., Martínez I., Antón M. & R. Gomme.** 2006. The Chosen Species: The Long March of Human Evolution. Blackwell Publishing, 284 pp.
- Dixon D., Cox B., Savage R.J.G., Gardiner B.** 1990. Enciclopedia de Dinosaurios y Animales Prehistóricos. Encuentro Editorial, 312 pp.
- Escobar M.I. & H.J. Pimienta.** 2006. Sistema Nervioso. Editorial Universidad del Valle, Cali-Colombia. 420 pp.
- Fatemi S.H. & P.J. Clayton.** 2008. The Medical Basis of Psychiatry. Springer, 775 pp.
- Fink G.** 2000. Encyclopedia of Stress. Academic Press, 811 pp.
- Fix J.D.** 2007. BRS neuroanatomy. Board Review Series. Philadelphia, Pa. Lippincott Williams & Wilkins. 480 pp.
- Ford S. M.** 1994. Taxonomy and distribution of the owl monkey. Pp. 1 - 56. En: *Aotus: The owl monkey*. 1994. (Baer J.F., Weller R.E. & I.Kakoma eds.) Academic Press, 380 pp.
- Gaspar, P., Heizmann C.W. & J.H. Kaas.** 1993. Calbindin D-28K in The Dopaminergic Mesocortical Projection of a Monkey (*Aotus trivirgatus*). *Brain Res* 603(1): 166-172.
- Gloor, P.** 1997. The Temporal Lobe and Limbic System. Oxford University Press, New York. 865 pp.
- Godefroy O. & J. Bogousslavsky.** 2007. The Behavioral and Cognitive Neurology of Stroke. Cambridge University Press, 648 pp.
- Golan D.E., Tashjian A.H. & A.W. Armstrong.** 2008. Principles of Pharmacology: The Pathophysiologic Basis of Drug Therapy. Lippincott Williams & Wilkins, 985 pp.
- Graham J., Lin C.S. & J.H. Kaas.** 1979. Subcortical Projections of Six Visual Cortical Areas In The Owl Monkey, *Aotus trivirgatus*. *J Comp Neurol* 187(3): 557-580.
- Gray H., Standring S., Ellis H., Collins P., Berkovitz B.K.B. & C. Wigley.** 2005. Gray's Anatomy: The Anatomical Basis of Clinical Practice. Elsevier Churchill Livingstone, 1627 pp.
- Gupta B.B., Seidel A., Spessert R., Buttner W., Klauke N., Spanier J., Weber A., Ziemer D. & L. Vollrath.** 1992. In Vitro Effects of Putative Neurotransmitters on Synaptic Ribbon Numbers and N-acetyltransferase Activity in the Rat Pineal Gland. *J Neural Transm Gen Sect* 89(3): 167-178.
- Hall B.K., Strickberger M.W. & B. Hallgrímsson.** 2007. Strickberger's Evolution: The Integration of Genes, Organisms and Populations. Jones & Bartlett Publishers, 760 pp.
- Halliday G. M. & Tork I.** 1986. Comparative Anatomy of the Ventromedial Mesencephalic Tegmentum In The Rat, Cat, Monkey and Human. *J Comp Neurol* 252(4): 423-445.
- Hammer, W.I.** 2007. Functional Soft Tissue Examination and Treatment by Manual Methods. Jones & Bartlett Publishers, 775 pp.
- Heilman, K.M. & E. Valenstein.** 2003. Clinical Neuropsychology. Oxford University Press US, 744 pp.
- Hendelman, W.J.** 2006. Atlas of Functional Neuroanatomy. 270 pp.
- Hobson, J. A.** 1992. Sleep And Dreaming Induction and Mediation of REM Sleep by Cholinergic mechanisms. *Curr Opin Neurobiol* 2(6): 759-763.
- Hornung, J.P.** 2003. The Human Raphe Nuclei and the Serotonergic System. *J Chem Neuroanat* 26(4): 331-343.
- Inglis W.L. & P. Winn.** 1995. The Pedunculopontine Tegmental Nucleus Where the Striatum Meets the Reticular Formation. *Prog Neurobiol* 47(1): 1-29.
- Jacobs B.L & E.C. Azmitia.** 1992. Structure and Function of the Brain Serotonin System. *Physiol Rev* 72: 165-229.
- Johnson M.H. & B.J. Everitt.** 2007. Essential Reproduction. Blackwell Publishing, 316 pp.
- Joseph, R.** 1996. Neuropsychiatry, Neuropsychology and Clinical Neuroscience. Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland, EUA. 863 pp.
- Kahle, W., Platzer W., Frotscher M. & H. Leonhardt.** 2002. Color Atlas and Textbook of Human Anatomy: In Three Volumes. Thieme Medical Publishers, 420 pp.
- Kardong, K.V.** 2006. Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. McGraw-Hill Higher Education, 782 pp.
- Kemp T. S.** 2005. The Origin and Evolution of Mammals. Oxford biology. Oxford University Press. 344 pp.
- Latash, M.L.** 2008. Neurophysiological Basis of Movement. Human Kinetics Press, 427 pp.
- Lee-Chiong, T.L.** 2008. Sleep Medicine: Essentials and Review. Oxford University Press US, 720 pp.

- Lessa N.R. & W.F. Scanlon.** 2006. Substance Use Disorders: Substance Use Disorders. John Wiley & Sons, 312 pp.
- Lin J. S., Hou Y., Sakai K. & M. Jouvet.** 1996. Histaminergic Descending Inputs to the Mesopontine Tegmentum and Their Role in the Control of Cortical Activation and Wakefulness in The Cat. *J Neurosci* 16(4): 1523-1537.
- Lytton, W.W.** 2002. From Computer to Brain: Foundations of Computational Neuroscience. Springer, 363 pp.
- Marcolin, M.A. & F. Padberg.** 2007. Transcranial Brain Stimulation for Treatment of Psychiatric Disorders Karger Publishers, 230 pp.
- Michael-Titus A., Revest P., Shortland P. & R. Britton.** 2007. The Nervous System: Basic Science and Clinical Conditions. Elsevier Health Sciences. 371 pp.
- Monkhouse, S.** 2001. Clinical Anatomy: A Core Text with Self-assessment. Elsevier Health Sciences, 336 pp.
- Monti J.M., Pandi-Perumal S.R., Jacobs B.L. & D.J. Nutt.** 2008. Serotonin and Sleep: Molecular, Functional and Clinical Aspects. Springer. 621 pp.
- Norman W.N. & L.F. Hayward.** 2004. The neurobiology of Sleep. Pp. 38-55, En *Clinical Sleep Disorders: The Basics* (P.R. Carney, R.B. Berry & J.D. Geyer, eds.). Lippincott Williams & Wilkins, 500 pp.
- Newman D. B. & C. Y. Ginsberg.** 1994. Brainstem Reticular Nuclei That Project to The Thalamus in Rats: A Retrograde Tracer Study. *Brain Behav Evol* 44(1): 1-39.
- Ouichou A., Zitouni M., Raynaud F., Simonneaux V., Gharib A. & P. Pevet.** 1992. Delta-Sleep-Inducing Peptide Stimulates Melatonin, 5-methoxytryptophol and Serotonin Secretion from Perfused Rat Pineal Glands. *Biol Signals* 1(2):65-77.
- Pace-Schott E.F., Solms M., Blagrove M. & S. Harnad.** 2003. Sleep and Dreaming: Scientific Advances and Reconsiderations. Cambridge University Press, 374 pp.
- Pandi-Perumal S.R. & D.P. Cardinali.** 2007. Melatonin: From Molecules to Therapy. Nova Publishers, 906 pp.
- Paxinos, G. & J.K. Mai.** 2004. The Human Nervous System. Elsevier Academic Press, 1366 pp.
- Pough F.H., Janis C.M. & J.B. Heiser.** 2004. Vertebrate Life. Prentice Hall PTR, 752 pp.
- Pritchard T.C. & K.D. Alloway.** 1999. Medical Neuroscience. Hayes Barton Press, 448 pp.
- Reuter L. E. & B.L. Jacobs.** 1996. Changes in Forebrain Serotonin at the Light-Dark Transition Correlation With Behaviour. *Neuroreport* 7(5): 1107-1111.
- Rotenberg, V.S.** 2006. REM Sleep Function and Brain Monoamine Regulation. Pp. 27-35, En *Sleep and Sleep Disorders: A Neuropsychopharmacological Approach* (Lader M.H., Cardinali D.P. & S.R. Pandi-Perumal eds.). Springer Birkhäuser, 309 pp.
- Rozhok, A.** 2008. Orientation and Navigation in Vertebrates. Springer, 164 pp.
- Sandyk, R.** 1995. The Pineal Gland, Cataplexy, and Multiple Sclerosis. *Int J Neurosci* 83(3-4): 153-163.
- Seward, A.C.** 2007. Darwin and Modern Science. Read Books, 624 pp.
- Shneerson, J.M.** 2005. Sleep Medicine: A Guide to Sleep and Its Disorders. Blackwell Publishing, 325 pp.
- Shirmani P.J. & W.J. Schwartz.** 1995. Towards a Molecular Biology of the Circadian Clock and Sleep of Mammals. *Adv Neuroimmunol* 5(2): 217-230.
- Shives, L.R.** 2007. Basic Concepts of Psychiatric-Mental Health Nursing. Lippincott Williams & Wilkins, 768 pp.
- Schrago, C.G.** 2007. On The Time Scale of New World Primate Diversification. *Am J Phys Anthropol* 132(3): 344-354.
- Shumway-Cook A. & M.H. Woollacott.** 2007. Motor Control: Translating Research into Clinical Practice. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins. 612 pp.
- Siegel, A., Sapru H.N. & H. Siegel.** 2005. Essential Neuroscience. Lippincott Williams & Wilkins, 576 pp.
- Siegel, G. J. R. Albers W., Brady S. & D.L. Price.** 2006. Basic Neurochemistry: Molecular, Cellular, and Medical Aspects. Amsterdam: Academic Press. 992 pp.
- Soares, J.C. & A.H. Young.** 2007. Bipolar Disorders: Basic Mechanisms and Therapeutic Implications. CRC Press, 420 pp.
- Steininger, T. L., Rye D. B. & B. H. Wainer.** 1992. Afferent Projections to the Cholinergic Pedunculopontine Tegmental Nucleus and Adjacent Midbrain Extrapyramidal Area in the Albino Rat. I. Retrograde Tracing Studies. *J Comp Neurol* 321(4): 515-543.
- Steriade, M., McCarley W.** 1990. Brainstem Control of Wakefulness and Sleep. Plenum Press, 499 pp.
- Steriade, M.** 2003. Neuronal Substrates of Sleep and Epilepsy. Cambridge University Press, 522 pp.
- Steriade, M. & W. McCarley.** 2005. Brain Control of Wakefulness and Sleep. Springer, 728 pp.
- Sternberg, R.J. & J.C. Kaufman.** 2002. The Evolution of Intelligence. Lawrence Erlbaum Associates, 390 pp.
- Tucker, D.M.** 2007. Mind from Body: Experience from Neural Structure. Oxford University Press US, 336 pp.
- Villar, M. J.** 1994. New Concepts Relating to Histochemistry of the Serotonergic Neural Systems of The Raphe Nucleus. *Acta Psiquiatr Psicol Am Lat* 40(4): 293-300.
- Wang, Q.P., Ochiai H. & Y. Nakai.** 1992. GABAergic Innervation of Serotonergic Neurons in the Dorsal Raphe Nucleus of The Rat Studied by Electron Microscopy Double Immunostaining. *Brain Res Bull.* 29(6): 943-948.
- West-Eberhard, M.J.** 2003. Developmental Plasticity and Evolution. Oxford University Press US, 794 pp.
- White, J.S.** 2008. Neuroscience. McGraw-Hill Professional, 224 pp.
- Wolpert, L.** 2000. What is Evolutionary Developmental Biology? *Novartis Found Symp* 228: 1-14; discussion 46-52.
- Young, P.H., Tolbert D.L.** 2007. Basic Clinical Neuroscience. Lippincott Williams & Wilkins, 384 pp.
- Yudofsky, S.C. & R.E. Hales.** 2007. The American Psychiatric Publishing Textbook of Neuropsychiatry and Behavioral Neurosciences. American Psychiatric Pub, 1332 pp.

Recibido: octubre 15 de 2008.

Aceptado para su publicación: septiembre 30 de 2009.