



ISSN 0370-3908
eISSN 2382-4980

80
Años
1936 - 2016

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

Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 41 · Número 160 · Págs. 269-412 · Julio - Septiembre de 2017 · Bogotá - Colombia





Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

ISSN 0370-3908
eISSN 2382-4980

80
Años
1936 - 2016

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

Vol. 41 • Número 160 • Págs. 269-412 • Julio - Septiembre de 2017 • Bogotá - Colombia

Comité editorial

Editora

Elizabeth Castañeda, Ph. D.
Instituto Nacional de Salud,
Bogotá, Colombia

Editores asociados

Ciencias Biomédicas

Luis Fernando García, M.D., M.Sc.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Gustavo Adolfo Vallejo, Ph. D.
Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

Luis Caraballo, Ph. D.
Universidad de Cartagena, Cartagena, Colombia

Juanita Ángel, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia

Manuel Franco, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia

Alberto Gómez, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia

John Mario González, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Ciencias del Comportamiento

Guillermo Páramo, M.Sc.
Universidad Central, Bogotá, Colombia

Rubén Ardila, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Fernando Marmolejo-Ramos, Ph. D.
Universidad de Adelaide, Adelaide, Australia

Ciencias Físicas

Pedro Fernández de Córdoba, Ph. D.
Universidad Politécnica de Valencia, España

Diógenes Campos Romero, Dr. rer. nat.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Román Eduardo Castañeda, Dr. rer. nat.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia

María Elena Gómez, Doctor
Universidad del Valle, Cali

Gabriel Téllez, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Jairo Roa-Rojas, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Ángela Stella Camacho Beltrán, Dr. rer. nat.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Hernando Ariza Calderón, Doctor
Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

Edgar González, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia

Guillermo González, Ph. D.
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia

Ciencias Naturales

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

Jaime Cantera, Doctorat d'Etat
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Gabriel Roldán, Dr. rer. nat.
Universidad Católica de Oriente,
Rionegro, Antioquia, Colombia

Carlos Daniel Cadena Ordoñez, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Patricia Chacón de Ulloa, Ph. D.
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Sandra Baena Garzón, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia

Néstor Hernando Campos Campos, Dr. rer. nat.
Universidad Nacional de Colombia,
Sede Caribe, Colombia

Martha Patricia Ramírez Pinilla, Ph. D.
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia

Fabio Castaño-Zapata, Ph. D.
Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

Ciencias Químicas

Sonia Moreno Guaqueta, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Moisés Wasserman Lerner, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Myriam Sánchez de Gómez, M.Sc.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Fernando Martínez, Docteur en Chimie
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia

Betty Lucy López Osorio, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Ligia Sierra, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Luz Marina Jaramillo, Ph. D.
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Edgar Páez, Ph. D.
Universidad Industrial de Santander,
Bucaramanga, Colombia

Luis Fernando Echeverry, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Ciencias de la tierra

Germán Poveda Jaramillo, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Medellín, Colombia

Carlos Alberto Vargas, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Carlos Alberto Jaramillo Muñoz, Ph. D.
Smithsonian Tropical Research Institute,
Panamá

José Daniel Pabón, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Matemáticas

Jorge Ivan Cossio Betancur, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Medellín, Colombia

Luis Español González, Doctor
Universidad de la Rioja, España

Jaime Ignacio Lesmes Camacho, Dr. phil. nat.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Luis Carlos Arboleda, Doctor
Universidad del Valle, Cali, Colombia

José R. Quintero, Ph. D.
Universidad del Valle, Cali, Colombia

Alf Onshuus, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Comité científico internacional

Ángela María Guzmán, Ph. D.
University of Central Florida,
Orlando, Estados Unidos

Antoine M. Cleef, Ph. D.
University of Amsterdam,
The Netherlands

Rodolfo Castillo, Ph. D.
Fort Lauderdale, Florida, USA

Carlos Jiménez, Ph. D.
Universidad de La Coruña, España

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

Alfonso Castro, Ph. D.
Harvey Mudd College, Claremont, CA,
USA

José Rubens Pirani, Ph. D.
Universidade de São Paulo, Brasil

Wolfgang Gieren, Ph. D.
Universidad de Concepción, Chile

Pedro Joseph Natham, Ph. D.
Centro de Investigación y de
Estudios Avanzados, Instituto
Politécnico Nacional, México

Asistencia y coordinación editorial
Carolina Acosta

Corrección de estilo y ortografía
Marta Renza

Diseño y diagramación
Johanna Morales

Reseñada en los siguientes índices nacionales e internacionales:

Actualidad Iberoamericana
Agris
Dialnet
EBSCO
Historia Mathematica

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

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

Publindex, Colciencias (convocatoria 768 de 2016), categoría B

Periodicidad: trimestral
Fecha de inicio: 1936
Tamaño: 21,5 x 28 cm
Papel: propalmate de 90 gr.
Solicitud de canje

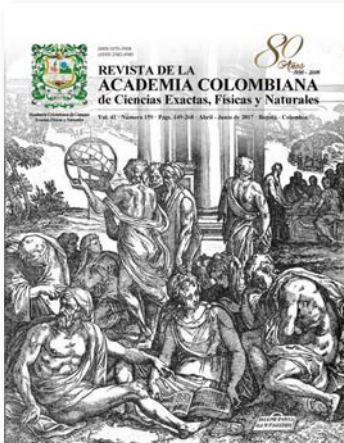
Esta publicación se ha financiado mediante la transferencia de recursos del Gobierno Nacional a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

La Academia no es responsable de las opiniones aquí expresadas.

Reservados todos los derechos. El contenido de la presente publicación no puede ser reproducido, ni transmitido por ningún procedimiento electrónico, mecánico, incluyendo fotocopia, grabación magnética, ni registrado por ningún sistema de recuperación de información, en ninguna forma, ni por ningún medio, sin la previa autorización por escrito del titular de los derechos de explotación de la misma.

Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización previa de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.

Impreso en Colombia



Portada

Reproducción de la portada del volumen 1, número 1, de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, publicada en diciembre de 1936.

Giardino di Pensieri, El jardín del pensamiento. Fecha: 1540

Grabado en madera diseñado por Giuseppe Salviati (Giuseppe Porta, *Il Salviati*) (Castelnuovo di Garfagnana ca. 1520–Venecia, Italia ca. 1575)

Original de Marco Dente (Rávena, Italia 1490-Roma, Italia 1527)

Dimensiones: 23,9 x 19,3 cm

Colección del Museo Metropolitano de Arte, Nueva York, Estados Unidos (The MET)

Autorizada su reproducción el 19 de diciembre de 2016



Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

ISSN 0370-3908
eISSN 2382-4980

80
Años
1936 - 2016

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

Vol. 41 • Número 160 • Págs. 269-412 • Julio - Septiembre de 2017 • Bogotá - Colombia

Contenido - Contents

Ciencias
Biomédicas
Biomedical Sciences

El canal de potasio dependiente de voltaje Kv10.1 y el cáncer **AP**

The voltage-dependent potassium channel Kv10.1 and cancer

Walter Stühmer 274

Estructura genética de poblaciones indígenas del occidente colombiano mediante el uso de marcadores ligados al cromosoma Y **AP**

Genetic Structure of Indigenous Groups in West Colombia by Using Y-Chromosome Markers

Fabián Andrés Franco-Candela, Guillermo Barreto 281

Chaotic and regular motion around objects with quadrupolar and octupolar deformation. **OA**

Movimiento caótico y regular alrededor de objetos con deformación cuadrupolar y octupolar.

López-Suspes F, Reina JI, González GA 292

The impact of kinetic observables: sticking coefficient and thermal programmed desorption spectra on dynamic schemes in two dimensional lattice gas **OA**

El impacto de los observables: coeficiente de sticking y espectros de desorción térmica programada sobre los esquemas dinámicos en un gas de red en dos dimensiones

Josefina Huespe 298

Temporal dynamics of coral and algal cover and their drivers on a coral reef of Gorgona Island, Colombia (Eastern Tropical Pacific) **IA**

Dinámica temporal de la cobertura de corales y algas y sus impulsores en un arrecife coralino de Isla Gorgona, Colombia (Pacífico Tropical Oriental)

Fernando A. Zapata 306

Redescripción del zapotillo rosado del Perú, *Phragmothea sidereotricha* Fern. Alonso (Malvaceae), y notas sobre su hábitat y distribución **AO**

Redescription of the pink zapotillo of Perú, *Phragmothea sidereotricha* Fern. Alonso (Malvaceae), and notes on its habitat and distribution

Fernández-Alonso JL, Fernández-Hilario R, Reynel-Rodríguez C 319

Ciencias
Físicas
Physical Sciences

Ciencias
Naturales
Natural Sciences

**Ciencias
Naturales**

Natural Sciences

**Diversidad florística y cambios en las coberturas de la cuenca del humedal
Jaboque y el parque La Florida (Bogotá, Colombia) **AO****

Floristic diversity and changes in land cover of the Jaboque wetland basin and
La Florida Park (Bogotá, Colombia)

*Diego Mauricio Cabrera-Amaya, Catalina Lopera-Doncel, Maribel Yesenia
Vásquez-Valderrama, Mónica Sandoval-Ramos, José Wilfredo López-Cruz* 326

**El complejo Bostrychietum: la flora de algas asociadas a las raíces del manglar
en la costa pacífica colombiana **AP****

The complex Bostrychietum: The algal flora associated to mangrove roots in the
Pacific coast of Colombia

Enrique Peña-Salamanca 338

Patterns in nature: more than an inspiring design **OA**

Patrones en la naturaleza: más que un diseño inspirador

Horacio Serna, Daniel Barragán 349

**Ciencias
Químicas**

Chemical Sciences

**Effect of particle size and oxidant concentration in the yield of humic acids
from mineral coal using response surface methodology **OA****

Efecto del tamaño de partícula y la concentración del oxidante en el rendimiento
de ácidos húmicos obtenidos de carbón mineral proveniente de Colombia usando
la metodología de superficie de respuesta

*Adolfo A. Pájaro-Payares, Eduardo A. Espinosa-Fuentes, Fredy Colpas-Castillo,
Johana Rodríguez-Ruiz, Roberto Fernández-Maestre, Edgardo Meza-Fuentes* 361

**Ciencias
de la Tierra**

Earth Sciences

Los inicios de la meteorología de Gustav Hellmann **NH**

The dawn of meteorology

Aura Lucía Prieto-Wilches, Sergio Bolaños-Cuéllar, Joaquín Pelkowski 370

Matemáticas

Mathematics

Género y matemáticas. Colombianas pioneras en el campo de las matemáticas **AP**

Gender and mathematics. Colombian pioneering women in mathematics

Clara Helena Sánchez B. 381

Comentarios bibliográficos 393

Vida de la Academia 394

In Memoriam

Doctor Fernando Cervigón Marcos: historia de una vida dedicada a la ictiología
y al humanismo en latinoamericana 399

Enfoque y alcance

Focus and Scope 401

El canal de potasio dependiente de voltaje Kv10.1 y el cáncer

Walter Stühmer

Instituto Max-Planck para Medicina Experimental, Göttingen, Alemania

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 21 de septiembre de 2017

Resumen

Entre los más de 100 genes conocidos que codifican canales iónicos selectivos de potasio, el llamado Kv10.1 posee propiedades muy particulares que lo diferencian de los demás. El canal Kv10.1 es dependiente del voltaje y prácticamente se detecta únicamente en tejido nervioso. Sorprendentemente, se descubrió que se encuentra en más del 70 % de los cánceres humanos, y en tejidos de rápido crecimiento como la placenta, las células germinales del testículo o las criptas del colon. Su distribución subcelular ayudó a revelar su función en el ciclo celular, a lo largo del cual es regulado por factores de crecimiento y por los genes supresores de tumores *p53* y *RBI*. El Kv10.1 también favorece la internalización del cilio primario, paso indispensable para la división celular. Dado que las células cancerosas se dividen rápidamente o presentan alteraciones en la función de los factores de crecimiento o en los mencionados genes, suelen expresar el Kv10.1, lo cual se puede detectar usando anticuerpos que actúan contra él. Los pacientes en cuyos tumores se detectan altos niveles de Kv10.1 tienen un peor pronóstico que aquellos con niveles bajos. Además, el bloqueo de la función del Kv10.1 permite reducir la proliferación celular, lo cual lo convierte en un nuevo marcador diagnóstico del cáncer, y en un blanco para su tratamiento. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Canales iónicos; Cambio conformacional dependiente de voltaje; División celular; Cáncer; Cilio primario.

The voltage-dependent potassium channel Kv10.1 and cancer

Abstract

Among the over 100 genes that encode for the various potassium channels known so far, the Kv10.1 exhibits properties that are quite unique. It is voltage-dependent and expressed almost exclusively in the nervous system. Surprisingly, it was found overexpressed in more than 70% of human cancer tissue of diverse origin, as well as in fast growing tissue such as placenta, germinal cells of testicles and in colon crypts. Its sub-cellular distribution allowed for elucidating its role in the cell cycle, during which it is regulated by growth factors and tumor suppressor genes such as the *p53* and the *RBI*. In addition, Kv10.1 favors the internalization of the primary cilium, which is essential for cell division. Given that tumor cells grow and divide rapidly because they often have defective growth-factor signaling or defects in one of the mentioned genes, they frequently over-express Kv10.1, which can be detected using specific antibodies. Patients with high levels of Kv10.1 in their tumors have worse prognosis than those with low levels. In addition, blocking the function of Kv10.1 allows reducing cell proliferation. Therefore, Kv10.1 offers a novel diagnostic and therapeutic window in cancer treatment. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Ion channels; Voltage-gating; Cell division; Cancer; Primary cilium.

Introducción

Los canales iónicos son proteínas de la membrana que permiten el intercambio de iones y ejercen funciones de relevancia fisiológica, como la homeostasis iónica, el establecimiento del potencial de reposo y la modulación de la excitabilidad en tejidos excitables, en especial los neuronales y musculares. Dichos canales se dividen en dos clases principalmente: los dependientes de voltaje, como los rectificadores tardíos, los rectificadores anómalos o los transitorios, y los activados por ligandos, como los activados por el calcio o el trifosfato de adenosina (ATP). Mediante técnicas de ADN recombinante en mutaciones del gen *shaker*

de *Drosophila melanogaster*, tres grupos de investigación (Schwarz, *et al.*, 1988, Pongs, *et al.*, 1988, Kamb, *et al.*, 1988) lograron elucidar la secuencia de aminoácidos de una familia de canales de potasio dependientes de voltaje presentes en el cerebro de ratones (Stühmer, *et al.*, 1988). Actualmente se conocen unas 80 variedades de estos canales pertenecientes a la familia *shaker*. Partiendo de otra mutación de *D. melanogaster* llamada *Ether a-go-go* (debido a sus

Correspondencia:

Walter Stühmer, ws@em.mpg.de

Recibido: 25 de julio de 2017

Aceptado: 30 de agosto de 2017

movimientos rítmicos al ser anestesiada con éter), se logró identificar otro canal de potasio dependiente de voltaje con propiedades inusuales con el cual se formó una nueva familia llamada *eag* (de *Ether-a-go-go*) y que en la nomenclatura oficial se conoce como Kv10.1. La “K” indica que el canal es selectivo para potasio, la “v” que es dependiente de voltaje, y el número “10.1”, que pertenece a la décima familia encontrada y es su primer miembro descrito. Además, se han encontrado dos homólogos relevantes, el Kv10.2 y otro canal cuya función fisiológica en el corazón ya se conocía, al cual se denominó Kv11.1 (Warmke & Ganetzky, 1994).

Normalmente los canales de potasio se bloquean con el cesio, que al igual que el potasio pertenece a los metales alcalinos. Sorprendentemente, el Kv10.1 es permeable al cesio. Otra sorpresa fue encontrar que su velocidad de apertura (activación) depende en gran medida del potencial medio antes del pulso que causa la activación. Ello implica la existencia de una especie de “memoria” del canal, que “recuerda”, por ejemplo, la actividad excitadora durante los 100 ms anteriores al estímulo. De hecho, se pudo demostrar que los ratones en los cuales se eliminó el gen que codifica el canal Kv10.1 son ‘hiperexcitables’. Esta excitabilidad exagerada se debía a la ausencia de Kv10.1 en las terminales sinápticas del cerebelo localizadas entre las fibras trepadoras y las células de Purkinje (Mortensen, *et al.*, 2015). Además, gracias a que el calcio intracelular modula el Kv10.1 (Stansfeld, *et al.*, 1996), dicho canal regula la actividad motora dependiendo de la actividad previa; mucha actividad, lo cual conlleva la entrada de calcio, resulta en inhibición. Por lo tanto, la ausencia del Kv10.1 induce hiperactividad, pero no conlleva defectos del desarrollo ni alteraciones obvias del comportamiento en ratones genéticamente modificados para que no expresen el Kv10.1 (Ufartes, *et al.*, 2013). La ausencia de alteraciones en el desarrollo probablemente se debe a que en los mamíferos el Kv10.1 comienza a expresarse después del nacimiento y solo se estabiliza cuando llegan a la edad adulta.

La gran dependencia de la cinética de activación del potencial anterior es una propiedad tan peculiar que permite determinar y aislar las corrientes del Kv10.1 de cualquier preparación que contenga muchos otros canales dependientes de voltaje. Esto ha sido de gran relevancia para los estudios posteriores, como veremos más adelante. Otra propiedad única del Kv10.1 es su modulación por el calcio intracelular, como ya se señaló (Stansfeld, *et al.*, 1996) y el magnesio extracelular (Terlau, *et al.*, 1996). Cabe recordar que el calcio es esencial para la progresión a través del ciclo celular, en especial para terminar las fases de síntesis de ADN (S) y mitótica (M), y que las células cancerosas alteran su regulación por el calcio.

¿Cuál es la posible función fisiológica del Kv10.1?

Ya que la ausencia del Kv10.1 parece no causar trastornos graves ni durante la embriogénesis ni en el adulto, aparte de la modulación de la excitabilidad, ¿cuáles son sus otras funciones fisiológicas o fisiopatológicas?

Las funciones fisiológicas no se conocen con certeza. El comportamiento de la mutación *Ether-a-go-go* de *D. melanogaster* indica que, al menos en este insecto, la coordinación motora es regulada por el Kv10.1, aunque seguramente apenas hemos comenzado a descubrir sus verdaderas funciones. Recientemente, el papel de los canales iónicos, en general, (Arcangeli & Becchetti, 2015), y específicamente de los canales de potasio (Pardo & Stühmer, 2014) en el cáncer, han generado tal número de investigaciones que se ha originado un nuevo campo. El primer indicio de una función importante del Kv10.1 en el cáncer fue el descubrimiento de que tanto la permeabilidad como su nivel de expresión dependen del ciclo celular (Camacho, *et al.*, 2000). Teniendo en cuenta la función del calcio en el ciclo celular y en el cáncer, y guiados por el descubrimiento de que el nivel expresión del Kv10.1 en las células tumorales está regulado por el gen supresor de tumores *p53*, por el factor de crecimiento E2F1, el cual favorece la división celular, y por el micro-ARN miR-34a, se analizaron las regiones reguladoras del gen que codifica el Kv10.1. En la región promotora se pudieron encontrar elementos que responden al factor de crecimiento E2F1, y en la región no codificante 5', secuencias de unión para el miR-34a. Por lo tanto, la participación del Kv10.1 en el cáncer está directamente relacionada con uno de los factores más frecuentemente alterados en las células tumorales (*p53*). De hecho, usando técnicas genéticas para forzar la expresión del Kv10.1 en células que normalmente no lo expresan, no solo es posible estudiar las propiedades de estos canales, sino también sus efectos en los organismos. Al inyectar subcutáneamente células así transformadas en ratones inmunodeficientes (para que no rechacen las células incorporadas) se inducen tumores agresivos. En el estudio de más de 1.500 muestras de tejido de pacientes con cánceres de distinta índole, se pudo demostrar que en más del 70 % de los casos se expresaba el Kv10.1 (Hemmerlein, *et al.*, 2006, Menéndez, *et al.*, 2012, Wadhwa, *et al.*, 2009). La hipótesis de que el Kv10.1 está íntimamente relacionado con el cáncer ya está aceptada en la literatura. Además de ser un marcador precoz de células que se dividen rápidamente (Urrego, *et al.*, 2016), el Kv10.1 es un buen indicador de la agresividad del tumor y es útil para el pronóstico del paciente (Agarwal, *et al.*, 2010, Lastraioli, *et al.*, 2015, Martínez, *et al.*, 2015). Una reciente revisión de gran parte de la temática aquí expuesta se encuentra en Ouadid-Ahidouch, *et al.*, (2016).

Mecanismos de regulación genética del Kv10.1

En la figura 1 se ilustran los pasos individuales de la regulación marcados con letras que corresponden al texto en paréntesis. Las flechas verdes indican un efecto positivo, las rojas, uno negativo.

La expresión ectópica, es decir, fuera de lugar, del Kv10.1 favorece la progresión del ciclo celular, el cual es fundamental no solo para el desarrollo de tumores malignos y benignos, sino también para la división de las células

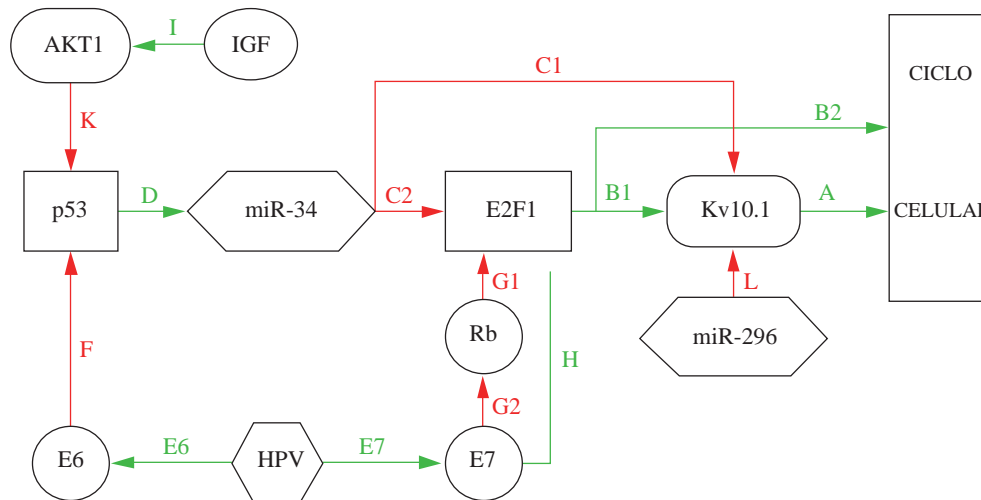


Figura 1. Esquema de las interacciones entre algunos de los componentes que regulan el ciclo celular. El esquema es muy parcial y se refiere únicamente a procesos que están involucrados en la regulación de la expresión del Kv10.1. Las flechas verdes indican aumento del producto o activación, las rojas, disminución del producto o inhibición. E2F1: factor de crecimiento; p53 y Rb: genes supresores de tumores; miR-34a y miR-296: micro-ARN 34a y 296, respectivamente; HPV: virus del papiloma humano; E6 y E7: proteínas implicadas en la patogenia de HPV; IGF: factor de crecimiento similar a insulina; AKT1 Akt serina/treonina cinasa 1 o proteína cinasa B. Para más detalles, por favor referirse al texto, allí se encuentran también las referencias bibliográficas de las interacciones mencionadas.

normales (Figura 1A). El factor de crecimiento E2F1 es regulado por *p53* y por *Rb*, dos agentes frecuentemente alterados en el cáncer. Este factor favorece tanto la expresión del Kv10.1 (B1) (Lin, *et al.*, 2011), como la de otras proteínas esenciales para el desarrollo de la división celular (B2) (Sengupta & Henry, 2015). Asimismo, el micro-ARN miR-34a reprime la expresión del Kv10.1 tanto directa (C1) como indirectamente mediante la reducción de la de E2F1 (C2). Una de las funciones del gen *p53* es reprimir la expresión del factor de crecimiento E2F1 a través de una fuerte expresión de miR-34a (D) (Lin, *et al.*, 2011). Una reducción o mal funcionamiento del *p53*, evento observado en muchos tumores, causaría una reducción del miR-34a, lo cual resultaría en un aumento de E2F1 y en el consiguiente aumento del Kv10.1. Un caso concreto es la inducción de tumores por el virus del papiloma. La infección por este virus provoca la expresión de las proteínas víricas E6 (E6) y E7 (E7), las cuales afectan los oncogenes *p53* y *Rb*, respectivamente (zur Hausen, 2002). E6 se asocia al *p53* e induce su degradación mediada por ubiquitinación (F). La proteína E7 favorece la presencia del E2F1 activo (J1) al remover su inhibidor, el gen *Rb* (J2). Además, E7 es capaz de unirse directamente con E2F1, activándolo independientemente de su interacción con el *Rb* (H) (Hwang, *et al.*, 2002). Teniendo en cuenta estos resultados, no es sorprendente que Ortiz, *et al.* (2011) pudieran demostrar en su análisis de muestras de tejido de cérvix una frecuente expresión del Kv10.1 en tumores de cérvix y, también en tejido infectado por el virus del papiloma pero sin cáncer (Ortiz, *et al.*, 2011).

Además del E2F1, otro factor de crecimiento está involucrado en la sobreexpresión tumoral de Kv10.1. El factor de

crecimiento similar a la insulina, IGF1, es capaz de inducir una producción de Kv10.1 patológica e inducir cáncer a través de la cinasa AKT1 (I, K) (Borowiec, *et al.*, 2007). En glioblastomas, tumores cerebrales muy malignos, el grupo de Bai, *et al.* (2013) logró demostrar que la sobreexpresión del Kv10.1 dependía también de una reducción del micro-ARN miR-296 (L), y que los tumores expresaban menos Kv10.1 si se les proveía de un exceso de miR-296. Asimismo, los tumores se vuelven menos resistentes a medicamentos anti-tumorales (Bai, *et al.*, 2013). A partir de la figura 1 se puede deducir que la presencia de los genes *p53* y *Rb* funcionales permite mantener un nivel bajo de expresión del Kv10.1. Sin embargo, este es expresado excesivamente si la presencia de *p53* o *Rb* es escasa o si estos no son funcionales, si hay infección con el virus del papiloma, o si el receptor del factor de crecimiento similar a la insulina está activado. De hecho, estos son eventos que en muchos casos causan cáncer. Además de los procesos aquí descritos, hay numerosos otros que debido a restricciones de espacio no se pueden detallar, por ejemplo, la regulación del Kv10.1 por el estrógeno a través de los respectivos receptores (Díaz, *et al.*, 2009).

Regulación de la división celular

El factor de crecimiento E2F1, sus homólogos E2F2 y E2F3, así como otros procesos que no se describen aquí (por ejemplo, las ciclinas y cinasas dependientes del ciclo) forman un sistema estrechamente regulado por la división celular. El Kv10.1 es ciertamente un jugador importante en este proceso, pero no el fundamental. Se ha comprobado, sin embargo, cómo la sobreexpresión del Kv10.1 es capaz por sí sola de inducir una división celular descontrolada que favorece mucho la formación de tumores (Pardo, *et al.*, 1999).

Una propiedad de los tumores sólidos es su estado hipóxico, el cual induce la angiogénesis activando el factor inductor de hipoxia (*Hipoxia Inducible Factor*, HIF), que a su vez promueve la producción de factores proangiogénicos, como el factor de crecimiento endotelial vascular (*Vascular Endotelial Growth Factor*, VEGF) (Zimna & Kurpisz, 2015). El aumento de la vascularización incrementa el suministro de oxígeno al tumor, favoreciendo así su crecimiento; es más, el aumento del oxígeno disponible es indispensable para satisfacer el elevado metabolismo de cualquier tumor que crezca rápidamente. Resulta que el Kv10.1 induce la angiogénesis aumentando el umbral de presión parcial de oxígeno en el que se inicia el incremento del HIF (Downie, et al., 2008), y por ello, confiere al tumor una ventaja metabólica, favoreciendo su crecimiento. Esto es importante en los tumores sólidos, pero no lo es tanto en los del sistema sanguíneo, como las leucemias, ya que estas no dependen de la angiogénesis para el suministro de oxígeno. Cerca de 50 % de las leucemias expresan el Kv10.1. También en este caso se observa una correlación entre el nivel de expresión del canal y un pronóstico poco favorable (Agarwal, et al., 2010). Este hecho indica que el Kv10.1 debe contar con otro mecanismo, más significativo que la angiogénesis, para promover la progresión tumoral.

La división celular es una secuencia de eventos altamente coordinados y regulados por la expresión de muy diversos genes y proteínas que aseguran la duplicación fidedigna de una célula madre. Las fallas en esta regulación llevan a la ausencia de proliferación o a la formación de células con defectos genéticos. La célula madre normalmente se encuentra en la fase G0. Al iniciar la replicación entra en una fase de crecimiento (de *gap*), la fase G1. Sigue la fase S, llamada así por sintetizar copias de su ADN. En la siguiente fase, la G2, se producen proteínas y orgánulos. Finalmente, ocurre la fase M, en la cual las copias de ADN se separan para después terminar el ciclo con dos células en fase G1. Ya que la expresión del factor de crecimiento E2F1 es un regulador importante del ciclo celular y, por lo tanto, su expresión varía durante el ciclo celular, la expresión del Kv10.1 también debería ser cíclica debido a su dependencia del E2F1. De hecho, al sincronizar las células al inicio de la transición entre la fase G1 y S mediante un exceso de timidina, Urrego, et al. (2016) encontraron que los niveles de expresión tanto del Kv10.1 como de las ciclinas A2 y B1 (medidas mediante electrotransferencia) exhibieron una expresión cíclica al permitir que las células reiniciaran su patrón de replicación. La expresión máxima del Kv10.1 se observó en la transición de la G2 a la M y decayó de nuevo una vez el ciclo celular se completó después de unas 24 horas. Esto aún no es prueba de una regulación directa del Kv10.1 por parte del E2F1, ya que pueden existir uno o varios pasos intermedios entre los cambios en el E2F1 y el Kv10.1. Por esta razón, Urrego, et al., insertaron una luciferasa como gen reportero bajo el control del promotor del Kv10.1, y utilizaron la cantidad de luz emitida como

indicador de su expresión. Se pudo demostrar que las variaciones de luz emitida durante el ciclo celular se correlacionaban perfectamente con variaciones del Kv10.1 medidas mediante *Western blot*. Usando estas técnicas, e introduciendo mutaciones que evitan la interacción del E2F1 con la secuencia de la región promotora del Kv10.1, a la que normalmente se une, se lograron reducir significativamente las variaciones cíclicas del Kv10.1 a través del ciclo celular, demostrando una regulación directa del E2F1 sobre los niveles de expresión del primero. Otra evidencia independiente de esta regulación se obtiene al sobreexpresar la proteína vírica E7, que inhibe *Rb* (paso G2 en la figura 1) y causa, por lo tanto, un aumento del E2F1 (paso J1 en la figura 1). Como resultado, la expresión del Kv10.1 se ve significativamente aumentada. Estos hallazgos demuestran una regulación directa y periódica del Kv10.1 por E2F1 durante el ciclo celular (Urrego, et al., 2016). Una condición para la expresión cíclica de las proteínas es su degradación rápida a una escala menor del tiempo de la duración del ciclo celular, en este caso unas 24 horas. La degradación de las proteínas es iniciada, entre otras, por la ubiquitinación (Glickman & Ciechanover, 2002). De hecho, el Kv10.1 es marcado para la degradación por ubiquitina, y se degrada en un tiempo constante de menos de 50 minutos (Kohl, et al., 2011)

Los anteriores resultados se aplican no solo a células cancerosas, sino a todas aquellas en proceso de división. Dado que existe una correlación temporal entre la expresión del Kv10.1 y, por ejemplo, la ciclina B1, se puede estudiar la expresión del primero en células no cancerosas que se dividen rápidamente, como en la cripta del colon. En la figura 2 se puede ver la expresión del Kv10.1 y de la ciclina B1 en las células que forman la cripta. A medida que se van diferenciando y dejan de reproducirse, tanto la ciclina B1 como el Kv10.1 disminuyen.

¿Cuál es el mecanismo que permite que la sobreexpresión de Kv10.1 favorezca la división celular?

Prácticamente todas las células tienen un cilio primario, presente en los estadios G0, G1 y, parcialmente, en las fase S y G2. Sin embargo, este cilio es reabsorbido antes de entrar en la fase M, para volver a aparecer después de la citocinesis. Al igual que otros cilios, el cilio primario se ancla en un cuerpo basal, o cinetosoma, que en este caso es uno de los dos centriolos que forman el centrosoma de la célula, el cual actúa como centro de organización de los microtúbulos encargados de segregar los cromosomas durante la mitosis. Esto implica la reabsorción del cilio primario durante la fase M, como se ha indicado anteriormente. Como consecuencia, es indispensable resorber el cilio primario para que la división celular prosiga. Curiosamente, muchas células tumorales carecen de cilio primario y, si lo exhiben, es durante un periodo muy breve (Seeley, et al., 2009). Al estudiar la localización subcelular de Kv10.1, Sánchez, et al. (2016) pudieron demostrar que el Kv10.1 se encuentra

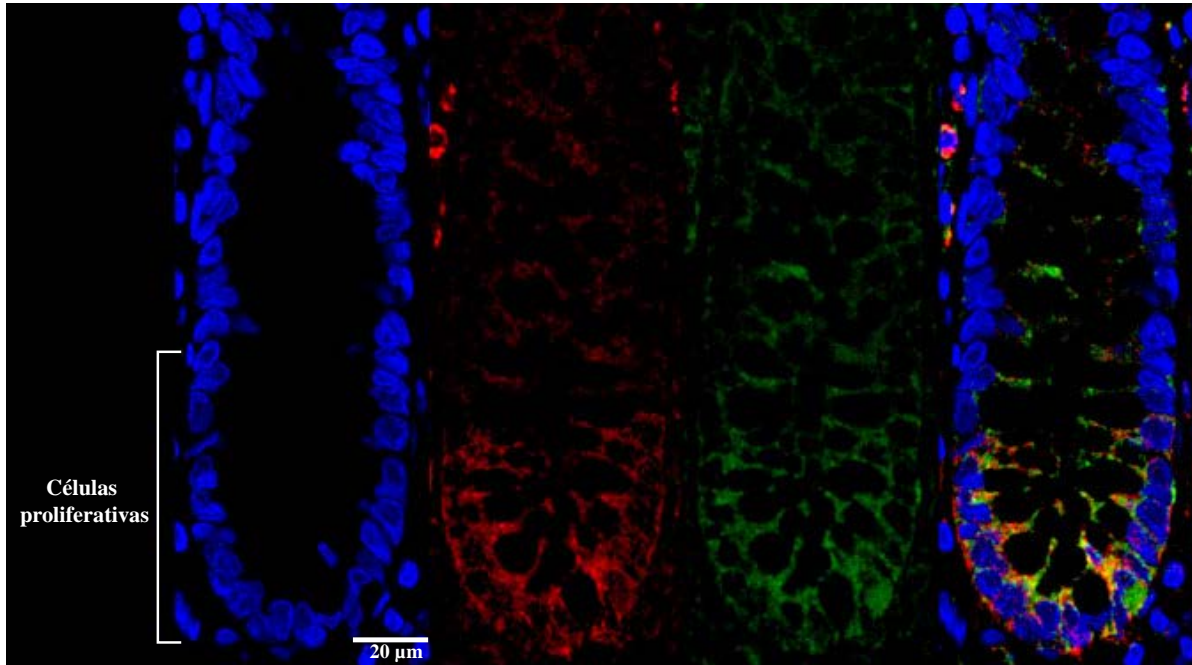


Figura 2. Imágenes de células que forman criptas en el colon. En la parte inferior se encuentran las células madre que dan lugar a una población de células que proliferan y se diferencian a medida que migran hacia la superficie de la mucosa del colon (en la parte superior de la imagen); las células maduran y dejan de replicarse en el tercio superficial de la cripta. Las células del fondo de la cripta están entre las que más rápidamente se replican en el organismo. La figura muestra una cripta teñida mediante inmunofluorescencia con marcadores de varios colores. A la izquierda, marcados con tinción TO-PRO-3, se observan los núcleos de las células en azul. A continuación, en rojo se revela la expresión de la proteína Kv10.1 con un anticuerpo específico contra ese canal (mAb62; Hemmerlein, *et al.*, 2010) conjugado con un anticuerpo secundario marcado con AlexaFluor546. A su derecha, en verde, se observa un anticuerpo que reconoce a la ciclina B1 (rabbit anti-Cyclin B1, Cell Signaling: www.cellsignal.com/antibody/4138) conjugado con un anticuerpo secundario marcado con AlexaFluor488. A la derecha se ve la superposición de las tres imágenes individuales. La combinación del color rojo con el verde resulta en el color amarillo, e indica los lugares en donde la Kv10.1 y la ciclina B1 coexisten, confirmando la presencia de Kv10.1 en las células proliferativas.

en el centrosoma, la base del cilio primario. Anteriormente se mencionó que el Kv10.1 se expresa, sobre todo, justo antes de la fase M, antes de la resorción del cilio primario. Analizando células en proceso de división, estas se pueden diferenciar en dos grupos bien distintos: células que expresan el Kv10.1 y no tienen cilio primario, y células que tienen cilio primario, pero no expresan el Kv10.1. Pero, ¿hay una relación causal entre la expresión del Kv10.1 y la resorción del cilio primario? Sánchez, *et al.* lograron demostrar que la sobreexpresión del Kv10.1 inhibía la ciliogénesis, y que la reducción de su nivel de expresión mediante el uso de ARN de silenciamiento o interferencia, prolongaba la presencia del cilio primario (Sánchez, *et al.*, 2016). Por lo tanto, el Kv10.1 promueve la endocitosis del cilio primario y explica por qué en anteriores investigaciones se demostró que el Kv10.1 interactuaba con proteínas involucradas en la endocitosis, como la cortactina (Herrmann, *et al.*, 2012) y rabaptina 5 (Ninkovic, *et al.*, 2012).

Resumen y conclusiones

El canal dependiente de voltaje Kv10.1, además de tener funciones como inhibidor de la excitación neuronal dependiendo de la actividad previa, tiene una función central en la

regulación de la división celular y, por lo tanto, en el cáncer. Su expresión está regulada por el *p53* y el *Rb*, dos importantes genes supresores de tumores. El Kv10.1, a su vez, regula la división celular a través de la resorción del cilio primario y se puede detectar en células que se dividen activamente, por lo cual sirve como un indicador de la presencia de tejido en crecimiento, así como de marcador precoz de la transformación maligna y de pronóstico. Sin embargo, el tejido hiperplásico también expresa el Kv10.1, en tanto que no todos los tejidos cancerosos lo sobreexpresan.

Además de su potencial diagnóstico, el Kv10.1 puede utilizarse como un blanco terapéutico, pues atacar este canal representa una vía independiente de las que actualmente se usan en los tratamientos contra el cáncer, basadas principalmente en la interferencia con los receptores de factores de crecimiento extracelulares. La combinación de estas estrategias seguramente resultaría en un tratamiento más eficaz, sobre todo porque la reducción o el bloqueo de la expresión del Kv10.1 tiene consecuencias mínimas para la fisiología normal. El astemizol, un medicamento usado como antihistamínico por millones de personas, tiene como efecto secundario disminuir las corrientes a través del Kv10.1 y ha sido eficaz en la reducción de tumores en modelos de cáncer

in vitro y en animales (Downie, *et al.*, 2008, Pardo, *et al.*, 2012, García-Quiroz & Camacho, 2011). El astemizol fue retirado del mercado debido a que aproximadamente en ocho casos por millón de pacientes y dosis producía arritmias cardíacas debido a su interacción con el Kv11.1. El Kv11.1, homólogo del Kv10.1, es uno de los tres canales responsables de la repolarización del potencial de acción del corazón. Los pacientes propensos a arritmias inducidas por astemizol se pueden detectar mediante la monitorización cardíaca, con lo cual se lo podría usar en la clínica. Para evitar las interacciones entre el Kv10.1 y el Kv11.1, sería ideal contar con agentes más selectivos del Kv10.1, por ejemplo, los anticuerpos monoclonales, los cuales se han unido con sustancias que inducen la muerte celular o apoptosis, tales como el ligando inductor de apoptosis relacionada con el factor de necrosis tumoral (*TNF-Related Apoptosis-Inducing Ligand*, TRAIL). Las proteínas recombinantes que resultan de la fusión entre el anticuerpo monoclonal específico contra el Kv10.1 y el TRAIL han logrado inducir apoptosis en células que expresan el Kv10.1 directamente, así como en las células a su alrededor (Hartung & Pardo, 2016). La evidencia de la efectividad del uso del Kv10.1 como blanco contra el cáncer en tejidos *in vitro* y en modelos animales es completa y contundente. Los pacientes con glioblastoma multiforme o metástasis cerebrales de otros tumores primarios tienen un peor pronóstico si sus tumores expresan el Kv10.1, pero en un estudio, aquellos que fueron tratados con antidepresivos tricíclicos, también capaces de bloquear el Kv10.1, tuvieron una mayor supervivencia (Martínez, *et al.*, 2015).

Con todos estos datos, corresponde ahora a la industria farmacéutica o a instituciones con la capacidad requerida, la realización de ensayos clínicos que transformen las pruebas preclínicas en ventajas reales para los pacientes. Probablemente debido a los altos costos que implican, no se sabe de ensayos clínicos en proceso. Los estudios descritos aquí son un ejemplo de cómo la investigación básica para entender la función de una entidad molecular desconocida ha abierto un camino prometedor para combatir el cáncer.

Agradecimientos

Este trabajo no hubiera sido posible sin la colaboración durante muchos años del profesor Luis Ángel Pardo. Agradezco también a todos los miembros del departamento de *Molecular Biology of Neuronal Signals* (Göttingen, Alemania), al profesor Luis A. Pardo y a la doctora Carolina León Pinzón por sus sugerencias y la revisión del texto. Los estudios fueron posibles gracias al apoyo financiero, entre otras, de la sociedad Max Planck y de la Comunidad Europea.

Conflicto de intereses

El autor declara no tener conflictos de intereses.

Referencias

Agarwal, J.R., Griesinger, F., Stühmer, W., Pardo, L.A. 2010. The potassium channel Ether à go-go is a novel prognostic factor with functional relevance in acute myeloid leukemia. *Mol Cancer*. **9**: 18.

- Arcangeli, A., Becchetti, A. 2015. Novel perspectives in cancer therapy: Targeting ion channels. *Drug Resistance Updates*. **21-22**: 11-19.
- Bai, Y., Liao, H., Liu, T., Zeng, X., Xiao, F., Luo, L. 2013. MiR-296-3p regulates cell growth and multi-drug resistance of human glioblastoma by targeting ether-a-go-go (EAG1). *Eur J Cancer*. **49**: 710-724.
- Borowiec, A.S., Hague, F., Harir, N., Guenin, S., Guerineau, F., Gouilleux, F., Roudbaraki, M., Lassoued, K., Ouadid-Ahidouch, H. 2007. IGF-1 activates hEAG K⁺ channels through an Akt-dependent signaling pathway in breast cancer cells: role in cell proliferation. *J Cell Physiol*. **212**: 690-701.
- Camacho, J., Sánchez, A., Stühmer, W., Pardo, L.A. 2000. Cytoskeletal interactions determine the electrophysiological properties of human EAG potassium channels. *Pflugers Arch*. **441**: 167-174.
- Díaz, L., Ceja-Ochoa, I., Restrepo-Angulo, I., Larrea, F., Ávila-Chávez, E., García-Becerra, R., Borja-Cacho, E., Barrera, D., Ahumada, E., Gariglio, P. *et al.* 2009. Estrogens and human papilloma virus oncogenes regulate human *Ether-a-go-go-1* potassium channel expression. *Cancer Res*. **69**: 3300-3307.
- Downie, B.R., Sánchez, A., Knötgen, H., Contreras-Jurado, C., Gymnopoulos, M., Weber, C., Stühmer, W., Pardo, L.A. 2008. Eag1 expression interferes with hypoxia homeostasis and induces angiogenesis in tumors. *J Biol Chem*. **283**: 36234-36240.
- García-Quiroz, J., Camacho, J. 2011. Astemizole: An old anti-histamine as a new promising anti-cancer drug. *Anti-Cancer Agents Med Chem*. **11**: 307-314.
- Glickman, M.H., Ciechanover, A. 2002. The ubiquitin-proteasome proteolytic pathway: Destruction for the sake of construction. *Physiol Rev*. **82**: 373-428.
- Hartung, F., Pardo, L.A. 2016. Guiding TRAIL to cancer cells through Kv10.1 potassium channel overcomes resistance to doxorubicin. *Eur Biophys J*. **45**: 709-719.
- Hemmerlein, B., Weseloh, R.M., de Queiroz, F.M., Knötgen, H., Sánchez, A., Rubio, M.E., Martin, S., Schliephacke, T., Jenke, M., Radzun, H.J., *et al.* 2006. Overexpression of Eag1 potassium channels in clinical tumours. *Mol Cancer*. **5**: 41.
- Herrmann, S., Ninkovic, M., Kohl, T., Lörinczi, E., Pardo, L.A. 2012. Cortactin controls surface expression of the voltage-gated potassium channel K_v10.1. *J Biol Chem*. **287**: 44151-44163.
- Hwang, S.G., Lee, D.Y., Kim, J.Y., Seo, T.G., Choe, J.H. 2002. Human papillomavirus type 16 E7 binds to E2F1 and activates E2F1-driven transcription in a retinoblastoma protein-independent manner. *J Biol Chem*. **277**: 2923-2930.
- Kamb, A., Tsengcrank, J., Tanouye, M.A. 1988. Multiple products of the *Drosophila* shaker gene may contribute to potassium channel diversity. *Neuron*. **1**: 421-430.
- Kohl, T., Lörinczi, E., Pardo, L.A., Stühmer, W. 2011. Rapid internalization of the oncogenic K⁺ channel Kv10.1. *PLoS ONE*. **6**: e26329.
- Lastraioli, E., Perrone, G., Sette, A., Fiore, A., Crociani, O., Manoli, S., D'Amico, M., Masselli, M., Iorio, J., Callea, M., *et al.* 2015. hERG1 channels drive tumour malignancy and may serve as prognostic factor in pancreatic ductal adenocarcinoma. *Brit J Cancer*. **112**: 1076-1087.

- Lin, H.X., Li, Z., Chen, C., Luo, X.B., Xiao, J.N., Dong, D.L., Lu, Y.J., Yang, B.F., Wang, Z.G.** 2011. Transcriptional and post-transcriptional mechanisms for oncogenic over-expression of ether a go-go K⁺ channel. *PLoS ONE*. **6**: 10.
- Martínez, R., Stühmer, W., Martin, S., Schell, J., Reichmann, A., Rohde, V., Pardo, L.** 2015. Analysis of the expression of Kv10.1 potassium channel in patients with brain metastases and glioblastoma multiforme: Impact on survival. *BMC Cancer*. **15**: 1-9.
- Menéndez, S.T., Villaronga, M.A., Rodrigo, J.P., Álvarez-Teijeiro, S., García-Carracedo, D., Urdinguio, R.G., Fraga, M.F., Pardo, L.A., Gutiérrez Viloria, C., Suárez, C., García-Pedrero, J.M.** 2012. Frequent aberrant expression of the human ether à go-go (hEAG1) potassium channel in head and neck cancer: Pathobiological mechanisms and clinical implications. *J Mol Med (Berl)*. **90**: 1173-1184.
- Mortensen, L.S., Schmidt, H., Farsi, Z., Barrantes-Freer, A., Rubio, M.E., Ufartes, R., Eilers, J., Sakaba, T., Stuehmer, W., Pardo, L.A.** 2015. Kv10.1 opposes activity-dependent increase in Ca²⁺ influx into the presynaptic terminal of the parallel fibre-Purkinje cell synapse. *J Physiol*. **593**: 181-196.
- Ninkovic, M., Mitkovski, M., Kohl, T., Stühmer, W., Pardo, L.A.** 2012. Physical and functional interaction of Kv10.1 with Rabaptin-5 impacts ion channel trafficking. *FEBS Lett*. **586**: 3077-3084.
- Ouadid-Ahidouch, H., Ahidouch, A., Pardo, L.A.** 2016. Kv10.1 K⁺ channel: From physiology to cancer. *Pflugers Arch*. **468**: 751-762.
- Ortiz, C.S., Montante-Montes, D., Saqui-Salces, M., Hinojosa, L.M., Gamboa-Domínguez, A., Hernández-Gallegos, E., Martínez-Benítez, B., Solís-Pancoatl, M.D.R., García-Villa, E., Ramírez, A., et al.** 2011. Eag1 potassium channels as markers of cervical dysplasia. *Oncol Rep*. **26**: 1377-1383.
- Pardo, L.A., del Camino, D., Sánchez, A., Alves, F., Brüggemann, A., Beckh, S., Stühmer, W.** 1999. Oncogenic potential of EAG K⁺ channels. *EMBO J*. **18**: 5540-5547.
- Pardo, L.A., Gómez-Varela, D., Major, F., Sansuk, K., Leurs, R., Downie, B.R., Tietze, L.F., Stühmer, W.** 2012. Approaches targeting K(V)10.1 open a novel window for cancer diagnosis and therapy. *Curr Med Chem*. **19**: 675-682.
- Pardo, L.A., Stühmer, W.** 2014. The roles of K⁺ channels in cancer. *Nat Rev Cancer*. **14**: 39-48.
- Pongs, O., Kecskemethy, N., Muller, R., Krahjentsgens, I., Baumann, A., Kiltz, H.H., Canal, I., Llamazares, S., Ferrus, A.** 1988. Shaker encodes a family of putative potassium channel proteins in the nervous system of *Drosophila*. *EMBO J*. **7**: 1087-1096.
- Sánchez, A., Urrego, D., Pardo, L.A.** 2016. Cyclic expression of the voltage-gated potassium channel KV10.1 promotes disassembly of the primary cilium. *EMBO Rep*. **17**: 708-723.
- Schwarz, T.L., Tempel, B.L., Papazian, D.M., Jan, Y.N., Jan, L.Y.** 1988. Multiple potassium-channel components are produced by alternative splicing at the Shaker locus in *Drosophila*. *Nature*. **331**: 137-142.
- Seeley, E.S., Carriere, C., Goetze, T., Longnecker, D.S., Korc, M.** 2009. Pancreatic cancer and precursor pancreatic intraepithelial neoplasia lesions are devoid of primary cilia. *Cancer Res*. **69**: 422-430.
- Sengupta, S., Henry, R.W.** 2015. Regulation of the retinoblastoma-E2F pathway by the ubiquitin-proteasome system. *Biochim Biophys Acta-Genes Regul Mech*. **1849**: 1289-1297.
- Stansfeld, C.E., Röper, J., Ludwig, J., Weseloh, R.M., Marsh, S.J., Brown, D.A., Pongs, O.** 1996. Elevation of intracellular calcium by muscarinic receptor activation induces a block of voltage-activated rat *Ether-à-go-go* channels in a stably transfected cell line. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **93**: 9910-9914.
- Terlau, H., Ludwig, J., Steffan, R., Pongs, O., Stühmer, W., Heinemann, S.** 1996. Extracellular Mg²⁺ regulates activation of rat eag potassium channel. *Pflügers Archiv European Journal of Physiology*. **432**: 301-312.
- Stühmer, W., Stocker, M., Sakmann, B., Seeburg, P., Baumann, A., Grupe, A., Pongs, O.** 1988. Potassium channels expressed from rat-brain CDNA have delayed rectifier properties. *FEBS Lett*. **242**: 199-206.
- Ufartes, R., Schneider, T., Mortensen, L.S., de Juan Romero, C., Hentrich, K., Knoetgen, H., Beilinson, V., Moebius, W., Tarabykin, V., Alves, F., et al.** 2013. Behavioural and functional characterization of Kv10.1 (Eag1) knockout mice. *Hum Mol Genet*. **22**: 2247-2262.
- Urrego, D., Movsisyan, N., Ufartes, R., Pardo, L.A.** 2016. Periodic expression of Kv10.1 driven by pRb/E2F1 contributes to G2/M progression of cancer and non-transformed cells. *Cell Cycle*. **15**: 799-811.
- Wadhwa, S., Wadhwa, P., Dinda, A.K., Gupta, N.P.** 2009. Differential expression of potassium ion channels in human renal cell carcinoma. *Int Urol Nephrol*. **41**: 251-257.
- Warmke, J.W., Ganetzki, B.** 1994. A family of potassium channel genes related to eag in *Drosophila* and mammals. *Proc Natl Acad Sci USA*. **91**: 3438-3442.
- Zimna, A., Kurpisz, M.** 2015. Hypoxia-inducible factor-1 in physiological and pathophysiological angiogenesis: Applications and therapies. *Biomed Res Int*. **2015**: 549412.
- zur Hausen, H.** 2002. Papillomaviruses and cancer: From basic studies to clinical application. *Nature Rev Cancer*. **2**: 342-350.

Estructura genética de poblaciones indígenas del occidente colombiano mediante el uso de marcadores ligados al cromosoma Y

Fabián Andrés Franco-Candela, Guillermo Barreto*

Laboratorio de Genética Molecular Humana, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 7 de junio de 2017

Resumen

Colombia presenta una amplia gama de etnias amerindias, sin embargo, es preocupante la escasa y fragmentada información genética que se tiene de ellas. Comprender su estructura genética y niveles de flujo génico es urgente para inferir las relaciones filogenéticas, origen y procesos de mestizaje ocurridos a través del tiempo. En el presente estudio, utilizando marcadores ligados al cromosoma Y (Y-STR, Y-SNP) se analizaron 204 amerindios del occidente colombiano (131 procesados en este trabajo y 73 con datos tomados de la literatura) pertenecientes a las etnias Nasa (Páez), Coyaima, Pijao, Pastos, Awakuaiker, Emberá duma, Coconuco, Guambiano (Misak), Emberá chamí y Yanaconas. El haplogrupo Q1a2a1a1*-M3 presentó la mayor frecuencia en las etnias estudiadas (58% en promedio). Con la excepción de Pijaos y Yanaconas (frecuencias del 17% y 40%, respectivamente), los haplogrupos de origen amerindio Q1a2a1a1*-M3 y Q1a2*-M346 (M242, xM3), analizados en conjunto, fueron los más frecuentes (68% en promedio), alcanzando valores superiores al 80% en los Emberas, Guambianos y Awa. Los haplogrupos para linaje europeo presentaron una frecuencia promedio del 15%, mientras los africanos 6% y de otras procedencias (J, I, F, T y G) 11%. Fue observado un conjunto de alelos Y-STRs en proceso de fijación en estas comunidades y una estructura genética significativa ($R_{ST} = 0.15129$), mostrando a los Pastos aislados de los demás grupos indígenas, sugiriendo una procedencia migratoria diferente y la posible influencia de la orografía andina en el flujo génico indígena. El presente trabajo hace una contribución importante al esclarecimiento de la estructura genética amerindia del occidente colombiano. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Indígenas colombianos; Diversidad Genética Amerindia; Cromosoma Y; Y-SNPs; Y-STRs.

Genetic Structure of Indigenous Groups in West Colombia by Using Y-Chromosome Markers.

Abstract

Colombia has a wide range of Amerindian ethnicities. However, there is a scarce and fragmented genetic information on them. Therefore, is urgent, understanding their genetic structure and gene flow to infer their phylogenetic relationships, their origin and mixing processes occurring over time. In the present study, using markers linked to Y chromosome (Y-STR and Y-SNP) were analyzed 204 indigenous from western Colombia (131 processed in this work and 73 with data taken from literature) belonging to the ethnic Nasa (Páez), Coyaima, Pijao, Pastos, Awakuaiker, Emberá duma, Coconuco, Guambiano (Misak), Emberá chamí and Yanaconas. The haplogroup Q1a2a1a1 * -M3 had the highest frequency in the populations studied (58% on average). With the exception of Pijaos and Yanaconas (frequencies of 17% and 40%, respectively), the haplogroups of Amerindian origin Q1a2a1a1*-M3 y Q1a2*-M346 (M242, xM3), analyzed together, were the most frequent (68% on average), reaching values higher than 80% in the Emberas, Guambianos and Awa. Haplogroups for European lineage presented an average frequency of 15%, while African 6% and other sources (J, I, F, T and G) 11%. It was observed a set of alleles Y-STRs in fixation process in these communities and a significant genetic structure ($R_{ST}=0.15129$) emerged, showing that Pastos are isolated from other indigenous groups, suggesting a different migratory origin and a possible influence of Andean orography on the indigenous gene flow. This work makes an important contribution to the understanding of the genetic structure of Amerindian populations in western Colombia. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Indians of Colombia; Amerindian Genetic Diversity; Y-Chromosome; Y-SNPs; Y-STRs.

*Correspondencia:

Guillermo Barreto, guillermo.barreto@correounivalle.edu.co; **Recibido:** 07 de mayo de 2017; **Aceptado:** 12 de septiembre de 2017

Introducción

Colombia posee una enorme diversidad étnica representada en 87 pueblos indígenas con cerca de 21 estirpes lingüísticas (13 familias lingüísticas y 8 lenguas aisladas), más del 36% habitando el occidente colombiano (Arango & Sánchez, 2004 y Departamento Administrativo Nacional de Estadística, 2007). A pesar de esta amplia gama de etnias amerindias, es preocupante la escasa y fragmentada información sobre su origen, además del desconocimiento de las relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos. Si se toma en consideración que algunas de estas etnias se encuentran involucradas en procesos de mestizaje debido a desplazamientos de sus territorios ancestrales y la falta de conservación de su identidad cultural. En consecuencia, es necesario generar nuevo conocimiento sobre la diversidad y estructura genética de los pueblos indígenas de Colombia.

La información biológica sobre estos grupos étnicos será muy importante, no solo para explicar la estructura y diversidad genética de la población indígena colombiana, sino también para contribuir a esclarecer la dinámica del poblamiento de Colombia y Suramérica, puesto que, Colombia por su cercanía al istmo de Panamá, tuvo que ver con eventos migratorios y con el flujo genético ocurrido en este subcontinente (Barrantes, *et al.*, 1990).

Esta diversidad se puede caracterizar mediante la utilización de marcadores moleculares, con los cuales es posible obtener patrones biológicos que ayuden en la construcción de la estructura genética, en la identificación de las posibles rutas migratorias y en el reconocimiento de las dinámicas poblacionales humanas tales como cuellos de botella y deriva génica, entre otros (Sun, *et al.*, 2003).

Los marcadores genéticos en la región no recombinante del cromosoma Y (NRY), al producir un perfil haploide sin recombinación y transmitirse de padres a hijos varones, permiten observar el legado genético paterno preservado en la especie humana que persiste hoy en día (Gómez, *et al.*, 2008).

Dentro de estos marcadores, los polimorfismos de un solo nucleótido en el cromosoma Y (Y-SNP) hacen posible la identificación de grupos monofiléticos, pues su lenta tasa de mutación (10^{-8} mutaciones por generación) permite definir cada evento mutacional como único y, en consecuencia, una mutación en el mismo punto del ADN sería un evento raro en una población (Aitken, *et al.*, 2004). De esta manera, un conjunto de marcadores Y-SNPs pueden clasificar muestras humanas en haplogrupos, es decir, los linajes NRY definidos por polimorfismos binarios. Entre los grupos indígenas colombianos en general predomina el haplogrupo Q-M3, seguido del haplogrupo Q-M346 (Criollo-Rayo, 2012; Roewer, *et al.*, 2013; Braga, 2015 y Xavier, *et al.*, 2015), con trazas de Q-M19 en Ticunas y de P-M45, Q-M19 y C-M217 en Wayuus (Bortolini, *et al.*, 2003 y Zegura, *et al.*, 2004).

Otro tipo de marcadores en el cromosoma Y son los microsatélites (Y-STR), cuya tasa de mutación ($3,17 \times 10^{-3}$ mutaciones por generación), mayor que la de los Y-SNPs

(Kaysner, *et al.*, 2000), los torna muy útiles en investigación, considerado su alto poder de discriminación, variación poblacional y facilidad de obtención y análisis. Además, por estar localizados en NRY, permiten reconstruir haplotipos que pueden ser rastreados a través de diferentes generaciones.

Dada la baja tasa de mutación en Y-SNP, se espera que los haplogrupos revelados sean grupos de cromosomas relacionados por descendencia, con un antepasado común; por el contrario, los haplotipos definidos por Y-STR, al poseer una mayor tasa de mutación, pueden ser idénticos por descendencia o por estado, pudiendo presentar homoplasias (Díaz, 2010). En consecuencia, los haplogrupos al definir afinidad poblacional y los haplotipos al identificar patrones de diversidad dentro de grupos homogéneos, hacen de estos marcadores unas herramientas muy útiles en el estudio de poblaciones particularmente aisladas, étnicamente definidas y con tamaños efectivos pequeños como las etnias indígenas.

No obstante, a pesar de los estudios de diversidad genética encaminados a establecer frecuencias alélicas y haplotípicas de RFLPs en ADNmt y STRs en autosomas y el cromosoma Y para comunidades indígenas del occidente colombiano (Rondón, *et al.*, 1999; Mesa, *et al.*, 2000; Keyeux, *et al.*, 2002; Rodas, *et al.*, 2003; Carvajal-Carmona, *et al.*, 2000 y Franco, 2016), el conocimiento sobre la estructura genética de las poblaciones amerindias en esta región sigue siendo escaso y fragmentado, dificultando la definición de patrones integrales de relación filogenética entre las comunidades indígenas de esta región.

Con el objetivo de caracterizar la diversidad del cromosoma Y en las poblaciones indígenas del occidente colombiano y teniendo en cuenta las características mencionadas para los Y-SNP y Y-STR, el presente estudio utiliza estos marcadores moleculares para incrementar la información genética patrilineal indígena en el Occidente de Colombia, dada la importancia del corredor andino en el poblamiento de Sudamérica, con lo que se logró reconocer sesgos de apareamiento en la población indígena mezclada.

En consecuencia, esta investigación hace una contribución importante a la resolución de preguntas sobre cómo está configurada la estructura genética y las relaciones filogenéticas entre los grupos indígenas del occidente colombiano, y cuáles son los posibles factores que influyen el flujo génico entre estos grupos humanos.

Materiales y métodos

Caracterización de la muestra. Fueron obtenidos 5 mL de sangre periférica de 131 hombres mayores de edad en buen estado de salud y en pleno uso de razón que voluntariamente decidieron participar en el presente estudio, sin parentesco entre ellos hasta la tercera generación, pertenecientes a seis comunidades indígenas en siete resguardos del occidente de Colombia, (Figura 1). A saber, 10 fueron Awakwaiker de Ricaurte-Nariño, 19 Coyaima de Planadas-Tolima, 12 Pijaos de El Guamo (La Luisa)-Tolima, 11 Emberá duma de Bahía Solano-Chocó, 30 Nasa (Páez) de Caldonio-Cauca, 36 Nasa (Páez) de Jambaló-Cauca y 13 Pastos de Córdoba-Nariño.

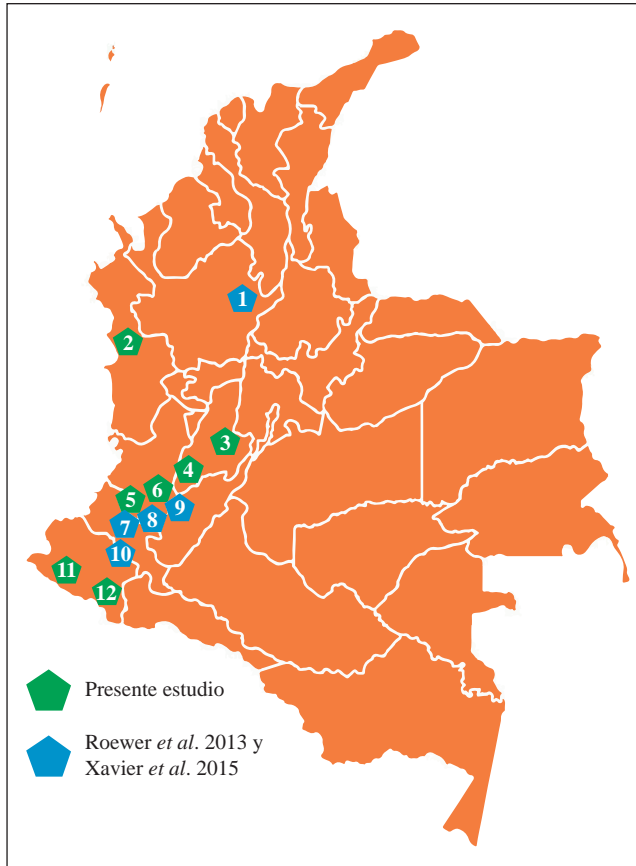


Figura 1. Ubicación geográfica de los centros de recolección de las muestras indígenas. (1) Emberá chamí, Segovia – Antioquia. (2) Emberá duma, Bahía Solano – Chocó. (3) Pijao, El Guamo – Tolima. (4) Coyaima, Planadas – Tolima. (5) Nasa, Caldono – Cauca. (6) Nasa, Jambaló – Cauca. (7) Nasa, Popayán – Cauca. (8) Coconuco, Puracé – Cauca. (9) Guambiano, Silvia – Cauca. (10) Yanacona, La Vega – Cauca. (11) Awakwaiker, Ricaurte – Nariño. (12) Pastos, Córdoba – Nariño.

El presente estudio se rigió por la resolución 8340 de 1993 del Ministerio de la Protección Social y contó con el aval del Comité Institucional de Revisión de Ética Humana (CIREH) de la Facultad de Salud de la Universidad del Valle, protegiendo la confidencialidad de los participantes. Todas las muestras se obtuvieron con consentimiento informado y firmado por cada participante, así como por el gobernador de cada cabildo indígena.

Las muestras de sangre periférica fueron almacenadas a 4 °C con las respectivas medidas de bioseguridad. El ADN fue extraído utilizando el método de precipitación salina, “salting out”, (Miller, et al., 1988), cuantificado por espectrofotometría en un equipo NanoDrop 2000™ y almacenado a -20 °C.

Obtención de datos moleculares Y-SNP e Y-STR. Los datos moleculares utilizados en el presente estudio provienen de dos fuentes: los obtenidos directamente en nuestro laboratorio mediante el muestreo de 131 individuos y los resultados

de 73 individuos tomados de la literatura, los cuales fueron comparables debido a la metodología de obtención de datos Y-SNP y Y-STR.

Los Y-STR en las muestras Nasa (Caldono y Jambaló) y Pastos (Córdoba) se obtuvieron utilizando la batería AmpF ℓ STR® Yfiler™ (Applied biosystems). Ésta permite amplificar los *loci* DYS456, DYS389I, DYS390, DYS389II, DYS458, DYS19, DYS385a/b, DYS393, DYS391, DYS439, DYS635, DYS392, Y-GATA-H4, DYS437, DYS438 y DYS448 en una sola reacción de PCR (Pontes, et al., 2006), la cual se ejecutó en un termociclador Veriti®, los fragmentos obtenidos fueron separados mediante electroforesis capilar en un analizador genético 3130 (Applied biosystems). La asignación alélica se hizo con el software GeneMapper™ V 3.2, comparando el peso de cada fragmento con su respectiva escalera alélica.

Los Y-STR de las muestras Awakwaiker (Ricaurte), Coyaima (Planadas), Pijao (El Guamo-La Luisa) y Emberá duma (Bahía Solano) se tomaron de un estudio previo realizado en nuestro laboratorio (Rondón, 2009).

Los haplogrupos Y-cromosómicos se obtuvieron al analizar 8 Y-SNP definidos por el *Y Chromosome Consortium* (YCC), (Karafet, et al., 2008) que tipifica los principales linajes indígenas: Q-M242, Q1a2a1a1-M3, Q1a2a1a1a-M19, Q1a2a1a1b-M194, Q1a2a1a1c-M199-P292, Q1a2a1a1e-SA01 del haplogrupo Q y C-M130 del haplogrupo C (ISOGG, 2015). La tipificación de los Y-SNPs se llevó a cabo en las muestras Nasa (Caldono y Jambaló), Pastos (Córdoba), Awakwaiker (Ricaurte), Coyaima (Planadas), Pijao (El Guamo-La Luisa) y Emberá duma (Bahía Solano) mediante minisequenciación, utilizando la batería ABI PRISM® SNaPshot™ Multiplex System (Applied Biosystems) con los cebadores diseñados por Geppert y colaboradores (2011).

También se utilizaron datos Y-STR obtenidos con Y-filer y datos Y-SNP producto de minisequenciación de 26 hombres Emberá-Chamí de Segovia-Antioquia, 20 Guambianos (Misak) de Silvia-Cauca, 9 Coconucos de Puracé-Cauca, 12 Nasa (Páez) de Popayán-Cauca, 1 Pasto de Córdoba-Nariño y 5 Yanaconas de La Vega-Cauca reportados en artículos ya publicados de comunidades indígenas colombianas (Roewer, et al., 2013; Xavier, et al., 2015), (Figura 1), los datos de referencia y los del presente estudio son complementarios y comparables.

Análisis estadístico. A las muestras negativas para haplogrupos amerindios se les infirió el haplogrupo a partir de sus haplotipos usando el programa YPredictor versión 1.5.0 (<http://www.predictor.yADN.ru/>), posteriormente se determinaron sus porcentajes con respecto a las muestras positivas.

La estructura genética de las muestras positivas para haplogrupos amerindios fue calculada a partir de la matriz de datos de microsatélites con el programa Arlequín versión 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010), usando una AMOVA con estadísticos Rst, y un análisis de coordenadas principales (PCoA) a partir de las distancias genéticas corregidas de Nei empleando el programa GenAlEx versión 6.501 (Peakall

& Smouse, 2012). Adicionalmente, se infirió la estructura genética espacial con el programa Geneland implementado en R (**R Core Team**, 2015), utilizando la matriz Y-STR en combinación con las coordenadas geográficas del lugar de nacimiento de cada individuo.

Las relaciones filogenéticas se exploraron con redes de expansión mínima a partir de los haplotipos Y-STR con el programa Network versión 4.6.1.3 (**Bandelt, et al.**, 1999), empleando el algoritmo de unión promedio (*Median-Joining*) y ponderándolo con la tasa de mutación de cada Y-STR. Además, se construyeron árboles de inferencia filogenética con el algoritmo *Neighbor Joining* (NJ) en el programa MEGA versión 6.0 (**Tamura, et al.**, 2013), utilizando como matriz de distancias los valores pareados R_{ST} .

Finalmente, la correlación de matrices se evaluó con la prueba de Mantel en el programa R versión 3.1.2 (**R Core Team**, 2015), definiendo la matriz de distancias genéticas como los valores pareados de R_{ST} linearizados de Slatkin en base a los Y-STRs, la matriz de distancias lingüísticas según la propuesta de Dow y Karunaratna en el 2006 e información cladística disponible (**Vidal**, 2011; **Lewis, et al.**, 2014), así como la matriz de distancias geográficas con base en la longitud lineal en Km entre los puntos de muestreo.

Resultados

Diversidad haplogrupal en el cromosoma Y. En las poblaciones indígenas muestreadas en el presente estudio fueron observados los haplogrupos Q1a2a1a1*-M3 y Q1a2*-M346 (M242, xM3), los cuales son los generalmente reportados como los más abundantes entre la población indígena (Tabla 1S, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2148>). Los otros haplogrupos correspondieron a linajes de origen europeo (R), Africano (E) y otros como J, I, F, T y G. La muestra Pijao fue, en términos absolutos, la más pobre en linajes amerindios, seguida de Yanaconas y Coyaima, mientras que las muestras Nasa (Jambaló y Caldone), Emberas y Awa presentaron el mayor número de haplogrupos amerindios (Tabla 1).

Cuando se sumaron los resultados de las muestras colectadas en el presente estudio con los reportados en la

literatura para el occidente colombiano (**Roewer, et al.**, 2013; **Xavier, et al.**, 2015), se observó que en la mayoría de los grupos indígenas estudiados se presentan porcentajes de haplogrupos no amerindios inferiores al 23%. En este análisis se destacan los Emberá chamí, con solo 8% de haplogrupos no amerindios, mientras que en el otro extremo se ubican los Pijao y Yanaconas, con el 83% y 60%, respectivamente (Figura 2).

No se detectaron en ninguna de las poblaciones analizadas los haplogrupos Q1a2a1a1a-M19, Q1a2a1a1b-M194, Q1a2a1a1c-M199-P292, Q1a2a1a1e-SA01 ni C-M130 (Figura 2).

Diversidad genética patrilineal indígena. La distribución de las frecuencias alélicas de las 8 poblaciones amerindias del occidente colombiano es mostrada (Tabla 2S, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2149>). El microsatélite con el mayor número de alelos fue DYS385a/b, los Y-STRs DYS19 y DYS437 fueron los de menor número de alelos. La heterocigosidad esperada promedio más baja fue la del DYS635 (0,231), el cual llegó a valores de cero en las comunidades Emberá duma y Coconuco, otros marcadores que de modo similar presentaron heterocigosidades bajas fueron DYS438 (0,238), DYS19 (0,270), DYS437 (0,275) y DYS392 (0,399) y la heterocigosidad más alta fue DYS456 (0,717), valor que no varió mucho entre las etnias (s.d. 0,035) (Tabla 3S, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2150>).

Entre las muestras del presente estudio, la población de Pastos presentó dos haplotipos del haplogrupo Q1a2a1a1*-M3 con duplicaciones del Y-STR DYS448. A objeto de procesar los datos en los programas estadísticos, estos alelos se tomaron como perdidos.

Adicionalmente, fueron observados los siguientes alelos privados: en Pastos el alelo 20 de DYS389II, en Awakuaiker el 14 de DYS439 y el 19 de DYS458, en Emberá duma el 9 de DYS391, en Guambianos el 21 de DYS635, el 12 de DYS392 y 9 de DYS438, en Coyaimas el 24 de DYS635 y se destacan los Nasa con seis alelos privados, DYS456 alelo 11 y 13, DYS390 alelo 21, DYS458 alelo 13, DYS393 alelo 11

Tabla 1. Valores absolutos de los haplogrupos Y cromosómicos en las muestras del presente estudio.

Etnia	Población	Q-M3*	Q-M346*	R**	E**	Otros**
Nasa	Jambaló	30	0	3	0	3
	Caldone	26	0	2	2	0
Pastos	Córdoba	8	0	2	1	2
Awakuaiker	Ricaurte	8	0	1	0	1
Emberá duma	Bahía Solano	9	0	0	1	1
Coyaima	Planadas	7	6	3	2	1
Pijao	El Guamo	1	1	5	1	4

Los haplogrupos Q1a2a1a1-M3 (Q-M3) y Q1a2*-M346 (xM3) (Q-M242) se detectaron a través de Y-SNPs. **Los haplogrupos R, E y otros fueron predichos a partir de sus haplotipos Y-STRs.

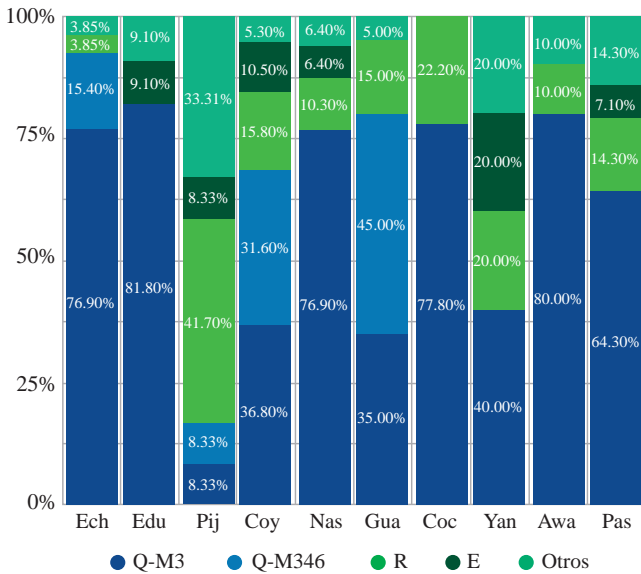


Figura 2. Porcentaje de haplogrupos Y-cromosómicos en los indígenas del occidente colombiano analizados. Los datos de Yanacunas (Yan, n=5), Emberá chamí (Ech, n=26), Coconuco (Coc, n=9) y Guambianos (Gua, n=20), doce datos de Nasa (Nas, n=78) y uno dato de Pastos (Pas, n=14) se tomaron de **Roewer, et al.** (2013) y **Xavier, et al.** (2015). 66 datos Nasa, 13 Pastos y las poblaciones Awakuaiker (Awa, n=13), Emberá-duma (Ebm, n=11), Pijao (Pij, n=12) y Coyaima (Coy, n=19), son datos del presente estudio. En la gráfica los etnias están ordenadas de norte a sur.

y DYS448 alelo 23 (Tabla 2S). Las muestras Yanacunas con origen amerindio no fueron analizadas, pues presentaron un número muy bajo de individuos como para ser significativos estadísticamente.

Estructura poblacional indígena. Para evaluar la estructura poblacional se propusieron tres hipótesis, en las cuales se agrupaban las poblaciones de muestras en base a su asignación (1) étnica, (2) lingüística y (3) departamental. Cuando se analizó la variación a través de AMOVA basada en la variación de los tamaños alélicos, se observó un mayor porcentaje de variación entre grupos cuando se usó

la hipótesis 1 (10,8%), no obstante, ninguno de los valores R_{CT} fue significativo, sin embargo, cuando se calcularon los valores de R_{ST} (0,15129) sí fueron significativos (resultados no mostrados).

En cuanto a los valores pareados de R_{ST} , estos presentan en general un nivel bajo de estructura. Sin embargo, solo algunos son significativos. Así, los Awakuaiker, Coconuco y Guambiano no presentan diferencias significativas entre ellos; de modo similar, Emberá duma, Guambiano y Coyaima; finalmente, Emberá chamí no presenta diferencias con Guambiano; ni los Nasa con Emberá duma. De esta forma, Pastos es el único grupo en presentar diferencias significativas con todos los otros grupos indígenas analizados (Tabla 2).

A través de un modelo de frecuencias alélicas no correlacionadas (Tabla 4S, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/476/2151>), se observó en el análisis espacial bayesiano que las muestras se dividen en un número K de poblaciones igual a dos, (Figura 3A), valor que presentó el mayor índice de densidad de iteraciones de cadenas de Makornikov – Monte Carlo (MCMC). En esta división, las muestras Pastos conformaron un grupo aparte de las demás muestras, (Figuras 3B y 3C), confirmando los resultados presentados en la tabla 2.

A partir de las distancias corregidas de Nei entre los grupos étnicos, se elaboró un análisis de coordenadas principales (PCoA), en el cual se visualiza la formación de un grupo conformado por Awakuaiker, Coyaima, Nasa y Emberá duma, y otro por Guambiano, Coconuco y Emberá chamí, la población de Pastos se encuentra aislada. Las dos coordenadas de esta gráfica explican el 73,19% de la variación genética (Figura 4).

El árbol NJ inferido a partir de la matriz de R_{ST} pareados, presenta a Emberá duma en la parte central de la gráfica en donde se agrupan con Coyaima y Nasa, Emberá duma también se relaciona con otro grupo conformado por dos ramas, una con Awakuaiker y Coconuco y otra con Guambiano y Emberá chamí; los Pastos, por su parte, se sitúan a una distancia mayor del grupo descrito, concordando con los análisis anteriores (Figura 5).

Tabla 2. Matriz de valores R_{ST} pareados y sus valores p con grupos por etnias.

R_{ST} p-valor	Nas	Emb	Ech	Awa	Gua	Coc	Pas	Coy
Nas	*	0,01808	0,18092	0,14167	0,12383	0,23185	0,12485	0,05045
Emb	0,26±0,06	*	0,10031	0,11013	0,01679	0,19800	0,21930	0,03864
Ech	0,00±0,00	0,04±0,02	*	0,19098	0,03813	0,18791	0,34733	0,20125
Awa	0,00±0,00	0,05±0,02	0,00±0,00	*	0,07355	0,06783	0,27542	0,16027
Gua	0,00±0,00	0,33±0,05	0,09±0,03	0,11±0,02	*	0,07443	0,27052	0,08410
Coc	0,00±0,00	0,01±0,01	0,00±0,00	0,14±0,02	0,15±0,03	*	0,36115	0,19626
Pas	0,01±0,01	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	*	0,25466
Coy	0,01±0,01	0,14±0,02	0,00±0,00	0,03±0,02	0,09±0,03	0,02±0,01	0,00±0,00	*

Nas = Nasa, Pas = Pastos, Awa = Awakuaiker, Emb = Emberá duma, Coy = Coyaima, Gua = Guambiano, Coc = Coconuco y Ech = Emberá chamí.

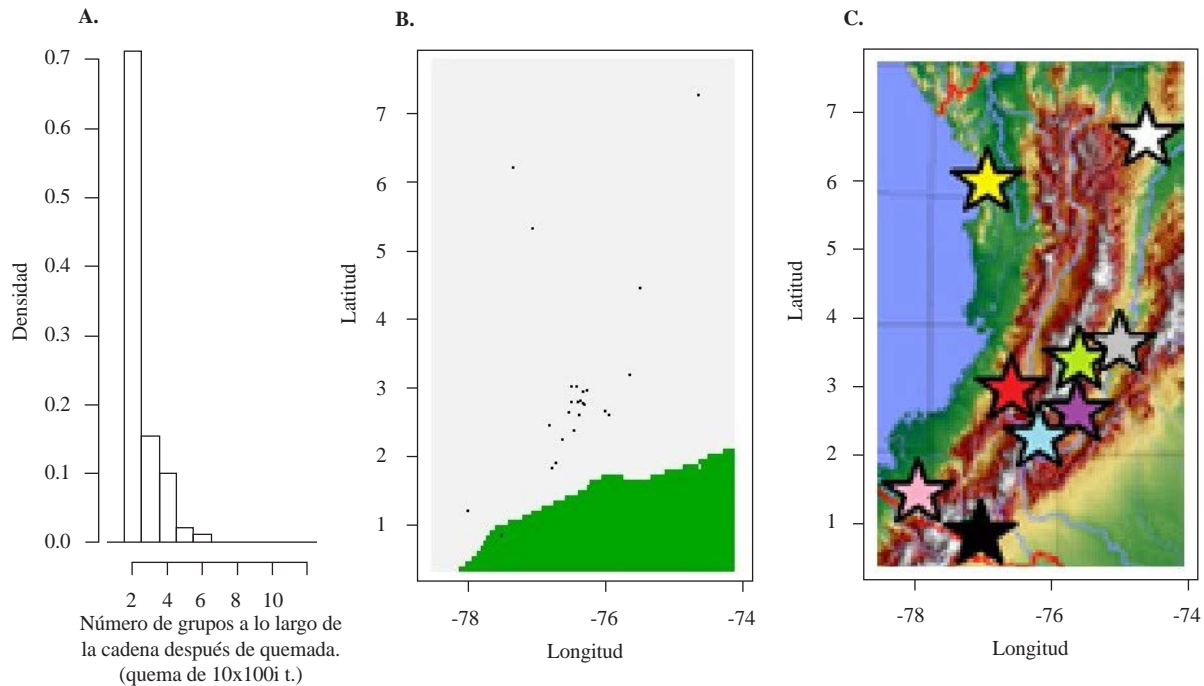


Figura 3. Agrupamiento espacial bayesiano de muestras con haplotipo amerindio. A) Mapa orográfico de Colombia con la ubicación de grupos indígenas: Nasa (rojo), Pastos (negro), Awakwaiker (rosa), Emberá duma (amarillo), Coyaima (verde), Pijao (Gris), Guambiano (violeta), Coconuco (azul) y Emberá chamí (blanco). B) Diagrama de Voronoi, donde cada punto representa el lugar de nacimiento de cada indígena analizado en el occidente de Colombia, algunos puntos pueden superponerse. C) Gráfica de densidad de probabilidad contra número poblaciones por el método Makornikov – Monte Carlo, $it =$ iteraciones.

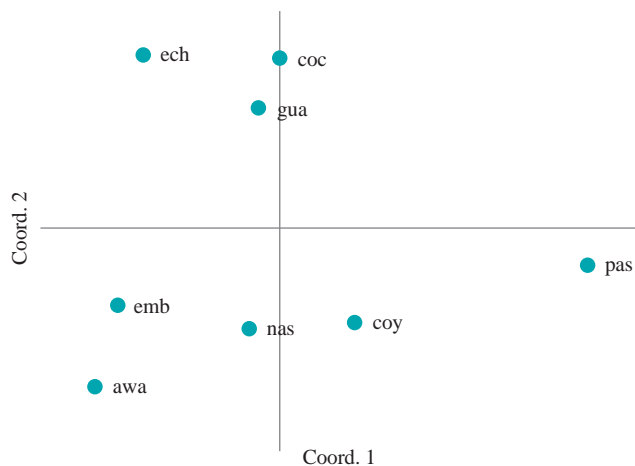


Figura 4. Análisis de coordenadas principales (PCoA) de la variación genética (*unbiased Nei distance*) entre los grupos étnicos. La coordenada 1 explica el 49,86% de la variación, la coordenada 2 el 23,33%, para un total de 73,19% de variación explicada. Nas = Nasa, Pas = Pastos, Awa = Awakwaiker, Emb = Emberá duma, Coy = Coyaima, Gua = Guambiano, Coc = Coconuco y Ech = Emberá chamí.

Al examinar la red expansión mínima de las muestras con haplogrupo Q1a2a1a1*-M3, se puede observar que los individuos Pastos que portan una duplicación del Y-STR DYS448 se separan del grupo central por cerca de seis mutaciones. Los

haplotipos de Emberá chamí se encuentra principalmente en dos ramas, del mismo modo los Awakwaiker, pero al lado opuesto de la gráfica. Los Coconuco se muestran relacionados a los Guambianos, el resto de las etnias se encuentran dispersos a lo largo de la red (Figura 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/476/2146>).

La red de expansión mínima de haplotipos con haplogrupo Q1a2*-M346 (M242, xM3), muestra un evento de expansión en los datos Guambianos, los haplotipos Coyaima parecen estar más relacionados con los Emberá chamí que con los Guambianos (Figura 1S).

Correlación de matrices de distancia. El test de Mantel para correlacionar las distancias geográficas y genéticas dio una correlación de $r = 0,154$ con p -valor = 0,296, y entre las distancias lingüísticas y genéticas un $r = 0,004878$ y p -valor = 0,445, por lo tanto, la estructura presente en las muestras puede deberse a factores diferentes de los lingüísticos o de la geografía plana (sin considerar la orografía).

Discusión

El presente estudio obtuvo datos de 10 grupos indígenas, sin embargo, dos de estos, los Pijaos y los Yanaconas, presentaron un número absoluto muy bajo de hombres con haplogrupo Y cromosómico amerindio, por lo cual no se analizaron más allá de su diversidad haplogrupal.

Composición haplogrupal indígena. Las altas frecuencias del haplogrupo Q1a2a1a1*-M3 (antes Q1a3a*),

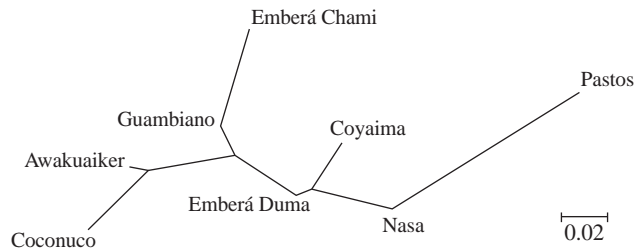


Figura 5. Árbol filogenético NJ a partir de una matriz R_{ST} en base a Y-STRs entre los grupos étnicos.

evidencia el origen amerindio de las muestras poblacionales en cuanto a la línea paterna se refiere (Tabla 1), pues este haplogrupo es el principalmente hallado en nativos de Sudamérica, comportamiento ya reportado (Roewer, *et al.*, 2013; Xavier, *et al.*, 2015). Entre las muestras Coyaima y Pijao siete individuos fueron positivos para Q-M242 y negativos para Q1a2a1a1-M3, estos individuos muy probablemente son Q1a2*-M346 (antes Q1a3*), puesto que no se encontraron reportes de Q*-M242 en Sudamérica y sí de Q1a2*-M346, además de existir un estudio previo en Pijaos de los municipios de Coyaima y Ortega en Tolima que reporta a Q1a2a1a1*-M3 y Q1a2*-M346 como los únicos linajes del haplogrupo Q presentes en estas muestras (Criollo-Rayó, 2012). Sin embargo, no se tiene confirmación molecular, dado que el SNP M346 no formó parte de los SNPs evaluados en el presente estudio, y por tanto nos referimos a estos individuos como Q1a2*-M346 (M242, xM3). En las poblaciones del equipo de Roewer (2013) sí se presenta confirmación molecular de Q1a2*-M346 en Emberá chamí y Guambiano, siendo en este último el haplogrupo más frecuente (Figura 2).

El origen asiático en los indígenas de Colombia. Los reportes de Q1a2*-M346 en diversos grupos indígenas de Colombia (Bortolini, *et al.*, 2003, Roewer, *et al.*, 2013, Criollo-Rayó, 2012 y Braga, 2015), incluido el presente estudio (Q1a2*-M346 (M242, xM3)), México, Perú y Bolivia (Sandoval, *et al.*, 2012), apoyan la hipótesis del origen asiático en una sola migración de la población amerindia con haplogrupo Q, sustentada por la presencia de este haplogrupo en el sur de Siberia pero ausente en poblaciones del este de Asia (Mongoles y Coreanos) y en muy baja frecuencia en poblaciones del este de Europa (Calmucos), según Malyarchuk y colaboradores (2011).

En el presente estudio no se encontró cromosomas con subhaplogrupos del Q1a2a1a1-M3, los cuales están asociados en bajas frecuencias a poblaciones andinas, especialmente en Perú, los Y-SNP M194, M199 y P292 solo se han reportado cada uno en un individuo (Battaglia, *et al.*, 2013 y Geppert, *et al.*, 2015), lo que podría explicar la escasa probabilidad de encontrarlos en el presente estudio. El Y-SNP SA01 reportado en poblaciones andinas peruanas (Quechua y Arawak) y bolivianas (Aymara) (Geppert, *et al.*, 2015), es posiblemente ocasionado por mutaciones muy recientes,

por lo que su presencia podría estar restringida a localidades más australes; y puede que el Y-SNP M19 detectado en indígenas colombianos Ticuna y Wayuu (Geppert, *et al.*, 2015), se encuentre asociado con poblaciones más al oriente de Colombia.

Tampoco se observó en el presente estudio el haplogrupo C-M130, por lo que la presencia C2*-M217 en los indígenas Waonari y Kichwa de Ecuador, los Wayuu de la frontera entre Colombia y Venezuela, y en las poblaciones americanas Navajo y Apache Na-Dené (Zegura, *et al.*, 2008; Geppert, *et al.*, 2011), sugeriría que pudo haber arribado de forma independiente a estos sitios, lo que refuerza la hipótesis de una migración marítima de este haplotipo hacia las Américas.

Miscegenación en las muestras indígenas. Haplogrupos no amerindios del cromosoma Y se observaron en todas las etnias evaluadas, sin embargo, poblaciones con pérdida total o parcial de la tradición lingüística como los Pastos, Yanaconas y Pijaos, presentan un incremento en la diversidad haplogrupal con cromosomas no amerindios en mayor medida que aquellas poblaciones indígenas que conservan su tradición lingüística como los Nasa o Emberás que presentan menos mezcla, en donde el aislamiento disminuye los niveles de diversidad y causa diferenciación de las poblaciones. La incursión de los haplogrupos no amerindios en las comunidades indígenas puede deberse a la influencia que tienen en el flujo génico los cascos urbanos asentados en sus cercanías. Un ejemplo ya reportado de esta situación es el de la población mestiza de Ibagué que presenta un flujo génico con los Pijao (Rondón, 2009), efecto que es menos pronunciado en los Coyaimas.

Las poblaciones indígenas evaluadas presentaron porcentajes variables, que van desde el 4% hasta el 20% de cromosomas que no obedecen a los haplogrupos R o E (bajo el predictor de haplogrupos), gran parte de estos se han referenciado en estudios anteriores como haplogrupos J e I de origen euroasiático en poblaciones Nasa, Pijao y Emberás. Se piensa que estos cromosomas incursionaron junto con los R1b en el arribo español a las Américas, puesto que en las poblaciones españolas ya se había generado un contacto con poblaciones de musulmanes, moros, judíos y norafricanos durante el medioevo europeo (Criollo-Rayó, 2012).

Estructura genética en el cromosoma Y. La fijación de determinados alelos en estas poblaciones puede ser ocasionada por la deriva génica, en donde los efectos de cuello de botella y efectos de fundador configuran los diversos linajes étnicos, convirtiendo estos alelos en marcadores Y-cromosómicos amerindios en las poblaciones indígenas colombianas en el occidente del país. Esto como posible consecuencia del pequeño tamaño de la población fundadora que colonizó el territorio colombiano y a la reducción de la población indígena durante el contacto español.

Es de tener en cuenta que la diversidad haplotípica de todas las comunidades indígenas fue alta, desde 0,810 en Coconucos hasta 1,0 en Emberá duma, sin variar demasiado,

lo cual podría ser efecto de tamaños muestrales pequeños. Sin embargo, no es el caso para poblaciones como los Nasa del presente estudio y los Emberá chamí **Roewer, et al.**, (2013), cuyas muestras fueron numerosas y aun así presentaron altas diversidades haplotípicas, indicando que las diferencias en el tamaño muestral presentan un efecto bajo en los resultados.

La prueba de AMOVA muestra un nivel bajo de subestructura genética, indicando gran flujo génico entre poblaciones indígenas, una posible consecuencia del colapso total de la población nativa por el contacto europeo, en donde muchos grupos desaparecieron por completo y ocurrieron fusiones de etnias además de la mezcla con no indígenas (**Mulligan, et al.**, 2004).

Todas las pruebas que intentan inferir el tipo de estructura entre las etnias estudiadas (Tabla 2) (Figuras 3, 4 y 5) muestran que los Pastos se encuentran aislados genéticamente de los demás grupos analizados. Estas diferencias poblacionales parecen no deberse a factores lingüísticos o de distancia geográfica plana (sin orografía), dado que la comparación de matrices no arrojó resultados significativos. Tanto en PCoA como en NJ (Figuras 4 y 5) se forman dos grupos centrales, el primero con Coyaima, Emberá duma y Nasa, en otros trabajos similares ya se había reportado una cercanía genética entre Nasa y Pijaos y estos a su vez con los Emberá katio (**Criollo-Rayó**, 2012), el segundo grupo con Guambiano, Emberá chamí y Coconuco, este grupo se encuentra más alejado de la costa Pacífica que el primero; La posición de los Awakuaiker cambia de acuerdo al tipo de análisis, en el PCoA está asociado con el primer grupo y en el NJ está asociado con el segundo, por lo que no se da en este punto una conclusión, pero es de tener en cuenta que perteneciendo al segundo concuerda con su cercanía lingüística con Coconuco y Guambiano.

Flujo de genes entre las comunidades del occidente. Se observó una coincidencia entre el flujo génico (número efectivo de migrantes) con la orografía colombiana, lo cual podría explicar las relaciones genéticas observadas en este estudio (Figura 2S, <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/476/2147>). De esta forma, se evidencia una tendencia de norte a sur en los números efectivos de migrantes, destacando que el flujo entre los Emberá chamí y los Emberá duma es muy bajo a pesar de estar ubicados en el norte del país y de ser comunidades lingüísticamente cercanas, pues los dialectos de la lengua emberá son ubicados en la familia Chocó; sin embargo, entre sus posiciones geográficas se encuentran las cordilleras occidental y central, que actuarían como una barrera física del flujo génico. El hecho de que el flujo génico de estas poblaciones se encuentre influenciado por esta barrera geográfica, es contrastante con las comunidades indígenas amazónicas colombianas en el valle geográfico, en las cuales la exogamia lingüística tiene un efecto mayor en su flujo génico que la geografía (**Braga, et al.**, 2012).

Los Emberá duma se comunicarían con las poblaciones Coyaima, Guambiano y Nasa por la costa Pacífica para luego conectar con Tierradentro, los Emberá chamí

conectarían con los Coyaima y Guambianos por el valle entre las cordilleras Central y Oriental, resaltando que estas poblaciones son las únicas en presentar el haplogrupo Q1a2*-M346 (M242, xM3), sugiriendo que fue por esta vía su migración hacia el sur. La comunicación de Guambiano, Coconuco y Awakuaiker, sería por las faldas de la cordillera de los Andes del lado occidental, los Pastos estarían aislados dado que se encuentra en el lado opuesto de la cordillera andina, es decir, el oriental.

Este comportamiento de las comunidades indígenas andinas, difiere del de las comunidades amazónicas del Vaupés, en las cuales las uniones maritales se llevan a cabo entre hablantes de lenguas indígenas distintas, incrementando la diversidad genética a través de este particular flujo génico, uno asimétrico, en el cual las mujeres son migrantes y los hombres se asientan en su territorio (**Braga, et al.**, 2012).

Redes de expansión mínima. Al realizar el análisis de redes de expansión mínima por el algoritmo de unión promedio para los haplotipos del haplogrupo Q1a2a1a1*-M3, parte de la población de Pastos, parte de Nasa y parte de Emberá chamí se alejaron del grupo central en cerca de 6 pasos mutacionales; estos individuos portaban alelos privados diferentes según la etnia (Figura 1S), y se destacan los Pastos con la duplicación de DYS448, donde estas y otras diferencias genéticas que los aíslan de los demás grupos analizados, pueden deberse a contactos precolombinos con grupos indígenas fuera de Colombia, de lo cual existe referencia histórica, asociándolos al imperio Inca, dado que compartían una frontera y estuvieron fuertemente influenciados por estos (**Kloosterman**, 1997). Por lo tanto, el flujo génico, y quizás el origen del grupo Pastos, no provenga del norte del continente sino del sur.

En la red de expansión mínima de Q1a2*-M346 (M242, xM3) se observó que los haplotipos Coyaima se relacionan más con los Emberá chamí que con los Guambianos (Figura 1S), consecuencia quizás del flujo génico direccionado de norte a sur del que se habló anteriormente.

Contraste del yADN con el mtADN. Finalmente, al comparar los resultados de la diversidad haplogrupal del cromosoma Y en estas poblaciones con los datos mitocondriales sobre estas mismas en otros estudios, se observa que el porcentaje de mitocondrias no amerindias es menor al de cromosomas Y no amerindios, comparando cada población con su par, la excepción a esta observación sería con los Emberá duma en los que fue al contrario y a su vez forma parte del grupo con influencia mitocondrial africana, a saber, Awakuaiker, Pijao del Guamo (La Luisa), Coyaima de Planadas y Emberá duma (**Rondón**, 2009).

Con respecto a estos, sus contrapartes patrilineales también presentan mezcla de origen africano, excepto Awakuaiker. En los Nasa, Pastos, Emberá chamí y Guambiano, el ADN mitocondrial fue exclusivamente amerindio (**Tosse**, 2014; **Xavier, et al.**, 2015), en cambio sus contrapartes cromosómicas-Y presentaron mezcla, especialmente los Pastos. En Coconucos y Yanaconas hubo mezcla

mitocondrial no amerindia, pero en porcentajes inferiores al 6% (Xavier, *et al.*, 2015), porcentaje mucho menor que en su contraparte en el Y, con lo cual se podría concluir que en la mayoría de las poblaciones indígenas analizadas se presenta un sesgo de apareamiento, siendo éste más marcado en los Pijaos (Y amerindios 8%; mtADN amerindio 91%), comportamiento de los grupos indígenas americanos previamente reportado (Rodas, *et al.*, 2003; Novembre & Ramachandran, 2011), la gran excepción fueron los Emberá duma (cromosoma Y amerindio 82%; mtADN amerindio 79%).

El comportamiento migratorio de los linajes masculinos puede diferir de los femeninos, por lo cual se esperaría que al efectuar análisis similares a los del presente estudio en la herencia matrilineal de las muestras, el resultado de las relaciones filogenéticas podría ser diferente al de su contraparte patrilineal.

Conclusiones

El haplogrupo observado con mayor frecuencia (58% en promedio) en la muestra estudiada fue el Q1a2a1a1*-M3. Exceptuando Pijao y Coyaima los demás grupos indígenas presentaron en promedio una frecuencia inferior al 32% de haplogrupos no amerindios.

Los centros urbanos cercanos influyen la composición Y-haplogrupal de los grupos indígenas, lo que podría haber contribuido en el detrimento lingüístico nativo en aquellas comunidades con mayor grado de mezcla, nuevas investigaciones deben ser realizadas para su confirmación.

Variantes alélicas Y-STRs se sugieren como representativas de los haplogrupos indígenas del occidente colombiano para las muestras analizadas dado que en estos marcadores se presenta baja diversidad genética.

Los grupos indígenas del occidente tienen una estructura genética baja debido al flujo génico dado entre ellas, estando los Pastos aislados de los demás grupos indígenas analizados.

La posibilidad que la estructura genética y el flujo génico se encuentren regulados por la orografía en los grupos indígenas del occidente colombiano debe considerarse en futuras investigaciones. Los resultados aquí presentados sugieren la posible acción de las cordilleras como barreras físicas al flujo de migrantes.

Los Pastos, aislados genéticamente de otros indígenas, podrían estar relacionados con descendientes de los incas, dado su contacto precolombino.

Finalmente, se confirma el sesgo de apareamiento que tiende a relacionar cromosomas Y no amerindios con ADN mitocondrial amerindio en la parte mezclada de los grupos indígenas analizados, excepto con Emberá duma donde ocurre lo contrario.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los diferentes gobernadores de las comunidades indígenas estudiadas por autorizar la realización de la presente investigación y en especial a todos los individuos de las diferentes etnias participantes en este estudio.

A Brigitte Tosse, bacterióloga y laboratorista clínica, por su colaboración en la toma de las muestras.

A Fernando Rondón por su colaboración en la toma de algunas de las muestras utilizadas en el presente estudio. Su trabajo en nuestro laboratorio dio inicio al tipo de inquietudes motivo de esta investigación.

A la Universidad del Valle por apoyar financieramente la ejecución de esta investigación mediante proyecto CI 7747.

Información suplementaria

Tabla 1S. Tabla de haplotipos de las poblaciones indígenas del occidente colombiano con haplogrupo amerindio y coordenadas de mapa del lugar de nacimiento aproximado de los mismos. Los datos Y-STR en las poblaciones de Awakwaiker, Emberá duma, Pijao y Coyaima fueron tomados de Rodón (2009), sin embargo, todos los datos Y-SNP y los datos Y-STR de los Nasa (Caldono y Jambaló) y los Pastos pertenecen al presente estudio. Vea la tabla 1S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2148>

Tabla 2S. Frecuencias alélicas en haplotipos con haplogrupo amerindio por etnias. Vea la tabla 2S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2149>

Tabla 3S. Diversidad genética y haplotípica de los haplogrupos amerindios por etnias. Vea la tabla 3S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2150>

Tabla 4S. Parámetros en el análisis espacial con el programa Geneland. Vea la tabla 4S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2151>

Figura 1S. Red de expansión mínima por el algoritmo Media-joining de los haplotipos A) con el haplogrupo Q1a2a1a1*-M3 y B) el haplogrupo Q1a2*(xM3)-M346. Nas = nasa, Pas = pastos, Awa = awakwaiker, Emb = emberá duma, Coy = coyaima, Gua = guambiano, Coc = coconuco y Ech = emberá chamí. Pesos basados en la tasa de mutación de los Y-STR. La flecha señala los linajes Pasto con la duplicación de DYS448. Vea la figura 1S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2146>

Figura 2S. Hipótesis sobre el flujo génico de las poblaciones indígenas analizadas. Nas = nasa, Pas = pastos, Awa = awakwaiker, Emb = emberá duma, Coy = coyaima, Gua = guambiano, Coc = coconuco y Ech = emberá chamí. El grosor y color de las flechas indican la dirección y el nivel del flujo génico. La posición geográfica de las comunidades no está a escala. Nm = número de migrantes. Vea la figura 2S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/download/SuppFile/476/2147>

Contribución de los autores

FACC: procesamiento de las muestras biológicas, análisis de datos y escritura de la versión inicial del artículo. GB: diseño y supervisión del estudio, interpretación y análisis de resultados y revisión del manuscrito final.

Conflicto de intereses

Los autores manifiestan no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Aitken, N., Smith, S., Schwarz, C. & Morin, P. A. (2004). Single nucleotide polymorphism (SNP) discovery in mammals: a targeted-gene approach. *Mol Ecol.* **13** (6): 1423-1431.
- Arango, R. & Sánchez, E. (2004). *Los pueblos indígenas de Colombia en el umbral del nuevo milenio: población, cultura y territorio, bases para el fortalecimiento social y económico de los pueblos indígenas*. Bogotá D.C. Colombia Departamento Nacional de Planeación, Dirección de Desarrollo Territorial Sostenible.
- Bandelt, H. J., Forster, P. & Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *UMol Biol Evol.* **16** (1): 37-48.
- Barrantes, R., Smouse, P. E., Mohrenweiser, H. W., Gershowitz, H., Azofeifa, J., Arias, T. D. & Neel, J. V. (1990). Microevolution in lower Central America: genetic characterization of the Chibcha-speaking groups of Costa Rica and Panama, and a consensus taxonomy based on genetic and linguistic affinity. *Am J Hum Genet.* **46** (1): 63-84.
- Battaglia, V., Grugni, V., Perego, U. A., Angerhofer, N., Gomez-Palmieri, J. E., Woodward, S. R., Achilli, A., Myres, N., Torroni, A. & Semino, O. (2013). The First Peopling of South America: New Evidence from Y-Chromosome Haplogroup Q. *Plos One.* **8** (8): e71390. Recuperado de <https://journals.plos.org/plosone/>
- Bortolini, M. C., Salzano, F. M., Thomas, M. G., Stuart, S., Nasanen, S. P. K., Bau, C. H. D., Hutz, M. H., Layrisse, Z., Petzl-Erler, M. L., Tsuneto, L. T., Hill, K., Hurtado, A. M., Castro-De-Guerra, D., Torres, M. M., Groot, H., Michalski, R., Nymadawa, P., Bedoya, G., Bradman, N., Labuda, D. & Ruiz-Linares, A. (2003). Y-chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am J Hum Genet.* **73** (3): 524-539.
- Braga, Y., Arias, B. L. & Barreto, G. (2012). Diversity and genetic structure analysis of three amazonian amerindian populations of Colombia. *Col Med.* **43** (2): 133-140.
- Braga, Y. A. (2015). *Caracterización de la diversidad y la estructura genética amerindia del sur-oriente colombiano* (Tesis Doctoral). Universidad del Valle. Cali.
- Carvajal-Carmona, L. G., Soto, I. D., Pineda, N., Ortiz-Barrientos, D., Duque, C., Ospina-Duque, J., McCarthy, M., Montoya, P., Alvarez, V. M., Bedoya, G. & Ruiz-Linares, A. (2000). Strong Amerind/white sex bias and a possible Sephardic contribution among the founders of a population in northwest Colombia. *Am J Hum Genet.* **67** (5): 1287-1295.
- Colombia. Departamento Administrativo Nacional de Estadística. (2007). *Colombia una nación multicultural: su diversidad étnica*. Manuscrito inédito. Recuperado de https://www.dane.gov.co/files/censo2005/etnia/sys/colombia_nacion.pdf
- Criollo-Rayó, Á. A. (2012). *Caracterización molecular de la variación genética en cuatro etnias indígenas (Pijao, Páez, Emberá y Zenú) y dos poblaciones mestizas de Colombia (Tolima y Córdoba) mediante marcadores del mADN, NRY y AIMS* (Tesis de Maestría). Universidad del Tolima. Ibagué.
- Díaz, L. F. (2010). *Análisis de 17 loci de STR de cromosoma Y en las poblaciones de Bogotá y Santander con fines genético-poblacionales y forenses* (Tesis de Maestría). Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá D.C.
- Dow, D. & Karunaratna, A. (2006). Developing a multidimensional instrument to measure psychic distance stimuli. *J Int Bus Stud.* **37** (5): 578-602.
- Excoffier, L. & Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Res.* **10** (3): 564-567.
- Franco, C. F. A. (2016). *Variabilidad genética en poblaciones humanas indígenas del centro y suroccidente colombiano mediante el uso de marcadores ligados al cromosoma Y* (Tesis de Maestría). Universidad del Valle. Cali.
- Geppert, M., Ayub, Q., Xue, Y., Santos, S. B., Ribeiro-Dos-Santos, A., Baeta, M., Núñez, C., Martínez-Jarreta, B., Tyler-Smith, C. & Roewer, L. (2015). Identification of new SNPs in native South American populations by resequencing the Y chromosome. *Forensic Sci Int: Genet.* **15**: 111-114.
- Geppert, M., Baeta, M., Núñez, C., Martínez-Jarreta, B., Zweynert, S., Vacas-Cruz, O. W., González-Andrade, F., González-Solorzano, J., Nagya, M. & Roewer, L. (2011). Hierarchical Y-SNP assay to study the hidden diversity and phylogenetic relationship of native populations in South America. *UForensic Sci Int: Genet.* **5** (2): 100-104.
- Gómez, A., Ávila, S. J. & Briceño, I. (2008). De genotipos e isonimias: análisis de correlación entre el apellido y el patrimonio genético heredado en el cromosoma Y en la población de tres departamentos del suroccidente colombiano. *Biomédica.* **28** (3): 357-370.
- ISOGG, International Society of Genetic Genealogy (2015). *Y-ADN Haplogroup Tree 2015*. Manuscrito inédito. Recuperado de <http://www.isogg.org/tree/>
- Karafet, T. M., Mendez, F. L., Meilerman, M. B., Underhill, P. A., Zegura, S. L. & Hammer, M. F. (2008). New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Res.* **18** (5): 830-838.
- Kayser, M., Roewer, L., Hedman, M., Henke, L., Henke, J., Brauer, S., Krüger, C., Krawczak, M., Nagy, M., Dobosz, T., Szibor, R., De-Knijff, P., Stoneking, M. & Sajantila, A. (2000). Characteristics and frequency of germline mutations at microsatellite loci from the human Y chromosome, as revealed by direct observation in father/son pairs. *Am J Hum Genet.* **66** (5): 1580-1588.
- Keyeux, G., Rodas, C., Gelvez, N. & Carter, D. (2002). Possible migration routes into South America deduced from mitochondrial DNA studies in Colombian Amerindian populations. *Hum Biol.* **74** (2): 211-233.
- Kloosterman, J. (1997). *Identidad indígena, entre romanticismo y realidad*. Quito, Ecuador. Ediciones Abya-Yala.
- Lewis, M. P., Simons, G. F. & Fennig, C. D. (2014). *Ethnologue: Languages of the World*. Manuscrito inédito. Recuperado de <http://www.ethnologue.com/>
- Malyarchuk, B., Derenko, M., Denisova, G., Maksimov, A., Wozniak, M., Grzybowski, T., Dambueva, I. & Zakharov, I. (2011). Ancient links between Siberians and Native Americans revealed by subtyping the Y chromosome haplogroup Q1a. *J Hum Genet.* **56** (8): 583-588.
- Mesa, N. R., Mondragón, M. C., Soto, I. D., Parra, M. V., Duque, C., Ortiz-Barrientos, D., García, L. F., Velez, I. D., Bravo, M. L., Múnica, J. G., Bedoya, G., Bortolini, M. C. & Ruiz-Linares, A. (2000). Autosomal, mtDNA and Y Chromosome Diversity in Amerinds: Pre- and Post-Columbian Patterns of Gene Flow in South America. *Am J Hum Genet.* **67** (5): 1277-1286.

- Miller, S. A., Dykes, D. D. & Polesky, H. F.** (1988). A simple salting out procedure for extracting ADN from human nucleated cells. *UNucleic Acids Res.* **16** (3): 1215.
- Mulligan, C. J., Hunley, K., Cole, S. & Long, J. C.** (2004). Population genetics, history, and health patterns in native americans. *UAnnu Rev Genomics Hum Genet.* **5**: 295-315.
- Novembre, J & Ramachandran, S.** (2011). Perspectives on human population structure at the cusp of the sequencing era. *Annu Rev Genomics Hum Genet.* **12**: 245-274.
- Peakall, R. & Smouse, P. E.** (2012). GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics.* **28** (19): 2537-2539.
- Pontes, M. L., Abrantes, D., Lima, G., Cainé, L., Pereira, M. J., Matos, P. & Pinheiro, F.** (2006). AmpF ℓ STR Y-filer: A new tool for rapid Y-STR forensic haplotyping. *UInt Congress Series.* **1288**: 180-182.
- R Development Core Team.** (2015). *R: A language and environment for statistical computing.* Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <http://www.R-project.org>
- Rodas, C., Gelvez, N. & Keyeux, G.** (2003). Mitochondrial DNA studies show asymmetrical amerindian admixture in afro-colombian and mestizo populations. *Hum Biol.* **75** (1): 13-30.
- Rondón, F., Vallejo, G., Osorio, E. & Barreto, G.** (1999). Frecuencias haplotípicas mitocondriales en la comunidad indígena Coyaima del departamento del Tolima, Colombia. *Rev Asoc Col Ciencias Biol.* **11**: 45-53.
- Rondón, F.** (2009). Estudio de la variabilidad genética en poblaciones humanas del centro y suroccidente colombiano, mediante el uso de marcadores moleculares (Tesis Doctoral). Universidad del Valle. Cali.
- Roewer, L., Nothnagel, M., Gusmão, L., Gomes, V., González, M., Corach, D., Sala, A., Alechine, E., Palha, T., Santos, N., Ribeiro-Dos-Santos, A., Geppert, Maria; Willuweit, Sascha; Nagy, Marion; Zweynert, Sarah; Baeta, Miriam; Núñez, C., Martínez, B., González, F., Fagundes, E., Aparecida, D., Builes, J., Turbón, D., Lopez, A., Arroyo, E., Toscanini, U., Borjas, L., Barletta, C., Ewart, E., Santos, S. & Krawczak, M.** (2013). Continent-wide decoupling of Y-chromosomal genetic variation from language and geography in native South Americans. *Plos Genetic.* **9** (4): e1003460. Recuperado de <https://journals.plos.org/plosgenetics/>
- Sandoval, J., Lacerda, D., Jota, M., Salazar, A., Vieira, P., Acosta, O., Cuellar, C., Revollo, S., Fujita, R., Santos, F. & The Genographic Project Consortium.** (2013). The genetic history of indigenous populations of the peruvian and bolivian altiplano: the legacy of the Uros. *Plos One.* **8** (9): e73006. Recuperado de <https://journals.plos.org/plosone/>
- Sun, G., Mcgarvey, S. T., Bayoumi, R., Mulligan, C. J., Barrantes, R., Raskin, S., Zhong, Y., Akey, J., Chakraborty, R. & Deka, R.** (2003). Global genetic variation at nine short tandem repeat loci and implications on forensic genetics. *European Journal of Human Genetics.* **11** (1): 39-49.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S.** (2013). MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *UMol Biol Evol.* **30** (12): 2725-2729.
- Tosse, D. B.** (2014). Diversidad genética en tres grupos amerindios del suroccidente Colombiano (Tesis de Maestría). Universidad del Valle. Cali.
- Vidal, M.** (2011). Cómo clasificar las clasificaciones IV, El gran reto: un dendrograma de todas las lenguas. *Punto y coma.* **123** (5): 35-45.
- Xavier, C., Builes, J. J., Gomes, V., Ospino, J. M., Aquino, J., Parson, W., Amorim, A., Gusmão, L. & Goios, A.** (2015). Admixture and genetic diversity distribution patterns of non-recombining lineages of Native American ancestry in Colombian populations. *Plos One.* **10** (3): e0120155. Recuperado de <https://journals.plos.org/plosone/>
- Zegura, S. L., Karafet, T. M., Zhivotovsky, L. A. & Hammer, M. F.** (2004). High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of native american Y chromosomes into the Americas. *Mol Biol Evol.* **21** (1): 164-175.

Chaotic and regular motion around objects with quadrupolar and octupolar deformation.

Framsol López-Suspes^{1,2}, Jerson I. Reina^{1,2} and Guillermo A. González^{2,*}

¹Departamento de Ciencias Básicas, Universidad Santo Tomás, Bucaramanga, Colombia

²Escuela de Física, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia

Abstract

Regular and chaotic test particle motion in axially symmetric gravitational fields due to bodies with quadrupolar and octupolar deformation are studied using Poincaré surfaces of section. We find that inclusion of the octupolar term induces a distortion in the KAM curves corresponding to regular trajectories, as well as an increasing in chaoticity. The fact the switching on of the octupolar moment it increases chaoticity and leads to the apparition of spindle torus, can be seen even in the case corresponding to oblate deformation, which commonly presents regular motion. Thus, the results here obtained are the generalization, for the case of Newtonian gravity, of those previously obtained by Heiss, W. D., Nazmitdinov R. G. & Radu, S. (1994) and Li, J. (1998) for harmonic oscillators.

Key words: Stellar dynamics; galaxies: kinematics and dynamics; chaotic dynamics.

Movimiento caótico y regular alrededor de objetos con deformación cuadrupolar y octupolar.

Resumen

Movimiento regular y caótico de partículas de prueba en campos gravitacionales axialmente simétricos debido a cuerpos con deformación cuadrupolar y octupolar es estudiado usando superficies de sección de Poincaré. Encontramos que la inclusión del término octupolar induce una distorsión en las curvas KAM correspondiente a trayectorias regulares, así como un aumento en la caoticidad. El hecho de que la activación del momento octupolar incremente la caoticidad y lleve a la aparición de regiones inestables, puede ser visto aún en el caso correspondiente a deformación oblata, la cual comúnmente presenta movimiento regular. Así, los resultados aquí obtenidos son la generalización, para el caso de gravedad Newtoniana, de los obtenidos previamente por Heiss, W. D., Nazmitdinov, R. G. & Radu, S. (1994) y Li, J. (1998) para osciladores armónicos.

Palabras clave: Dinámica estelar; galaxias: cinemática y dinámica; dinámica caótica.

Introduction

As is suggested by a wide variety of observational evidences, many astrophysical objects can be modeled as axially symmetric bodies with prolate or oblate deformation, see Cooray, A. R. (2000), Davies, R. L. & Birkinshaw, M. (1986), Fasano, G. & Vio, R. (1991) and Moura, A. & Letelier, P. S. (2000). As an example, it is known that the Earth has non vanishing quadrupolar and octupolar moments, as a consequence of its oblate shape (Boccaletti, D. & Pucacco, G., 2004). Also, many galaxies with a large disc component can be assumed as axisymmetric oblate bodies with a large quadrupolar moment and, in some cases, with a significant octupolar deformation due to the remaining components like the halo (Helmi, A., 2004).

Likewise, there are galaxy clusters with a cigarlike shape (Cooray A. R., 2000) and many dwarf galaxies that can be considered as nearly axisymmetric prolate deformed objects (Ryden, B. S., 1996) with a non negligible octupolar moment. Also, some observational data on the sphericity of galaxy clusters suggest that triaxial galaxy models are more consistent

with a prolate rather than an oblate distribution (Cooray A. R., 2000). Other triaxial galaxy models with only quadrupole approximations, have been built, e.g., by Schwarzschild, M. (1979) and Aquilano *et al.* (2007). On the other hand, the study of the analytical treatment of bifurcations of families of resonant thin tubes in axisymmetric galactic potentials was considered by Pucacco, G. (2009).

There are also models of oblate and prolate galaxies constructed through the dynamics of particles by numerical simulation of N-bodies (stars). These models of elliptical galaxies are self-consistent and can be found through the surfaces of section type box, tube and chaotic orbits, according to the effective potential (Contopoulos *et al.*, 2002). Numerical models are variable, but always aimed to describe their morphology, surface luminosity profile, mass-light ratio, velocity dispersion profile, the line-of-sight velocity distribution curve and dark

*Correspondencia:

Guillermo A. González, guillermo.gonzalez@saber.uis.edu.co

Received: June 16, 2017

Accepted: August 30, 2017

matter haloes (Capuzzo-Dolcetta *et al.*, 2007, Jalali, M. A. & Sobouti, Y., 1998, Jeon *et al.*, 2009, Kimm, T. & Yi, S. K., 2007, Sereno *et al.*, 2006, Valluri *et al.*, 2010, Zhenglu, J. , 2009).

Now, although the quadrupolar moment is usually considered to be the major deviation from the spherical symmetry, there are situations where the octupolar deformation play a comparable role, from the molecular level (Hamamoto *et al.*, 1991, Fraendorf, S. & Pashkevich, V. V., 1993) to the astrophysical context. There is evidence that dark matter clusters and groups may have substructure with a significant octupole deformation (Irwin, J. & Shmakova, M., 2006), which can be revealed by studying the motion of freely falling objects.

In consequence, the motion of test particles around such stellar objects is a problem of wide physical interest. The case of attraction centers described by monopolar plus quadrupolar terms has been extensively studied, from a classical and relativistic standpoint, showing that the inclusion of external multipolar moments can induce chaos (Guéron, E. & Letellier, P. S., 2001, 2002). In Newtonian gravity, as well as in general relativity, chaos can be found when the source has prolate deformation and the chaoticity grows by increasing the quadrupolar moment. On the other hand, it seems to be that the case corresponding to oblate deformation does not lead to chaotic motion, indeed for a very large quadrupolar deformation. However, inclusion of octupolar deformation can also induce chaos, as it was shown by Heiss, W. D., Nazmitdinov, R. G. & Radu, S. (1994) and Li, J. (1998) in the case of an harmonic oscillator.

In this paper, we focus on astrophysical objects characterized by a non negligible octupolar moment in equilibrium (comparable with the quadrupolar deformation), so they can be described by a time independent potential. There are two important examples: axisymmetric galaxies with a prominent disc surrounded by a deformed halo, and a prolate deformed cluster of galaxies composed by an amount of dark matter with substructure (Irwin, J. & Shmakova, M., 2006). In both cases, the dark component is responsible for the octupolar contribution and, as we shall show, it introduces new features in the orbital behavior of test particles.

We investigate the test particle motion in axially symmetric gravitational potentials that are the sum of monopolar, quadrupolar and octupolar terms (only external multipole moments will be considered). We analyze the effect that octupole deformation introduces in the phase-space structure associated to orbits. The paper is organized as follows. First, we define the form of the gravitational potential, present the Newtonian equations of motion, and show that the motion is restricted to a three-dimensional phase-space. Then, we perform the analysis by examining how the structure of the Poincaré surfaces of section is determined by the octupolar moment. So we find that, even in the case of oblate deformation, modest values of the octupolar moment induce significant changes in the phase-space structure. Finally, we summarize our main results.

The Gravitational Potential

Suppose that we have a known mass distribution and we want to find the potential or field outside the region where the source is. Consequently, the gravitational potential Φ that we are considering is a solution of the Laplace's equation (Arfken and Weber, 2005)

$$\nabla^2 \Phi = 0.$$

Consider a distribution of mass $\rho(\vec{r}')$, confined to a region with $r < R$ (with Δm the mass in a small volume $\Delta V = \Delta x \Delta y \Delta z$) at the point \vec{r}' , thus $\Delta m = \rho(\vec{r}') \Delta V$. Let's expand the resulting gravitational potential for $r > R$ (Griffiths, D., 1999, Jackson, J. D., 1998)

$$\Phi(\vec{r}) = -G \int_V \frac{\rho(\vec{r}') d^3 x'}{|\vec{r} - \vec{r}'|},$$

where G is the gravitational constant and $d^3 x' = dx' dy' dz'$ is a three-dimensional volume element at \vec{r}' .

To define the multipolar moments, we develop an expansion of the gravitational potential of an arbitrary localized mass distribution in powers of $|\vec{r} - \vec{r}'|^{-1}$, that is

$$\Phi(\vec{r}) \sim \sum_{n=0}^{\infty} \frac{1}{r^{n+1}} \int (r')^n P_n(\cos \theta') \rho(\vec{r}') d^3 x',$$

where θ' is the angle between \vec{r} and \vec{r}' , and P_n is the Legendre polynomial of order n . The above expression in explicit form is

$$\Phi(\vec{r}) \sim \frac{1}{r} \int \rho(\vec{r}') d^3 x' + \frac{1}{r^2} \int r' \cos \theta' \rho(\vec{r}') d^3 x' + \dots$$

The term $n = 0$ (monopole), is the mass of the source, $n = 1$ should be the mass dipole, the third term is the mass quadrupole and so on (according to 2^n poles). However, the mass dipole and the mass quadrupole do not have an analog in gravitation because there is not a counterpart $-M$ to form the mass dipole. Evidently, the potential of a quadrupole goes like $1/r^3$ and as $1/r^4$ in an octupole, as we might have anticipated.

The expression that includes all the terms of exact development of the gravitational potential considering cylindrical symmetry can be written as (Fernandez, A. , 2005)

$$\Phi(\vec{r}) = \frac{-GM}{r} \left(1 - \sum_{n=2}^{\infty} \frac{C_n}{r^n} P_n(\cos \theta) \right),$$

where the constants C_n are related with the multipole moments of mass, and M is the mass of the source. Moreover, the terms with n odd are asymmetric respect to the north and the south, e.g. C_3 is related with objects in shape of pear (octupole). The term corresponding to $n = 2$ is associated with the flattened or elongated deformation of the objects.

The Equations of Motion

Consider a test particle moving in the axially symmetric gravitational field generated by a stellar body with quadrupolar and octupolar deformation. In cylindrical coordinates (R, z, φ) , the potential has the form (Binney and Tremaine, 2008)

$$\Phi(R, z) = -\frac{\alpha}{\sqrt{R^2 + z^2}} - \frac{\beta(2z^2 - R^2)}{2(R^2 + z^2)^{\frac{5}{2}}} - \frac{\gamma(2z^3 - 3zR^2)}{2(R^2 + z^2)^{\frac{7}{2}}}, \quad (1)$$

where α is the monopole term, which is equals to Gm , with m the total mass of the source and G the gravitational constant. The quadrupolar term, denoted by β , usually represents the major deviation from spherical symmetry. In particular, if $\beta > 0$ the source has prolate deformation and if $\beta < 0$ we have the case corresponding to oblate deformation. The octupolar moment γ describes the asymmetry of the source with respect to the equatorial plane, i.e. its "shape of pear" deformation.

Both β and γ are related to the source's density $\rho(R, z)$ through the equations (Binney and Tremaine, 2008)

$$\beta = 2\pi G \int_0^\infty r'^4 dr' \int_0^\pi d\theta' \sin \theta' P_2(\cos \theta') \rho(r', \theta'), \quad (2)$$

$$\gamma = 2G\pi \int_0^\infty r'^5 dr' \int_0^\pi d\theta' \sin \theta' P_3(\cos \theta') \rho(r', \theta'), \quad (3)$$

where we have used spherical coordinates $r = \sqrt{R^2 + z^2}$, $\cos \theta = z/\sqrt{R^2 + z^2}$ and P_l denotes the Legendre polynomial of order l .

The physical interest to analyze other terms of the multipolar expansion (quadrupolar and octupolar terms), is based in that they are directly related to the astrophysical objects in rotation or having a pear-shaped deformation, or both. When celestial objects have a non-negligible rotation, this produces an oblate deformation between the north and south poles, i.e. flattened at the poles as is the case of Earth. The contribution of the mass quadrupolar is extremely important for motion of test particle close to celestial object or artificial satellites close to Earth. Due to change of mass density, the astrophysical objects tend to be deformed, thus in the special case of Earth the octupolar term is necessary due to his pear form. In the context of general relativity, the mass quadrupole moment is important, due to that if this varies over time, it can cause gravitational radiation, equal to the electromagnetic radiation generated by oscillating electric or magnetic dipoles and higher order multipoles. Although, only quadrupole and higher moments (octupole) are known to can radiate gravitationally.

The motion of a test particle in a gravitational field described by (1), obeys the relations (López-Suspes, F. & González, G. A., 2013)

$$\dot{R} = V_R, \quad (4)$$

$$\dot{z} = V_z, \quad (5)$$

$$\dot{V}_R = -\frac{\partial}{\partial R} \Phi_{eff}(R, z), \quad (6)$$

$$\dot{V}_z = -\frac{\partial}{\partial z} \Phi_{eff}(R, z), \quad (7)$$

where $\Phi_{eff}(R, z)$ is the effective potential, given by

$$\Phi_{eff}(R, z) = \Phi(R, z) + \frac{\ell^2}{2R^2}. \quad (8)$$

Here, $\ell = R^2 \dot{\varphi}$ is the axial specific angular momentum that is conserved as a consequence of the axial symmetry. The second integral of motion is the total specific energy

$$\mathcal{E} = \frac{1}{2}(V_R^2 + V_z^2) + \Phi_{eff}(R, z). \quad (9)$$

According to eqs. (4)-(9), the motion is restricted to a three dimensional phase space (R, z, V_R) . This fact enable us to introduce the Poincaré surfaces of section method, in order to investigate the trajectories of test particles. Note that the orbit of particle is confined to the plane defined by the effective potential, known as meridional plane. The numerical integration is performed through the Runge-Kutta method of fourth order and by checking that energy is conserved within a tolerance of 10^{-10} . The initial conditions necessary to solve the differential equations system of motion can be obtained as follows: we select the conditions for the initial positions, i.e.

$R(t = 0) = R_0, z(t = 0) = z_0$, according to the contour of the effective potential, which are obtained when total specific energy is equal to a constant. Then an initial condition is fixed for the vertical speed $\dot{z}(t = 0) = \dot{z}_0$, and finally we can determine from the constraint (9), the initial condition for the radial velocity $\dot{R}(t = 0) = \dot{R}_0$.

Chaos Induced by Octupolar Deformation

Currently exist reports on the chaotic behavior of test particles moving around gravitational fields produced for superposition of monopole and oblate quadrupole (Letelier *et al.*, 2011). Likewise there are numerical evidences that orbits of particles moving around a monopole plus an prolate quadrupole are chaotic (Guéron, E. & Letelier, P. S., 2001). In Newtonian gravity has been studied chaotic behaviors through of test particle of some configurations of matter that may have an interest in astrophysics, like the investigation on the integrability of oblique orbits of the test particles around gravitational fields produced for superposition of black-hole and thin disk (Saa, A. & Venegeroles, R., 1999), or around gravitational fields generated of a monopole and a thick disk (Saa, A., 2000), and gravitational field with dipoles (Ju-Hua, C. & Yong-Jiu, W., 2003). Accordingly, we considered bodies with prolate or oblate deformation plus octupolar moment, we presented some surface of section for different values of octupolar term, one can confirmed that the parameter of “shape-of-pear” deformation induced a chaotic behavior.

In figure 1 we plot a typical $z = 0$ surface of section corresponding to motion of a test particle in presence of a gravitational field due to a prolate deformed source, whose octupolar moment vanishes. We note a central and lateral regular regions composed by ring tori (ring KAM curves). They are enclosed by a chaotic region containing two small resonant islands near its top and bottom edges. In figure 1(a) we show Poincaré section for some orbits with $\ell = 0.9$ and $\mathcal{E} = -0.4$, in a potential with $\alpha = 1, \beta = 0.3$ and $\gamma = 0$. In figure 1(b) we change the value of the octupolar moment ($\gamma = 0.02$), maintaining the same prolate deformation. The resulting surface of section presents a more prominent chaotic region, since in this case the outer zones of resonant islands have overlapped. The regular regions now contains “spindle” torus. They can be viewed clearly in the central region and scarcely insinuated in the lateral zone. In figure 1(c), as a consequence of increase the octupolar moment to $\gamma = 0.04$, the chaotic region is more prominent (the lateral regular zone has disappeared), as well as the central spindle KAM curves. In this path we keep the values $\ell = 0.9, \mathcal{E} = -0.4, \alpha = 1, \beta = 0.3$. In this figure, we can see as the inclusion of the octupolar term affect the structure of phase space. We can see as the stable regions presents now a stochastic behavior.

In figure 2 we show the effect caused by the progressive rise in the octupolar deformation, starting from a regular prolate situation. In particular, we show the Poincaré section for $\ell = 1.1, \mathcal{E} = -0.32, \alpha = 1, \beta = 0.2$ and the cases (a) $\gamma = 0$, (b) $\gamma = 0.02$, (c) $\gamma = 0.04$, and (d) $\gamma = 0.06$. In each one, the orbits are generated by the initial conditions (i) $z = 0, R = 0.91, V_R = 0$, (ii) $z = 0, R = 0.78, V_R = 0$, and (iii) $z = 0, R = 1.16, V_R = 0.18$.

In figure 3 we display the trajectories in the meridional plane with initial conditions $z = 0, R = 0.78, V_R = 0$, and the same parameters considered above. Again we have the cases (a) $\gamma = 0$, (b) $\gamma = 0.02$, (c) $\gamma = 0.04$, and (d) $\gamma = 0.06$. The fact

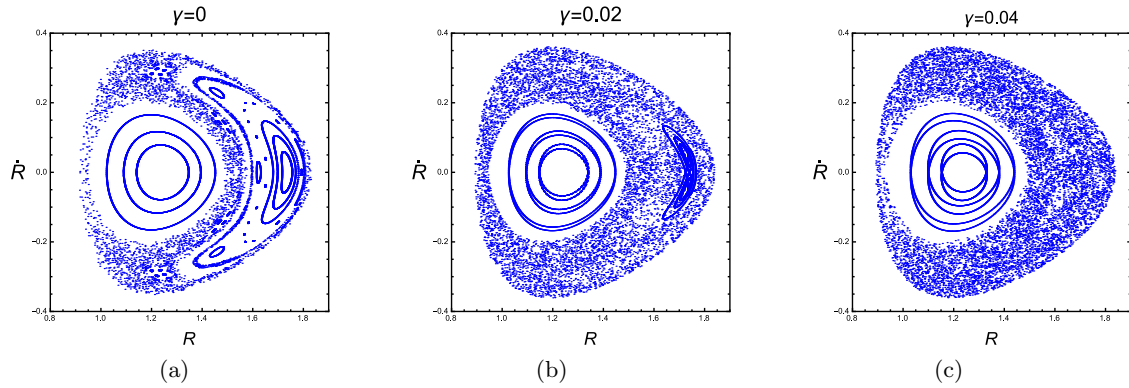


Figure 1. Surfaces of section for some orbits with $\ell = 0.9$, $\mathcal{E} = -0.4$, in a potential characterized by $\alpha = 1$, $\beta = 0.3$ (prolate deformation), and (a) $\gamma = 0$, (b) $\gamma = 0.02$, and (c) $\gamma = 0.04$. In (c), we have a prominent chaotic zone enclosing three “spindle” KAM curves.

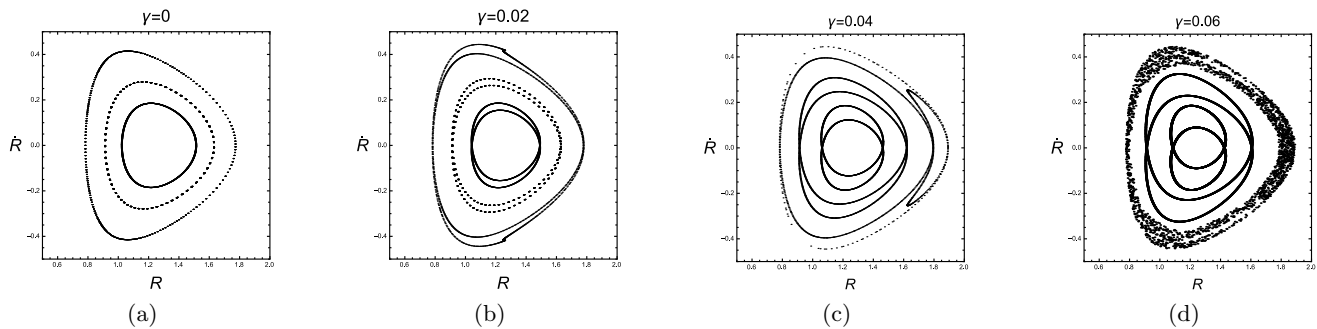


Figure 2. Surfaces of section for $\ell = 1.1$, $\mathcal{E} = -0.32$, $\alpha = 1$, $\beta = 0.2$ and (a) $\gamma = 0$, (b) $\gamma = 0.02$, (c) $\gamma = 0.04$, and (d) $\gamma = 0.06$. In each case, they are generated by three orbits with initial conditions (i) $z = 0$, $R = 0.91$, $V_R = 0$, (ii) $z = 0$, $R = 0.78$, $V_R = 0$, and (iii) $z = 0$, $R = 1.16$, $V_R = 0.18$.

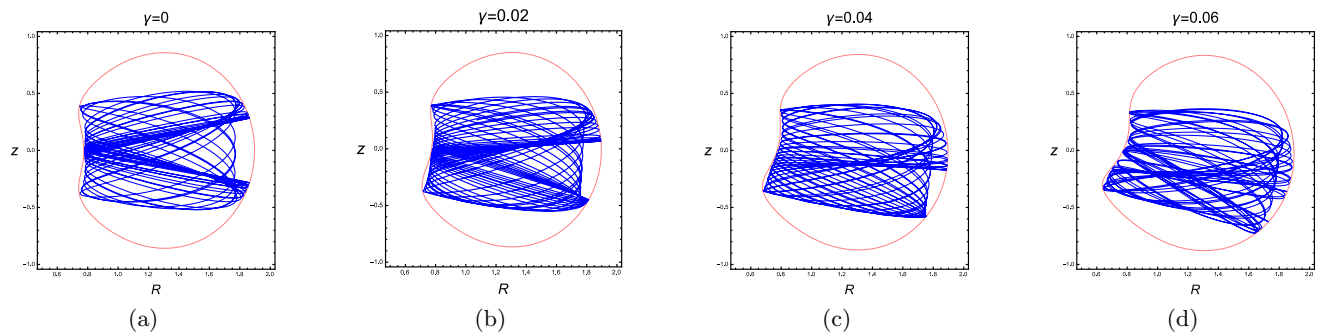


Figure 3. Orbits in the meridional plane with initial conditions $z = 0$, $R = 0.78$, $V_R = 0$ and the same parameters considered above. Again we have the cases (a) $\gamma = 0$, (b) $\gamma = 0.02$, (c) $\gamma = 0.04$, and (d) $\gamma = 0.06$.

the switching on of the octupolar moment it increases chaoticity and leads to the apparition of spindle torus, can be seen even in the case corresponding to oblate deformation, which commonly presents regular motion. In fact, some authors show numerical evidence that particles moving around a monopole plus an oblate quadrupole are not chaotic, however this result has been recently corrected by **Letelier et al.** (2011).

Finally, in figure 4 we show the transition from regularity to chaos by increasing γ . With $\mathcal{E} = -0.32$, $\ell = 1.1$ and $\beta = -0.2$, we start from (a) $\gamma = 0$, (b) $\gamma = 0.02$, (c) $\gamma = 0.04$, and (d)

$\gamma = 0.06$. The case (a) corresponds to a regular motion, the case (b) is also regular but the KAM curves has been distorted to spindles. In (c) the distortion is more prominent and finally, in (d), we note the apparition of a chaotic region enclosing the spindles.

Figure 5 shows the contours of the gravitational potential, in all paths we consider $\alpha=1$. In this plot we present the deformation of the source due to changes in the multipole moments of mass. To show the oblate deformation we consider $\beta = -0.3$ and for prolate deformation we chose $\beta = 0.3$ with octupolar

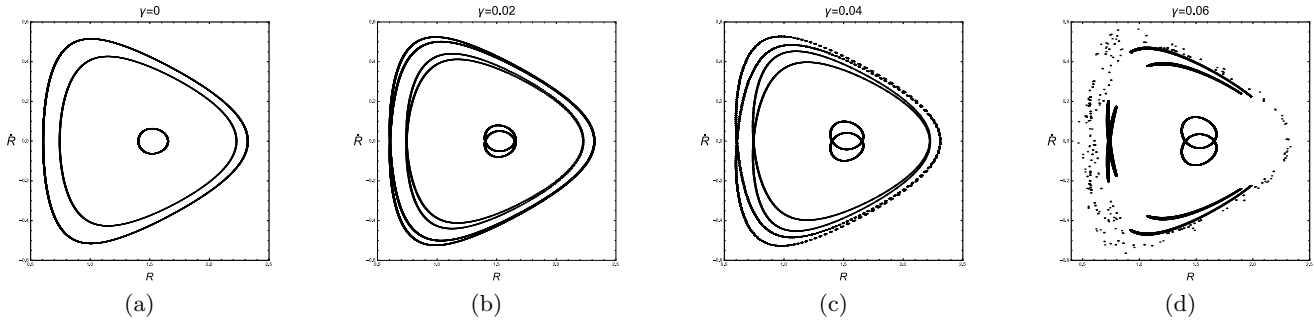


Figure 4. Surfaces of section for some orbits with $\ell = 1.1$, $\mathcal{E} = -0.32$, in a potential characterized by $\alpha = 1$, $\beta = -0.2$ and (a) $\gamma = 0$, (b) $\gamma = 0.02$, (c) $\gamma = 0.04$, and (d) $\gamma = 0.06$. In each case, they are generated by three orbits with initial conditions (i) $z = 0$, $R = 1.4$, $V_R = 0$, (ii) $z = 0$, $R = 0.74$, $V_R = 0$, and (iii) $z = 0$, $R = 0.601$, $V_R = 0.4$.

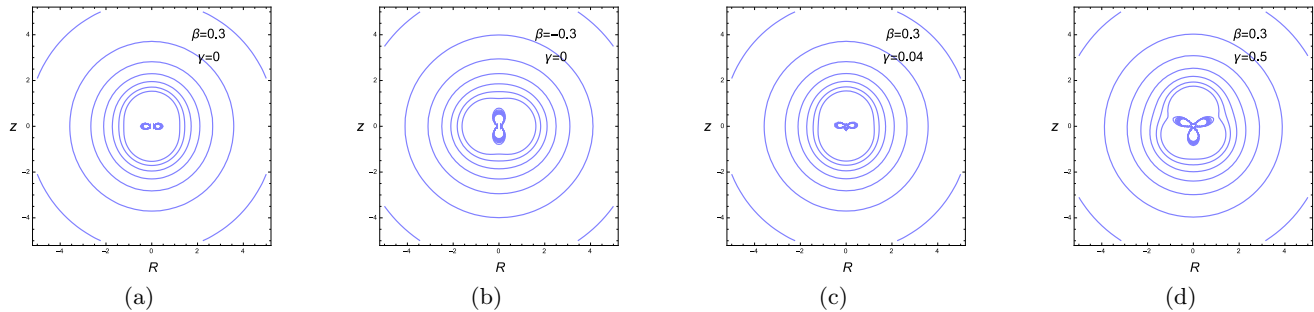


Figure 5. Contours of the effective potential. We consider the parameters $\alpha = 1$, $\beta = \pm 0.3$ and $\gamma = 0, 0.04$, and 0.5 (“shape-of-pear”).

moment constant ($\gamma = 0$). Note that the octupolar deformation of the source begins to be appreciated for values close to $\gamma = 0.5$, however the chaos can be observed for small values of the octupolar moment: $\gamma = 0.02$ and $\gamma = 0.04$.

Observe that figure 1, figure 2 and figure 4 represent the superposition of several solutions of the autonomous system of differential equations (4) - (7). Each of the trajectories is obtained by means of different initial conditions, in agreement with the KAM theorem: different initial conditions of the integrable Hamiltonian system will trace different invariant tori in the phase space. When the trajectories in the figure 1, figure 3(a), and figure 4(a) intersect them do not represent the same solution, every set of initial conditions is a torus in the structure of phase space

Concluding Remarks

From a classical point of view, octupolar deformation in astrophysical objects can introduce significant modifications to the phase-space structure corresponding to test particles moving around prolate or oblate centers of attraction. Apart from an increasing in the chaoticity, the apparition of spindle torus in regular regions is a remarkable effect caused by the asymmetry of the source with respect to its equatorial plane. A larger equatorial asymmetry involves more distorted spindle KAM curves and more prominent stochastic regions in the phase-space (See figure 1 for the prolate situation, $\beta = 0.3$). This fact carries dramatic consequences in the case of oblate deformed sources, which usually are associated with regular motion. Here, chaos emerges once we switch on the octupole moment. The results here obtained are then the generalization, for the case of Newto-

nian gravity, of those previously obtained by **Helmi, A.** (2004) and **Li, J.** (1998) for harmonic oscillators. In summary, we show that may appear stochastic zones in the surfaces of section due only to the existence of “shape-of-pear” deformation in regions that previously were stable.

Contribution of the authors

All the authors have contributed in various degrees to the conception of the work, to the research concept, to the analytical methods used, to the drafting of the article, to the critical revision of the article and to the final approval of the version to be published.

Acknowledgments

This research was partially supported by VIE-UIS, under grant number 1838, and COLCIENCIAS, Colombia, under grant number 8840. JIR and FLS wants to thank the support from Centro de Investigaciones, Universidad Santo Tomás, Bucaramanga.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

References

Arfken, G. and Weber, H. (2005). *Mathematical Methods for Physicists*. 6th ed. Academic Press.
Aquilano, R. O., Muzzio, J. C., Navone, H. D. & Zorzi A. F. (2007). Orbital structure of self-consistent triaxial stellar systems. *Celestial Mech. Dynam. Astronom.* 99, 307.

- Binney, J. and Tremaine, S.** (2008). *Galactic Dynamics*. 2nd ed. Princeton University Press.
- Boccaletti, D. & Pucacco, G.** (2004). *Theory of Orbits, Volume 1*, Springer. Third edition.
- Capuzzo-Dolcetta, R., Lecese, L., Merritt, D. & Vicari, A.** (2007). Self-consistent models of cuspy triaxial galaxies with dark matter halos. *Ap. J.* 666, 165.
- Cooray A. R.** (2000). Galaxy clusters: oblate or prolate? *Mon. Not. R. Astron. Soc.* 313, 783.
- Contopoulos, G., Voglis, N. & Kalapotharakos, C.** (2002). Order and Chaos in Self-Consistent Galactic Models. *Celestial Mech. Dynam. Astronom.* 83, 191.
- Davies, R. L. & Birkinshaw M.** (2010). NGC 4261 - A prolate elliptical galaxy. *Ap. J.* 303, L45.
- Fasano, G. & Vio, R.** (1991). Apparent and true flattening distribution of elliptical galaxies. *Mon. Not. R. Astron. Soc.* 249, 629.
- Fernandez, A.** (2005). *Dinámica Clásica*. 2da edición. Fondo de Cultura Económica USA.
- Fraendorf, S. & Pashevich, V. V.** (1993). Shapes of Na Clusters. *Z. Phys. D* 26, 98.
- Griffiths, D.** (1999). *Introduction to Electrodynamics*. Third edition. Prentice Hall, New Jersey.
- Guéron, E. & Letelier, P.S.** (2001). Chaos in pseudo-Newtonian black holes with halos. *A & A* 368, 716.
- Guéron, E. & Letelier, P.S.** (2002). Geodesic chaos around quadrupolar deformed centers of attraction. *Phys. Rev. E* 66, 046611.
- Hamamoto, I., Mottelson, B., Xie, H. & Zhang, X. Z.** (1991). Shell-structure and octupole instability in fermion systems. *Z. Phys. D* 21, 163
- Heiss, W. D., Nazmitdinov R. G. & Radu, S.** (1994). Chaos in axially symmetric potentials with octupole deformation. *Phys. Rev. Lett.* 72, 2351.
- Helmi, A.** (2004). Is the dark halo of our Galaxy spherical. *Mon. Not. R. Astron. Soc.* 351, 643.
- Irwin, J. & Shmakova, M.** (2006). Observation of small-scale structure using sextupole lensing. *Ap. J.* 645, 17.
- Jackson, J. D.** (1998). *Classical Electrodynamics*. Third Edition. Wiley Editorial.
- Jalali, M. A. & Sobouti, Y.** (1998). Some Analytical Results in Dynamics of Spheroidal Galaxies. *Celestial Mech. Dynam. Astronom.* 70, 255.
- Jeon, M., Kim, S. S. & Ann, H. B.** (2009). Galactic Warps in Triaxial Halos. *Ap. J.* 696, 1899.
- Ju-Hua, C. & Yong-Jiu, W.** (2003). Chaos in a gravitational field with dipoles. *Chin. Phys.* 12, 836.
- Kimm, T. & Yi, S. K.** (2007). Intrinsic axis ratio distribution of early-type galaxies from the sloan digital sky survey. *Ap. J.* 670, 1048.
- Letelier P.S., Ramos-Caro J. & López-Suspes F.** (2011). Chaotic motion in axially symmetric potentials with oblate quadrupole deformation. *Phys. Lett. A* 375, 3655.
- Li, J.** (1998). The stability of trajectories in an axially symmetric potential with octupole deformation. *Phys. G: Nucl. Part. Phys.* 24, 1021.
- López-Suspes, F. & González, G. A.** (2013). Thick Disks with newtonian multipolar moments. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 37, 301.
- Moura, A. & Letelier, P. S.** (2000). Chaos and fractals in geodesic motions around a nonrotating black hole with halos. *Phys. Rev. E* 61, 6506.
- Pucacco, G.** (2009). Resonances and bifurcations in axisymmetric scale-free potentials. *Mon. Not. R. Astron. Soc.* 399, 340.
- Ryden, B. S.** (1996). *The Intrinsic Shapes of Stellar Systems*. *Ap. J.* 461, 146.
- Saa, A. & Venegeroles, R.** (1999). Chaos around the superposition of a black-hole and a thin disk. *Phys. Lett. A* 259, 201.
- Saa, A.** (2000). Chaos around the superposition of a monopole and a thick disk. *Phys. Lett. A* 269, 204.
- Schwarzschild, M.** (1979). A numerical model for a triaxial stellar system in dynamical equilibrium. *Ap. J.* 232, 236.
- Sereno, M., De Filippis, E., Longo, G. & Bautz, M.W.** (2006). Measuring the three-dimensional structure of galaxy clusters. II. Are clusters of galaxies oblate or prolate. *Ap. J.* 645, 170.
- Valluri, M., Debattista, V.P., Quinn, T. & Moore, B.** (2010). The orbital evolution induced by baryonic condensation in triaxial haloes. *Mon. Not. R. Astron. Soc.*, 403, 525.
- Zhenglu, J.** (2009). Dynamical modelling of the elliptical galaxy NGC 2974. *Celestial Mech. Dynam. Astronom.* 103, 31.

The impact of kinetic observables: sticking coefficient and thermal programmed desorption spectra on dynamic schemes in two dimensional lattice gas

Josefina Huespe

Facultad de Ingeniería, DETI I, Universidad Nacional de Cuyo, Centro Universitario,
Ciudad de Mendoza, Provincia de Mendoza, Argentina

Abstract

In this paper, we discuss the effect of different dynamic schemes in the behavior of the adsorption desorption kinetics in two dimensional system. Sticking coefficient and programmed thermal desorption spectra (TPD) were obtained and checked using two techniques: Monte Carlo simulation and Transfer Matrix Method (TMM). This study was conducted for three schemes of the so-called hard dynamics, in which the transition probability from single site cannot be factored into a part which depends only on the interaction energy and one that only depends on the field energy, and for five schemes of the so-called soft dynamics, in which this factorization is possible. The results showed excellent agreement between the two techniques for sticking coefficient. TPD adjustments were acceptable considering the limitations of TMM. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Dynamic schemes; Sticking coefficient; Programmed thermal desorption spectra; Transfer Matrix Method; Monte Carlo Simulation.

El impacto de los observables: coeficiente de sticking y espectros de desorción térmica programada sobre los esquemas dinámicos en un gas de red en dos dimensiones

Resumen

En este artículo se discute el efecto de los observables cinéticos, (coeficiente de sticking y espectros de desorción térmica programada) sobre diferentes esquemas dinámicos en un modelo de gas red bidimensional. El coeficiente de sticking y los espectros de desorción térmica programada (DTP), se obtuvieron y comprobaron mediante dos técnicas: Simulación Monte Carlo y Método de Matriz de Transferencia (TMM). Este estudio se realizó para tres esquemas de cinética dura en la que la probabilidad de transición no puede ser factorizada en una parte que depende sólo de la energía de interacción y otra que sólo dependa de la energía del campo y para cinco esquemas de cinética blanda, en las que dicha factorización es posible. Los resultados mostraron un excelente acuerdo entre las dos técnicas para el coeficiente de sticking. Los ajustes de TPD fueron aceptables considerando las limitaciones de TMM. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Esquemas dinámicos; Coeficiente de sticking; Espectros de desorción térmica programada; Matriz de Transferencia; Monte Carlo.

Introduction

Basic research in surface science and interface is highly interdisciplinary, covering the fields of physics, chemistry, biophysics, geographic, atmospheric and environmental sciences, materials science, chemical engineering, among others, specifically the kinetic behavior of the gas - solid interfaces is generally the phenomenon of interest in surface science.

This is the importance of research in the kinetics of surface processes in general. The knowledge of the observable behavior such as sticking coefficient and thermal programmed desorption spectra (TPD) is a particular topic in this area. It is well known that the Arrhenius parameters of

the desorption rate constant and the sticking coefficient to be dependent on coverage even in the case of monocrystalline surfaces (Heras, *et al.*, 1991).

The coverage dependence of the activation energy for desorption and sticking coefficient is usually attributed to lateral interactions between adsorbed particles or also explained by interactions via precursor states. Far less consideration has been given to the coverage dependence of the pre-exponential factor for desorption (Zhdanov, 1986).

Corresponding autor:

Josefina Huespe, josefina.huespe@gmail.com

Received: July 18, 2017

Accepted: September 28, 2017

Materials and methods

Sticking Coefficient. The theory of the adsorption–desorption kinetics on homogenous surfaces is by now well understood. One of the methods used in analyzing the problem is the kinetic lattice gas model (KLG) applied to the adsorbed layer. This method is based on the approximation of the master equation. In the KLG, adsorption, desorption and diffusion are introduced as Markovian processes through transition probabilities, which must satisfy the detailed balance principle (Kreuzer, 1999; Luscombe, 1984; Payne, 2002).

To describe the temporal behavior of the system, a function $P(n,t)$ which gives the probability that a given microscopic configuration $n = \{n_1, n_2, \dots, n_M\}$ exists at time t is introduced, where M is the total number of adsorption sites on the surface. This probability satisfies a master equation:

$$\frac{dP(n;t)}{dt} = \sum_n [W(n;n')P(n';t) - W(n';n)P(n;t)]. \quad (1)$$

Where $W(n';n)$ is the transition probability that the microstate changes into n' per unit time. It satisfies the principle of detailed balance (PDB)

$$W(n;n') P_0(n';t) = W(n';n) P_0(n;t). \quad (2)$$

P_0 denotes the equilibrium probability.

Usually, the procedure introduced by Glauber is followed, and guesses of an appropriate form for $W(n';n)$ are made. For a two-dimensional lattice gas with nearest-neighbor interactions where only adsorption and desorption processes are taken into account, the transition probability can be written as

$$\begin{aligned} W_{ads-des}(n';n) &= \sum_{\{i,j\}} \left\{ w_a(1 - n_{i,j}) [A_0 + A_1(n_{i-1,j} + n_{i+1,j} + n_{i,j-1} + n_{i,j+1}) \right. \\ &+ A_2((n_{i-1,j}n_{i+1,j}) + (n_{i,j-1}n_{i,j+1}) + (n_{i-1,j}n_{i,j-1}) \\ &+ (n_{i+1,j}n_{i,j+1}) + (n_{i+1,j}n_{i,j-1})) \\ &+ A_3((n_{i-1,j}n_{i+1,j}n_{i,j-1}) + (n_{i-1,j}n_{i+1,j}n_{i,j+1}) + (n_{i,j-1}n_{i,j+1}n_{i-1,j}) \\ &+ (n_{i,j-1}n_{i,j+1}n_{i+1,j})) + A_4(n_{i-1,j}n_{i+1,j}n_{i,j-1}n_{i,j+1}) \\ &+ w_d n_{i,j} [D_0 + D_1(n_{i-1,j} + n_{i+1,j} + n_{i,j-1} + n_{i,j+1}) \\ &+ D_2((n_{i-1,j}n_{i+1,j}) + (n_{i,j-1}n_{i,j+1}) + (n_{i-1,j}n_{i,j-1}) \\ &+ (n_{i+1,j}n_{i,j+1}) + (n_{i+1,j}n_{i,j-1})) \\ &+ D_3((n_{i-1,j}n_{i+1,j}n_{i,j-1}) + (n_{i-1,j}n_{i+1,j}n_{i,j+1}) + (n_{i,j-1}n_{i,j+1}n_{i-1,j}) \\ &+ (n_{i,j-1}n_{i,j+1}n_{i+1,j})) + D_4(n_{i-1,j}n_{i+1,j}n_{i,j-1}n_{i,j+1}) \left. \right\} \delta(n_{i,j}, 1 \\ &- n_{i,j}) \prod_{\{l,m\} \neq \{i,j\}} \delta(n_{l,m}, n'_{i,j}). \end{aligned} \quad (3)$$

With this, adsorption into site (i,j) occurs if initially $n_{i,j} = 0$, with a rate controlled by prospective neighbors if $A_i \neq 0$. The Kronecker delta for sites $(l,m) \neq (i,j)$ excludes multiple

transitions. The PDB imposes the next set of restrictions on the coefficients A_i and D_i (Zhdanov, 1993; Buendía, 2006; Kreuzer, 1990).

$$w_a(A_0) = w_d(D_0)e^{-\beta E_s}, \quad (4)$$

$$w_a(A_0 + A_1) = w_d(D_0 + D_1)e^{-\beta(E_s+V)}, \quad (5)$$

$$w_a(A_0 + 2A_1 + A_2) = w_d(D_0 + 2D_1 + D_2)e^{-\beta(E_s+2V)}, \quad (6)$$

$$w_a(A_0 + 3A_1 + 3A_2 + A_3) = w_d(D_0 + 3D_1 + 3D_2 + D_3)e^{-\beta(E_s+3V)}, \quad (7)$$

$$\begin{aligned} w_a(A_0 + 4A_1 + 6A_2 + 4A_3 + A_4) \\ = w_d(D_0 + 4D_1 + 6D_2 + 4D_3 + D_4)e^{-\beta(E_s+4V)}. \end{aligned} \quad (8)$$

w_a and w_d contain the information about the energy exchange with the solid in the adsorption and desorption processes (Buendía, et al., 2006). PDB provides only half the number of relations to fix these unknown coefficients in the transition probabilities. Again, the static (lattice-gas) Hamiltonian cannot completely dictate the kind of kinetics possible in the system. As it is pointed out in Refs. (Kreuzer, 1990, 1997), any functional relation between the A_i and D_i coefficients must be postulated ad hoc or calculated from a microscopic Hamiltonian that accounts for coupling of the adsorbate to the lattice or electronic degrees of freedom of the substrate. In addition to the PDB, expressions in parentheses of the equations (6-10) must be greater than zero (Buendía, et al., 2006) for the dynamic to yield physically correct results. Whereas in KLG coverage is defined as

$$\theta(t) = \langle N \rangle = M^{-1} \sum_i \sum_n n_i P(n;t), \quad (9)$$

Where the first sum runs over all (M) sites of the lattice. Considering Eq (1) the motion equation for coverage can be written as (Kreuzer, 1988,1990,1997; Payne, 1993; Payne, et al., 1993; Manzi, et al., 2005; Sales, 1987):

$$\begin{aligned} \frac{d\theta}{dt} &= w_a[A_0\langle \circ \rangle + 2A_1\langle \bullet \circ \rangle + A_2\langle \bullet \circ \bullet \rangle] \\ &- w_d[D_0\langle \bullet \rangle + 2D_1\langle \bullet \bullet \rangle + D_2\langle \bullet \bullet \bullet \rangle] \end{aligned} \quad (10)$$

$\langle \bullet \circ \rangle$ Indicates the average number of occupancy for the second order moment, which evaluates the probability that the site to the right of a site occupied.

Alternatively to the master equation treatment, the rate equation for coverage can be written through of the phenomenological formulation, as a difference between adsorption and desorption terms:

$$\frac{d\theta}{dt} = R_a - R_d. \quad (11)$$

The adsorption term can be specified as a product of the particles flow that reaches the surface from gas phase with pressure P and temperature T , hitting the area a_s of an adsorption cell, and adsorbing with a probability equal to $S(\theta, T)$, i.e.:

$$R_a = S(\theta, T) \frac{a_s P \lambda}{h}. \quad (12)$$

$S(\theta, T)$ is called the sticking coefficient.

From the rate equation for coverage [Eq. (9)] the sticking coefficient in a square lattice with nearest neighbor interaction is (Heras, 1991; Silverberg, 1989):

$$\frac{S(\theta, T)}{S(0, T)} = (1 - \theta) + 4 \frac{A_1}{A_0} \langle \bullet \circ \rangle + 6 \frac{A_2}{A_0} \langle \bullet \circ \bullet \rangle + 4 \frac{A_3}{A_0} \langle \bullet \circ \bullet \rangle + \frac{A_4}{A_0} \langle \bullet \circ \bullet \rangle \quad (13)$$

Once defined the adsorption and desorption coefficients, and knowing the particle distribution in the system (correlations), the sticking coefficients can be calculated from Eq (13).

Thermal Programmed Desorption Spectra (TPD). Thermal desorption is one of the most important experimental techniques to study the properties of the adsorbed layer on solid surfaces through the determination of kinetic and thermodynamic parameters of the desorption process. Analyses of this type provide very useful information for understanding the mechanisms involved in the processes occurring in the system, when the spectra are analyzed using appropriate models (Payne, 1993; Van Santen, 1995; Zhdanov, 1991).

Thermal desorption can be studied from the kinetic equations, annulling the adsorption process and letting the system evolve. Thus it is possible to change surface coverage versus time. Considering a dependence between time and temperature, it is possible to obtain spectra desorption depending on the temperature. When the proposed dependence is linear, the proportionality constant is called heating rate. In this paper two cases of thermal desorption, depending on whether the adsorbate remains mobile or immobile, are going to be studied. For mobile adsorbate, it is considered that during desorption the diffusion process is faster than the other processes involved. Under this condition, the adsorbate remain in a state of quasi-equilibrium during desorption.

For a mobile TPD, it should be allowed that the system is always in equilibrium. One way to determine the balance in a TPD is when the amount of particles that adsorb equals that desorbed. This means that if the system is in equilibrium, particles desorbed during the TPD must be equal to the amount of particles that should be adsorbed to the system is in equilibrium, therefore the amount desorbed can be evaluated by assessing the rate of adsorption but also keep in mind that the particles to leave the surface have to leave the potential well V_0 . Then the mobile TPD can be obtained from:

$$\frac{d\theta}{dt} = -R_d \exp(-\beta V_0) = \frac{2\pi a_s Z_{int}}{h^3} (k_B T)^2 S(\theta, T) \exp(\beta \mu) \exp(-\beta V_0) \quad (14)$$

Where μ is the chemical potential of the adsorbed phase, and initial conditions and dependence between time and temperature should be the same as for the TPD remain still, which are obtained from the kinetic equations making null the diffusion coefficient. Covering and initial correlations are obtained from the equilibrium solution to the initial temperature of the spectrum. In general, it is assumed that the desorption is an activated process.

Dynamic Schemes. The choice of dynamic scheme in the description of surface processes is very important. Such schemes can be classified into dynamic non- conservative or soft (soft dynamic), in which the transition probabilities can be factored into a dependent term of the energies of lateral interaction and other energy-dependent field and dynamic conservative or hard (hard dynamic) where such factorization is not possible. For calculating sticking coefficient and thermal desorption spectra programmed (TPD), it is imperative to know the adsorption coefficients (A_i) and desorption (D_i). Then the equations of the adsorption and desorption coefficients for the different dynamic schemes are presented, with which the analysis of the obtained results will be done.

Soft Dynamics

Interaction kinetics.

$$\begin{aligned} A_0 &= 1, \\ A_1 &= \gamma \left(\frac{e^{\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{\beta V}} \right), \\ A_2 &= \gamma \left(\frac{e^{2\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{2\beta V}} \right) - 2A_1, \\ A_3 &= \gamma \left(\frac{e^{3\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{3\beta V}} \right) - 3A_1 - 3A_2, \\ A_4 &= \gamma \left(\frac{e^{4\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{4\beta V}} \right) - 4A_1 - 6A_2 - 4A_3. \end{aligned} \quad (15)$$

$$\begin{aligned} D_0 &= e^{\beta E_s}, \\ D_1 &= D_0 \left(\frac{e^{\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{\beta V}} \right), \\ D_2 &= D_0 \left(\frac{e^{2\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{2\beta V}} \right) - 2D_1, \\ D_3 &= D_0 \left(\frac{e^{3\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{3\beta V}} \right) - 3D_1 - 3D_2, \\ D_4 &= D_0 \left(\frac{e^{4\beta V} - 1}{1 - \gamma e^{4\beta V}} \right) - 4D_1 - 6D_2 - 4D_3. \end{aligned} \quad (16)$$

Transition state theory (TST)

$$\begin{aligned} A_0 &= e^{-\beta \left(\frac{E_s}{2} + \epsilon_0^* \right)}, \\ A_1 &= e^{-\beta \frac{E_s}{2}} (e^{-\beta \epsilon_1^*} - e^{-\beta \epsilon_0^*}), \\ A_2 &= e^{-\beta \frac{E_s}{2}} (e^{-\beta \epsilon_2^*} - 2e^{-\beta \epsilon_1^*} + e^{-\beta \epsilon_0^*}), \\ A_3 &= e^{-\beta \frac{E_s}{2}} (e^{-\beta \epsilon_3^*} - 3e^{-\beta \epsilon_2^*} - 3e^{-\beta \epsilon_1^*} + e^{-\beta \epsilon_0^*}), \\ A_4 &= e^{-\beta \frac{E_s}{2}} (e^{-\beta \epsilon_4^*} - 4e^{-\beta \epsilon_3^*} - 6e^{-\beta \epsilon_2^*} - 4e^{-\beta \epsilon_1^*} + e^{-\beta \epsilon_0^*}). \end{aligned} \quad (17)$$

$$\begin{aligned}
 D_0 &= e^{\beta \left[\frac{E_s}{2} - (\epsilon_0^* - \epsilon_0) \right]}, \\
 D_1 &= e^{\beta \frac{E_s}{2}} \left(e^{-\beta(\epsilon_1^* - \epsilon_1)} - e^{-\beta(\epsilon_0^* - \epsilon_0)} \right), \\
 D_2 &= e^{\beta \frac{E_s}{2}} \left(e^{-\beta(\epsilon_2^* - \epsilon_2)} - 2e^{-\beta(\epsilon_1^* - \epsilon_1)} + e^{-\beta(\epsilon_0^* - \epsilon_0)} \right), \\
 D_3 &= e^{\beta \frac{E_s}{2}} \left(e^{-\beta(\epsilon_3^* - \epsilon_3)} - 3e^{-\beta(\epsilon_2^* - \epsilon_2)} - 3e^{-\beta(\epsilon_1^* - \epsilon_1)} + e^{-\beta(\epsilon_0^* - \epsilon_0)} \right), \\
 D_4 &= e^{\beta \frac{E_s}{2}} \left(e^{-\beta(\epsilon_4^* - \epsilon_4)} - 4e^{-\beta(\epsilon_3^* - \epsilon_3)} - 6e^{-\beta(\epsilon_2^* - \epsilon_2)} - 4e^{-\beta(\epsilon_1^* - \epsilon_1)} \right. \\
 &\quad \left. + e^{-\beta(\epsilon_0^* - \epsilon_0)} \right).
 \end{aligned} \tag{18}$$

Where ϵ_i y ϵ_i^* are the lateral interactions (i first neighbors occupied) in the initial state (or base) and activated (or transition) state, respectively.

Inverse relation

$$A_i = e^{-\beta(E_s/2 + iV)}, \tag{19}$$

$$D_i = e^{\beta \left(\frac{E_s}{2} + iV \right)}. \tag{20}$$

Where $i = 0, 1, 2, 3, 4$.

Soft Glauber.

$$\begin{aligned}
 A_0 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta E_s}} \right), \\
 A_1 &= \frac{-e^{\beta V}}{(1 + e^{\beta E_s})(1 + e^{\beta V})}, \\
 A_2 &= \frac{e^{\beta V} (2 - e^{\beta V} + e^{2\beta V})}{(1 + e^{\beta E_s})(1 + e^{\beta V})(1 + e^{2\beta V})}, \\
 A_3 &= \frac{-e^{\beta V} (3 - 6e^{\beta V} + 7e^{2\beta V} - 3e^{3\beta V} + e^{4\beta V})}{(1 + e^{\beta E_s})(1 + e^{3\beta V})(1 + e^{2\beta V})}, \\
 A_4 &= \frac{e^{\beta V} (4 - 10e^{\beta V} + 12e^{2\beta V} - 5e^{3\beta V} + 6e^{4\beta V} - 11e^{5\beta V} + 11e^{6\beta V} - 4e^{7\beta V} + e^{8\beta V})}{(1 + e^{\beta E_s})(1 + e^{4\beta V})(1 + e^{3\beta V})(1 + e^{2\beta V})}.
 \end{aligned} \tag{21}$$

$$\begin{aligned}
 D_0 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta E_s}} \right), \\
 D_1 &= \frac{-e^{-\beta V}}{(1 + e^{-\beta E_s})(1 + e^{-\beta V})}, \\
 D_2 &= \frac{e^{-\beta V} (2 - e^{-\beta V} + e^{-2\beta V})}{(1 + e^{-\beta E_s})(1 + e^{-\beta V})(1 + e^{-2\beta V})}, \\
 D_3 &= \frac{-e^{-\beta V} (3 - 6e^{-\beta V} + 7e^{-2\beta V} - 3e^{-3\beta V} + e^{-4\beta V})}{(1 + e^{-\beta E_s})(1 + e^{-3\beta V})(1 + e^{-2\beta V})}, \\
 D_4 &= \frac{e^{-\beta V} (4 - 10e^{-\beta V} + 12e^{-2\beta V} - 5e^{-3\beta V} + 6e^{-4\beta V} - 11e^{-5\beta V} + 11e^{-6\beta V} - 4e^{-7\beta V} + e^{-8\beta V})}{(1 + e^{-\beta E_s})(1 + e^{-4\beta V})(1 + e^{-3\beta V})(1 + e^{-2\beta V})}.
 \end{aligned} \tag{22}$$

One Step Dynamic (OSD)

$$A_i = e^{-\beta U} \exp[-\beta E_s/2] (\exp[-\beta V/2] - 1)^i, \tag{23}$$

$$D_i = e^{-\beta U} \exp[\beta E_s/2] (\exp[\beta V/2] - 1)^i, \quad i = 0, 1, 2, 3, 4. \tag{24}$$

Hard Dynamics

Two-steps transition dynamic approximation (TDA)

$$\begin{aligned}
 A_0 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s}{2} - U \right)}} \right), \\
 A_1 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + V}{2} - U \right)}} \right) - A_0, \\
 A_2 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + 2V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + 2V}{2} - U \right)}} \right) - 2A_1 - A_0, \\
 A_3 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + 3V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + 3V}{2} - U \right)}} \right) - 3A_2 - 3A_1 - A_0, \\
 A_4 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + 4V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{\beta \left(\frac{E_s + 4V}{2} - U \right)}} \right) - 4A_3 - 6A_2 - 4A_1 - A_0.
 \end{aligned} \tag{25}$$

$$\begin{aligned}
 D_0 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s}{2} - U \right)}} \right), \\
 D_1 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + V}{2} - U \right)}} \right) - D_0, \\
 D_2 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + 2V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + 2V}{2} - U \right)}} \right) - 2D_1 - D_0, \\
 D_3 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + 3V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + 3V}{2} - U \right)}} \right) - 3D_2 - 3D_1 - D_0, \\
 D_4 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + 4V}{2} + U \right)}} \right) \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta \left(\frac{E_s + 4V}{2} - U \right)}} \right) - 4D_3 - 6D_2 - 4D_1 - D_0.
 \end{aligned} \tag{26}$$

Ising kinetics

$$A_i = \gamma D_i, \quad i = 1, 2, 3, 4. \tag{27}$$

If $A_0 = 1$:

$$\begin{aligned}
 D_0 &= e^{\beta E_s}, \\
 D_1 &= D_0 \left(\frac{e^{\beta V} - 1}{1 - \gamma D_0 e^{\beta V}} \right), \\
 D_2 &= D_0 \left(\frac{e^{2\beta V} - 1}{1 - \gamma D_0 e^{2\beta V}} \right) - 2D_1, \\
 D_3 &= D_0 \left(\frac{e^{3\beta V} - 1}{1 - \gamma D_0 e^{3\beta V}} \right) - 3D_1 - 3D_2, \\
 D_4 &= D_0 \left(\frac{e^{4\beta V} - 1}{1 - \gamma D_0 e^{4\beta V}} \right) - 4D_1 - 6D_2 - 4D_3.
 \end{aligned} \tag{28}$$

Standard Glauber dynamics

$$\begin{aligned}
 A_0 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta E_s}} \right), \\
 A_1 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta(E_s + V)}} \right) - A_0, \\
 A_2 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta(E_s + 2V)}} \right) - 2A_1 - A_0, \\
 A_3 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta(E_s + 3V)}} \right) - 3A_2 - 3A_1 - A_0, \\
 A_4 &= \left(\frac{1}{1 + e^{\beta(E_s + 4V)}} \right) - 4A_3 - 6A_2 - 4A_1 - A_0.
 \end{aligned} \tag{29}$$

$$\begin{aligned}
 D_0 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta E_s}} \right), \\
 D_1 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta(E_s + V)}} \right) - D_0, \\
 D_2 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta(E_s + 2V)}} \right) - 2D_1 - D_0, \\
 D_3 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta(E_s + 3V)}} \right) - 3D_2 - 3D_1 - D_0, \\
 D_4 &= \left(\frac{1}{1 + e^{-\beta(E_s + 4V)}} \right) - 4D_3 - 6D_2 - 4D_1 - D_0.
 \end{aligned} \tag{30}$$

Statistical analysis. The results of the observables for each dynamic scheme proposed were matched by these two techniques. The simulations are presented below.

Simulation method Monte Carlo (MC). The fundamentals and applications of the simulation method of Monte Carlo (MC) have been extensively studied by Binder (Ree,

1966; **Kilkpatrick**, 1949), so avoid descriptive redundancy on an extensively known method, limiting ourselves to emphasize the following considerations, though well known; needed for analysis proposed in this paper.

In these systems, periodic boundary conditions were used. The designed grid plays the role of substrate, where particles are adsorbed (monomers) from a gas phase at temperature T . In the Grand Canonical ensemble, working with the temperature T , the chemical potential μ and the system volume are used as fixed parameters, and as variable, the number N of molecules in the adsorbate. Adsorption was studied following the variation of quantities such as different surface coverage, internal energy, etc., which are calculated for nearest-neighbor attractive and repulsive lateral interactions. The lattice-gas model network approach was used, characterizing the status of each site only by the occupation numbers. The thermodynamic system consists of a homogeneous regular grid of $M = L \times L$, size where M adsorption sites are located in fixed positions on the grid. If n_1, n_2, \dots, n_m are occupation numbers of sites 1, 2, ..., m , respectively. Each may be 0 or 1 according whether a vacuum or monomer occupies the corresponding site. Equilibrium is achieved using an algorithm such as "spin-exchange" (dynamic Kawasaki).

Transfer Matrix Method (TMM). This method was chosen as a complementary analytical technique because the master equation in a system of equations where the unknowns are the various independent correlations of the system must be solved. These correlations of up to five independent sites form a system, regardless of size, have the disadvantage of not having to date with a scheme closing with good approximation in two-dimensional systems with first neighbors' interactions such as that shown in one dimension. Below is a brief description of this method, which is known for its speed and efficiency in obtaining results.

The transfer matrix method emerged as an alternative and powerful tool for the study of surface phenomena technique since the early 1940s (**Rikvold, et al.**, 1984; **Geldart**, 1986; **Kreuzer**, 1988, 1999). The amounts are calculated exactly on a semi - infinite grid. The technique has proved very effective in determining the phase diagrams and properties at the critical point in the model gas grid as well as magnetic systems.

To perform this proposed two dimensional treatment we consider a rectangular array with first neighbors interactions on a strip with N_s sites in one direction and M sites in the second direction whose boundary conditions in this dimension were chosen so that the network is toroidal with $2^{N_s \times M}$ microstates.

n_i occupation numbers for the i column for the two-dimensional case denoted by the occupation number $n_i = (n_{i,1}, n_{i,2}, \dots, n_{i,M})$ of the M sites matrix elements are generalized transfer

$$T(n_i, n_{i+1}) = \exp \left[\frac{1}{2} (\varepsilon(n_i) + \varepsilon(n_{i+1})) - v(n_i, n_{i+1}) \right], \quad (31)$$

$$\varepsilon(n_i) = \varepsilon \sum_{j=1}^M n_{i,j} - v \sum_{j=1}^M n_{i,j} n_{i,j+1}, \quad (32)$$

$$v(n_i, n_{i+1}) = v \sum_{j=1}^M n_{i,j} n_{i+1,j}. \quad (33)$$

So $\varepsilon(n_i)$ is the energy of the column of M sites and $v(n_i, n_{i+1})$ is the interaction between two adjacent columns. The partition function is then raised in terms of the 2^M eigenvalues of the matrix as

$$\Xi(T, N_s, M, \mu) = \sum_{j=1}^{2^M} \lambda_j^{N_s}. \quad (34)$$

This sum is the largest eigenvalue dominated λ_1 , for large values of N_s , which depends on M , and is restricted by the computer memory. In the sticking coefficient calculation, necessary correlations are calculated (see Eq. (13)), depending on the coverage (or chemical potential). Because this method is used for calculations in balance, they can be obtained only for mobile TPD.

Results and discussion

Considerations on the implementation of the methods of MC and TMM. In calculating the sticking coefficient grids 100×100 , each coefficient was obtained after making 106 averages. The results obtained by MC, were collated by Transfer Matrix. For TPD, grids 40×40 were employed, with 10,000 independent samples with an initial thermalization of 105 MCS. For mobile TPD, MCS 100 to thermalize were performed (to reach thermal equilibrium) the system for each increase in temperature or change of a covering produced in the system.

Sticking coefficient with MC and TMM. As mentioned, the accuracy of TMM method is given by the number of rows and the boundary conditions used. Various combinations of these conditions have been used in obtaining observables with this method. Note that adding more rows exponentially increases the calculation time as well as increases the complexity in obtaining results. As for this method they were used to calculate observable different values of M (number of rows) and periodic boundary conditions, normal for pair M , and toroidal for M odd.

From equation 13 the sticking coefficient is composed of a contribution from the probability of certain correlations, so their contribution studied the differences between MC and TMM.

The results of the contributions of the correlations are shown in Figure 1, wherein all correlations occur from no neighbors in the grid (5a) and b), the presence of a neighbor (5c) and d)), two neighbors (5 e) and f)), three neighboring (5g) and h) and four (5h) and i)), considering attractive values ($V = -1$ kcal/mol) and repulsive ($V = 3$ kcal/mol) lateral interaction.

The results showed the expected behavior, regardless of the lateral interaction, the matrix size is predominant in matching both methods, which is reached just for values of $M = 5$. This previous study of the correlations, allowed to determine the size of the matrixes to calculate observables

by TMM, regarding the normalized sticking coefficient obtained by MC can be considered as a reference because it was found (27) how these experiments leads to the same

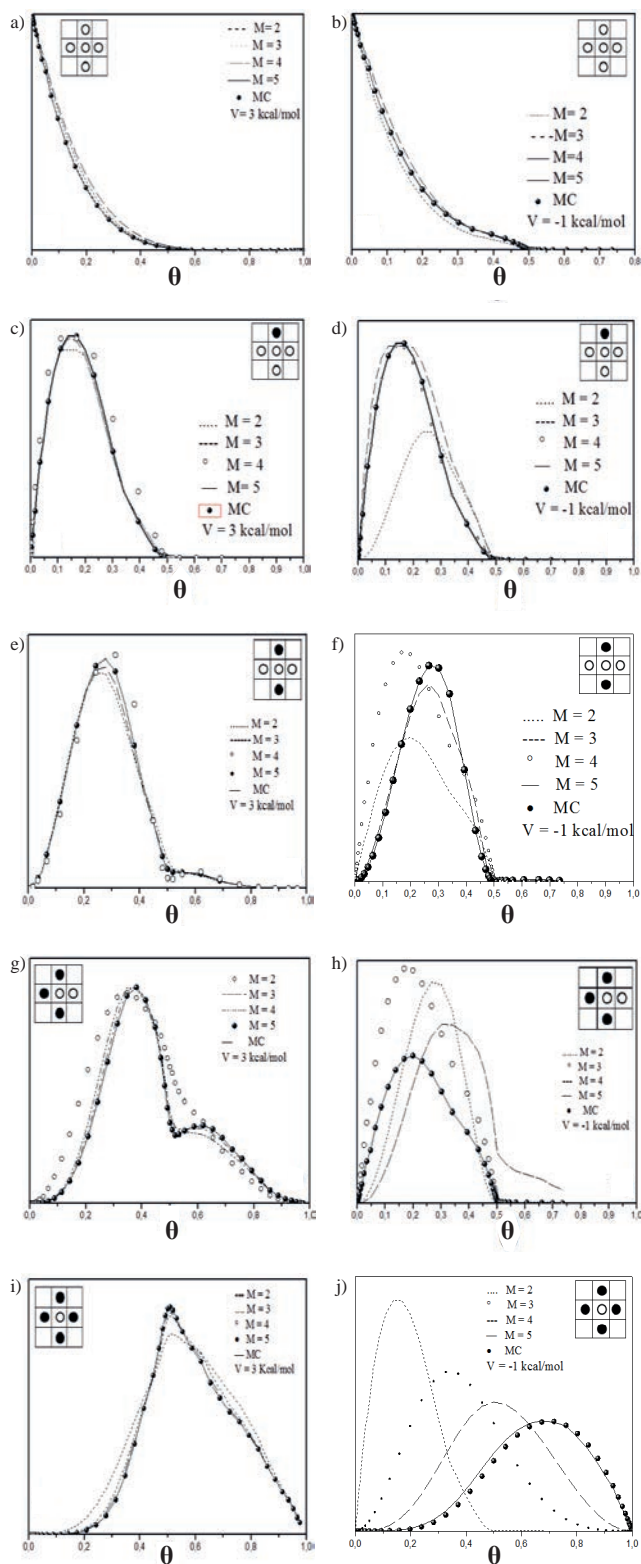


Figure 1. Correlations obtained by Monte Carlo and Transfer Matrix for repulsive and attractive values of the lateral interaction.

result as that obtained by accurate analytical methods for dimension and its simple extension to two dimensions leads to an efficient way to get this results, which are shown in Figure 6a) and b) respectively, it can be seen that, both for a soft dynamic (Kinetics of interaction) to a hard dynamic (kinetic Ising) differences between the two methods chosen is practically null when $M = 5$. As mentioned previously, the correlation between the results by both methods was accurate for all dynamic schemes.

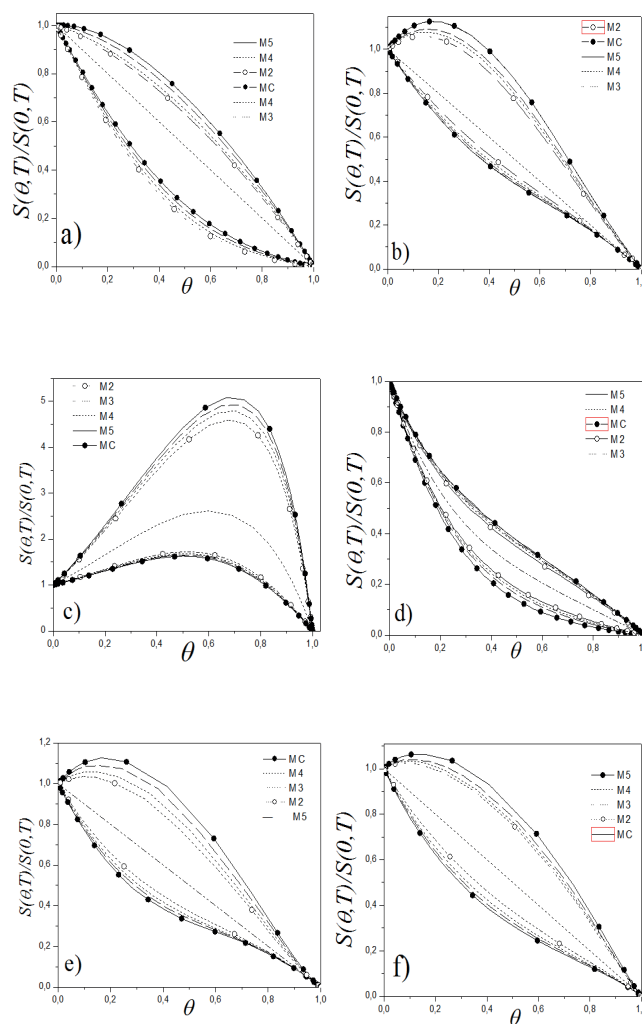


Figure 2. Sticking coefficient normalized to the dynamic scheme, a) Interaction Kinetic, b) TST, c) Inverse Relation, d) Soft Glauber, e) Ising, and f) TDA; Obtained with MC and TMM.

TPD with MC and TMM. As mentioned, the TMM method is used for calculations in equilibrium, therefore it can only be obtained for mobile TPD. This is the reason why only the spectra were compared with mobile adsorbate desorption with both methods for dynamic schemes hard and soft, with zero, attractive and repulsive interactions, and $\theta = 0.1$ to 0.9 covering. With the same criteria as for the previous observable, we chose some dynamic schemes not to extend the reading unnecessarily.

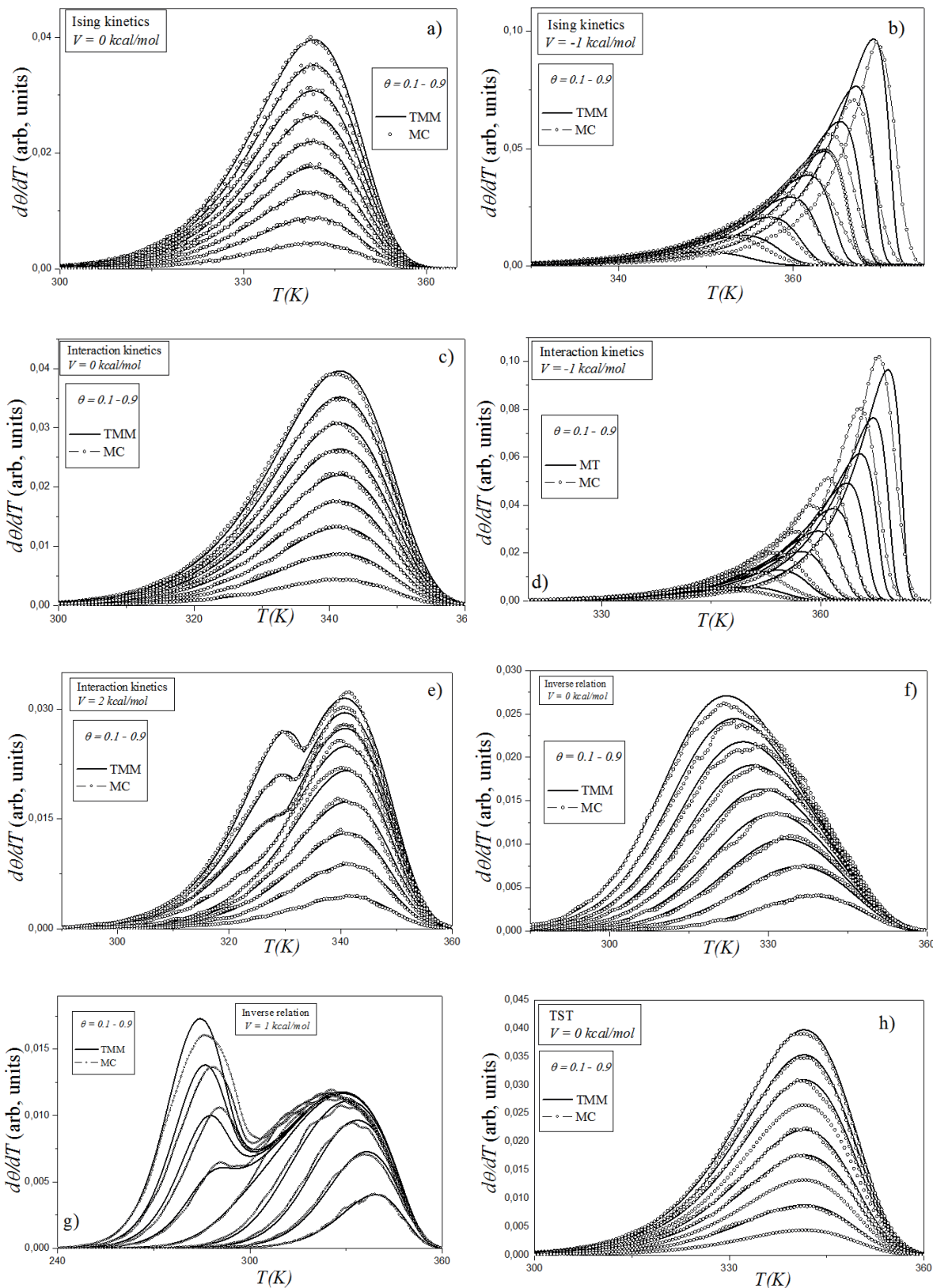


Figure 3. TPD a) and b) Ising kinetics, c), d) and e) Interaction kinetics, e) and f) Inverse relation and h) TST. In all cases for coverings from $\theta=0.1$ to 0.9

Conclusions

This paper presents a study in two dimensions on the influence of the different dynamic schemes proposed in the observable. Due to the inability to obtain the exact solution for covering and correlation functions, simulations for observables were presented by two different methods, Monte Carlo and transfer matrix, the fit between both methods was accurate for the sticking coefficient for all dynamic schemes studied. The spectra obtained by thermal programmed desorption Monte Carlo simulations and Transfer Matrix agree acceptably within the finite size effects.

Is a high influence of the dynamics in the process, with a different behavior depending on whether hard or soft kinetics. When the lateral interactions increase the thermodynamic limit approximation of deterioration, especially in the attractive case. However, the temperature ranges in which the desorbed system, the maxima and minima of the curves, are independent of the method used.

The matrix computation times for transfer matrix are few minutes fast information provided substantially shortened intervals typical Monte Carlo calculation, which are usually of hours. Although with the same rectangular geometry, it is noted that the simulation was carried out in square sites grids 100 side, while for TMM, the grids are endless bands up to 10 rows.

To this can be attributed some of the most differences, to corroborate TPDS were made on elongated grids ($L > 400$) with the same number of rows TMM, being total agreement between the curves.

This limitation (TMM) method can reduce exploiting the invariance of the Hamiltonian model (translational imposing periodic boundary conditions) reducing matrices tools Group Theory.

Conflict of interest

The author declare no conflict

References

Binder, K., Heermann, D.W. (1988). Monte Carlo Simulation in Statistical Physics. Springer-Verlag. New York.
Buendía, G.M., Rikvold, P. A., and Kolesik, M. (2006). Phys. Rev. B **73**: 045437 (2006); J. Mol. Struct.; THEOCHEM **769**, 207.
Geldart, D. (1986). Gas Fluidization Technology, John Wiley & Sons, New York.

Heras, J.M., Velasco, P.A., Viscido, L. and Zgrablich, G. (1991). Langmuir **7**: 1124.
Kilkpatrick, J.E., and Pitzer, K.S. (1949). J. Chem. Phys. **17**: 1064.
Kreuzer, H.J and Payne S. (1997). Equilibria and Dynamics of Gas Adsorption on Heterogeneous Solid Surfaces, Studies in Surfaces Science and Catalysis, **Vol. 104**, edited by W. Rudzinski, W. A. Steele, G. Zgrablich Elsevier, New York. p. 153, and references therein.
Kreuzer, H.J. (1996). J. Chem. Phys. **104**: 9593-9612. Theory of Sticking: The Effect of Lateral Interactions.
Kreuzer, H.J. (1995). Surface Science Letters **344**: L1264-L1270. Sticking of Rare Gases: The Effect of Lateral Interactions. (1995).
Kreuzer, H.J., and Payne, S. H. (1988). Surf. Sci. **198**: 235.
Kreuzer, H.J., and Payne, S. H. (1988). Surf. Sci. **200**: L433.
Kreuzer, H.J., and Payne, S.H. (1999). Computational Methods in Colloid and Interface Science Dekker, New York.
Kreuzer, H.J., and Zhang, J. (1990). Appl. Phys. A: Mater. Sci. Process, **51**: 183.
Payne, S.H., Kreuzer, H.J. Pavlovskaya, A. and Bauer, E. (1996). Surface Science Letters **345**: L1-L10. Multilayer Adsorption and Desorption: Au and Cu on Mo (110).
Payne, S.H., Kreuzer, H.J., Kine, M., Denecke, R., and Steinrück, H.-P. (2002). Surf. Sci. **513**: 174.
Payne, S.H., McEwen, J.S, Kreuzer, H.J. and Menzel, D. (2005). Surface Science **594**: 240-262. Adsorption and desorption of CO on Ru (0001): a comprehensive analysis.
Payne, S.H., Wierzbicki, A., and Kreuzer, H. J. (1993). Surf. Sci. **291**: 242.
Ree, F.H., Chesnut, D. A. (1966). J Chem Phys **45**: 3983-4003.
Rikvold, P.A., K. Kaski, K., Gunton, J. D., and Yalabik, M. C. (1984). Phys Rev B **29**: 6285- 6294, 1984.
Sales, J.L., and Zgrablich, G. (1987). Phys. Rev. B **35**, 9520 (1987); Surf. Sci. **187**, 1.
Silverberg, M., and Ben-Shaul, A. (1989). Surf. Sci. **214**: 17.
Stampfl, M. Scheffler, H. Pfnür, and Kreuzer, H.J. and Payne, S.H. (1999). Phys. Rev. Letters **83**: 2993-2996. First Principles Theory of Surface Thermodynamics and Kinetics.
Van Santen, R.A., and Niemantsverdriet, J. W. (1995). Chemical Kinetics and Catalysis. Plenum Press. New York.
Zhdanov V.P., and Kasemo, B. (1993). Chem. Phys. **177**: 519 (nd references therein).
Zhdanov, V.P. (1991). Elementary Physicochemical Processes on Solid Surfaces, Plenum, New York.
Zhdanov, V.P., and Zarnaraev, K.I. (1986). Usp. Fiz. Nat& **149**: 635. Soviet Phys. -Uspekhi **29** 7551.

Temporal dynamics of coral and algal cover and their drivers on a coral reef of Gorgona Island, Colombia (Eastern Tropical Pacific)

Fernando A. Zapata

Grupo de Investigación en Ecología de Arrecifes Coralinos, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia

Inaugural article by corresponding member of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences in June 7, 2017

Abstract

Coral reefs are highly dynamic ecosystems often affected by diverse natural disturbances. However, dramatic declines in coral cover during recent decades raise the question of whether such declines are due to increasing anthropogenic impacts. To this end, the dynamics of coral and algal cover were studied based on data collected between 1998-2014 from 20 fixed 10-m transects at two depths in two sites of La Azufrada, a coral reef free of local human impacts, located at Gorgona Island, Colombia. Coral cover declined from 66.9 % in 1998 to 39.4 % in 2008, but then increased to 50.7 % in 2014. Fleshy and turf algae were low between 1998-2004, increased to 49.5 % in 2007, and then declined to < 33.0 %. Crustose coralline algae were lowest until 2009 when they increased as fleshy and turf algae decreased. Temporal variation was different between depths with shallow areas exhibiting major declines in coral cover until 2008 but a significant recovery since then. In contrast, coral cover in deep areas declined only slightly. Prolonged subaerial exposure of corals during extreme low tides appears to drive a cycle of coral disturbance and recovery. Coral growth makes the reef flat prone to subaerial exposure, after which corals bleach, die and are colonized by filamentous turf and fleshy algae. Sea urchins and herbivorous fishes increase their abundance in response to increased algal cover and control algal growth, leaving the substrate covered by crustose coralline algae and making it suitable for settlement by sexually-produced coral larvae. Fragmentation by both physical and biological agents (such as corallivores) enhances coral recruitment and the reef enters a coral recovery phase. Although this reef is resilient to subaerial exposure because it is protected from anthropogenic perturbations, increasing threats from global climate change may compromise its future resilience. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Coral reefs; Disturbance; Recovery; Spatial variation; Subaerial exposure; Temporal dynamics.

Dinámica temporal de la cobertura de corales y algas y sus impulsores en un arrecife coralino de Isla Gorgona, Colombia (Pacífico Tropical Oriental)

Resumen

Los arrecifes coralinos son ecosistemas altamente dinámicos, a menudo afectados por diversas perturbaciones naturales. Sin embargo, descensos dramáticos en la cobertura coralina durante décadas recientes llevan a preguntar si tales descensos han sido causados por crecientes impactos antropogénicos. Con este fin, la dinámica de la cobertura de coral y algas se estudió a partir de datos recolectados entre 1998-2014 de 20 transectos fijos de 10 m a dos profundidades en dos sitios de La Azufrada, un arrecife coralino libre de impactos humanos locales, situado en Isla Gorgona, Colombia. La cobertura coralina disminuyó de 66,9 % en 1998 a 39,4 % en 2008, pero luego aumentó a 50,7 % en 2014. La cobertura de algas carnosas y de césped fue baja entre 1998-2004, aumentó a 49,5 % en 2007 y luego disminuyó a < 33,0 %. Las algas coralinas incrustantes fueron las más escasas hasta 2009, cuando aumentaron al disminuir las algas carnosas y de césped. La variación temporal fue diferente entre profundidades con las áreas someras exhibiendo los mayores descensos en la cobertura coralina hasta 2008, pero una recuperación significativa desde entonces. En contraste, la cobertura coralina en áreas profundas disminuyó sólo ligeramente. La exposición subaérea prolongada de los corales durante mareas bajas extremas parece impulsar un ciclo de perturbación y recuperación de los corales. El crecimiento de los corales hace que el arrecife sea más propenso a la exposición subaérea, después de lo cual los corales se blanquean, mueren y son colonizados por algas filamentosas y carnosas. Los erizos de mar y los peces herbívoros aumentan su abundancia en respuesta al aumento de la cobertura de algas y controlan el crecimiento de algas, dejando el sustrato cubierto por algas coralinas incrustantes que lo adecúan para el asentamiento de larvas de coral producidas sexualmente. La fragmentación por agentes físicos y biológicos (como los coralívoros) incrementa el reclutamiento de coral y el arrecife entra en una fase de recuperación coralina. Aunque este arrecife es resiliente a la exposición subaérea porque está protegido de perturbaciones antropogénicas, las crecientes amenazas del cambio climático global pueden comprometer su futura resiliencia. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Arrecifes coralinos; Dinámica temporal; Exposición subaérea; Perturbación; Recuperación; Variación espacial.

Corresponding author: Fernando A. Zapata, fernando.zapata@correounivalle.edu.co. **Received:** June 1, 2017. **Accepted:** August 17, 2017

Introduction

Coral reefs were once believed to be highly organized, stable, biologically accommodated assemblages of coevolved species coexisting at an equilibrium under benign and predictable environmental conditions (Grassle, 1973; Connell, 1978; Smith, 1978). Nearly two decades later this view had changed drastically and coral reefs were perceived as highly dynamic, non-equilibrium assemblages with dramatic changes often occurring as part of natural cycles of disturbance and recovery over varied spatial and temporal scales (Connell, 1978, 1997; Aronson and Precht, 1997; Brown, 1997a; Connell, *et al.*, 1997, 2004; Pandolfi, 1999). While change was recognized as a normal feature of coral reefs, signs of degradation began to be observed in the late 1970s and early 1980s (Gladfelter, 1982; Glynn, *et al.*, 1988; Porter and Meier, 1992) and have continued to increase at alarming rates ever since (Bryant, *et al.*, 1998; Wilkinson, 2008; Jackson, *et al.*, 2014). Evidence of such degradation includes a continuing decline of live coral cover and a concomitant increase of benthic algae (Hughes, 1994; Gardner, *et al.*, 2003; Bruno and Selig, 2007; De'ath, *et al.*, 2012), massive mortalities of functionally important organisms (Gladfelter, 1982; Lessios, *et al.*, 1984; Carpenter, 1990; Liddell and Ohlhorst, 1992; Hughes, 1994), increased incidence of coral diseases (Santavy and Peters, 1997; Sutherland, *et al.*, 2004), depletion of fisheries resources (Rogers, 1985; Hughes, 1994) and an increase in the frequency, intensity and geographic distribution of coral bleaching events (Williams and Bunkley-Williams, 1990; Glynn, 1993; Brown, 1997b; Glynn, *et al.*, 2001; McWilliams, *et al.*, 2005).

In general, the causes of coral reef degradation are strongly associated with increases in anthropogenic stressors such as increased human population densities near coral reefs (Birkeland, 1997; Jackson, *et al.*, 2014), coastal pollution, continental runoff and sewage discharge that increase turbidity, sedimentation and nutrient loads in coastal zones (Szmant, 2002; Fabricius, 2005), overfishing of commercially valuable organisms (Munro, 1983; Jennings and Polunin, 1996; Jackson, *et al.*, 2001; Pandolfi, *et al.*, 2003), recreational activities that damage or disturb coral reef organisms (Díaz, *et al.*, 2000; Roupheal and Inglis, 2002), the introduction of invasive species (Jackson, *et al.*, 2014) and ocean warming (Baker, *et al.*, 2008) and acidification (Hoegh-Guldberg, *et al.*, 2007; Veron, 2011). Even though natural perturbations such as tropical storms, hurricanes, extreme-low-tide subaerial exposures, earthquakes and tsunamis have undoubtedly played a role in such degradation (Hughes, 1994; Jackson, *et al.*, 2014; Miller, 2015), it is now thought that the impacts of natural disturbances are being exacerbated by their interaction with anthropogenic pressures (Nyström, *et al.*, 2000; Hughes, *et al.*, 2003; Pandolfi, *et al.*, 2003). For instance, human-induced global warming appears to be increasing the intensity and frequency of El Niño warming events and the frequency of hurricanes and crown-

of-thorns (*Acanthaster planci*) outbreaks (Enfield, 2001; Aronson, *et al.*, 2002; Harvell, *et al.*, 2002; Hughes, *et al.*, 2003; Buddemeier, *et al.*, 2004).

Most Colombian coral reefs have also shown signs of degradation (Díaz, *et al.*, 2000; Jackson, *et al.*, 2014). In the Colombian Caribbean, for instance, live coral cover decreased by an average of ~ 38 % during the last three decades of the 20th century reaching an average of 20-30 % in most areas (Garzón-Ferreira and Kielman, 1994; Garzón-Ferreira, 1997; Díaz, *et al.*, 2000; Garzón-Ferreira, *et al.*, 2002a); these values have remained relatively constant between 1998 and 2013 (Bastidas-Salamanca, *et al.*, 2014). While the decline of Colombian Pacific coral reefs was much more severe due to the massive coral mortality that occurred throughout the Eastern Tropical Pacific (ETP) during the 1982-83 El Niño event (Glynn, 1990; Vargas-Ángel, *et al.*, 2001), recovery to pre-disturbance levels was achieved within a decade (Zapata, *et al.*, 2001; Zapata and Vargas-Ángel, 2003) and levels of live coral cover are relatively high (\geq 50-74 % average; Rodríguez-Ramírez, *et al.*, 2006; Zapata, *et al.*, 2010). Although several studies have described many of Colombian coral reefs and documented their most significant changes (Garzón-Ferreira and Kielman, 1994; Díaz, *et al.*, 1995, 1996, 2000; Zea, *et al.*, 1998; Zapata, *et al.*, 2001, 2010; Zapata and Vargas-Ángel, 2003), the lack of detailed quantitative assessments through time has hampered the identification of drivers of change. In this paper, I use data collected by the National Monitoring System for the Coral Reefs of Colombia (SIMAC for its Spanish acronym; Garzón-Ferreira and Rodríguez-Ramírez, 2010) to describe the dynamics of coral and algal cover during a 17 yr-long (1998-2014) time series at La Azufrada reef, one of the largest and best developed coral reefs of Gorgona Island, in the Colombian Pacific Ocean (Zapata and Vargas-Ángel, 2003). I address the following questions: What are the dynamics of coral and algal cover at La Azufrada coral reef? What are the major drivers of these dynamics? What do these dynamics tell us about the resilience of this coral reef?

Materials and methods

Study area. The largest and most developed coral reefs of the Colombian Pacific occur at Gorgona Island (2°58' N, 78°10' W), a continental island located 30 km off the Colombian mainland, in one of the rainiest regions of the world, near the southern end of Panama Bight (Glynn, *et al.*, 1982; Díaz, *et al.*, 2000; Zapata and Vargas-Ángel, 2003; Figure 1). The latitudinal displacement of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ) strongly influences climatic and oceanographic conditions at Gorgona Island, which are notably seasonal. Mean annual precipitation at Gorgona Island exceeds 6600 mm (Blanco, 2009). Mean monthly precipitation is lower between January and April, when the ITCZ is at its southernmost position, coinciding with a shallow (7.5 m) thermocline, and cold and high salinity



Figure 1. Location of Gorgona Island and monitoring sites (AN and AS) at La Azufrada coral reef, Gorgona Island, Colombia.

sea surface waters. The rest of the year, when the ITCZ is in the north, precipitation is higher, the thermocline is deeper (47 m) and sea surface waters are warm and have low salinity (Giraldo, *et al.*, 2008; Blanco, 2009). Sea surface temperatures around Gorgona vary between 26 and 29 °C, occasionally decreasing to < 19 °C during upwelling events that occur during the dry season (Díaz, *et al.*, 2001; Zapata, 2001; Giraldo, *et al.*, 2008), or increase to 30-32 °C during anomalous conditions associated with El Niño events (Vargas-Ángel, *et al.*, 2001). Seawater salinity at Gorgona is relatively low and variable (29-33) compared to that of the open ocean, but it is nonetheless higher and more stable than that of the mainland coast, which is usually < 20 (Devis-Morales, *et al.*, 2002). In fact, Gorgona Island is one of the localities with coral reefs and lowest salinities in the world (Kleypas, *et al.*, 1999). The tidal regime at Gorgona is semidiurnal with a maximum vertical range of ~ 5.7 m (IDEAM, 2000). Besides strong El Niño warming events that periodically cause severe coral bleaching and mortality (Glynn, 1990; Vargas-Ángel, *et al.*, 2001), the most significant physical perturbation on Gorgona Island coral reefs are repeated subaerial exposures during extreme low tides, which most often occur between January and April and occasionally cause coral bleaching and mortality on the shallowest portions of reefs (Zapata, *et al.*, 2001;

Zapata and Vargas-Ángel, 2003; Castrillón-Cifuentes, *et al.*, 2017). Gorgona Island is a National Natural Park and it is well-protected from local human impacts.

Study sites. La Azufrada reef, located on the leeward side of the island, is the largest (11.2 ha) continuous coral reef of Gorgona Island. This fringing reef extends approximately for 1 km along the eastern coast. Following an inshore-offshore transect, the reef has an ~80-130 m reef flat with high pocilloporid coral cover, a sloping reef front also dominated by pocilloporids and an outer reef base where massive species of the genus *Pavona* and *Gardineroseris* occur in patches (Glynn, *et al.*, 1982; Zapata, 2001; Zapata and Vargas-Ángel, 2003). Two study sites were selected on this reef in November 1998 based on their good state of conservation and similarity in reef development. The first site (La Azufrada North; Figure 1) is located in the northern portion of the reef near a circular depression (known locally as El Hueco), which is a notable, persistent feature of this reef (Glynn, *et al.*, 1982; Zapata, 2001). The second site (La Azufrada South) is located in the southern section of the reef about 400 m from the north site (Figure 1). At each site, a shallow and a deep plot were established, each consisting of five 10-m long transects haphazardly laid out and permanently marked with stainless steel rods driven into the substrate, one at each end of each transect. The shallow plot was located on the reef flat at ~0.5 m below the Mean Lower Low Water 0-m tidal datum (IDEAM, 2000), while the deep plot was located further offshore at the interface between the reef front and the outer reef base at ~4 m below the 0-m tidal datum. The complete setup consisted of a total of two sites, four plots and 20 permanent transects. More detailed information on the two sites may be found in Zapata, *et al.* (2010).

Data collection. Data on the benthic cover and abundance of herbivorous fishes were collected once a year between 1998 and 2014. Data on sea urchin abundance were collected between 2002 and 2014. All data was obtained each year during a single week of August - November (depending on the year) by a team of 5-8 divers. The cover of different benthic organisms (mostly live coral and algae) was estimated using the continuous line intercept, chain-transect method (Loya, 1978). Live coral cover represents mostly the abundance of pocilloporids because these are the dominant corals at La Azufrada reef, except at the deep plot of the north site, where agariciids (mostly species of *Pavona*) are common. While fleshy and turf algae were considered as separate categories during data collection, for analysis they were combined in a single category because fleshy algae were relatively scarce. Calcareous algae were overwhelmingly crustose coralline algae (CCA) and were considered separately because of their important role facilitating coral recruitment (Birrell, *et al.*, 2008). Sea urchins were counted since 2002 along a 1 m-wide band along each of the two sides of each 10-m permanent transect (20 m² area per transect). Herbivorous fishes were visually censused since 1998 along 30 x 2 m

belt transects haphazardly placed within each plot each year. Two to ten transects were censused at each plot each year for a total of 535 fish visual censuses over the study period. Methods followed protocols modified from CARICOMP (2001; see also Garzón-Ferreira and Rodríguez-Ramírez, 2010, Zapata, *et al.*, 2010).

Statistical analyses. The benthic cover (coral, fleshy and turf algae, and crustose coralline algae) data were analyzed with a linear mixed model with two fixed factors, each with two levels: site (North and South) and depth (shallow and deep plots). Because the same transects were repeatedly sampled every year, this design additionally included one within-subject, repeated measures factor (years) with 17 levels representing the number of consecutive years. The model also included a variance heterogeneity term as a function of year to account for the heteroscedasticity structure within years. This analysis was performed with package nlme (Pinheiro, *et al.*, 2017) in the R software Ver. 3.3.1 (R Core Team, 2016). Analysis of residuals indicated that assumptions of normality and homoscedasticity were satisfied only by the live coral cover data, but not by the fleshy and turf algae or CCA data. The heteroscedasticity structure within years included in the models improved homoscedasticity of residuals in the live coral and CCA data but not in the fleshy and turf algae data. Since the arcsine square root transformation is no longer recommended for statistical analyses of percentages (Warton and Hui, 2011) and the logit transformation did not improve normality and heteroscedasticity of residuals for both types of algae, the analyses reported are based on the original percentage data for all variables. The total abundance of sea urchins or herbivorous fishes was analyzed with a three-way factorial (13 or 17 years, respectively, x 2 sites x 2 depths) generalized linear mixed model with a negative binomial error distribution and a Log-link function using the R software package lme4 (Bates, *et al.*, 2015; R Core Team, 2016). For the sea urchin data, transect was used as a random effects factor because the same transects were sampled repeatedly through the years. In contrast, the model fitted to the herbivorous fish data did not include a repeated measures structure because fish were not censused on the same transects every year.

Results

Live coral was the dominant component of the benthic cover on La Azufrada coral reef throughout the 17 years of study except in 2007, when fleshy and turf algae, the second most important component, was more abundant than coral (Figure 2). Calcareous algae represented the third major component of benthic cover, particularly since 2009. Both coral and algal cover varied significantly through the years (Table 1). Overall (all sites and depths combined), mean percent live coral cover declined from 66.9 ± 4.4 % (\pm SE) in 1998 to a minimum of 39.4 ± 7.8 % in 2008, but showed an increasing trend since then reaching $50.7 (\pm 5.7)$ % in 2014. Thus, during the 17 years there was a net absolute loss of live coral

cover of 16.2 %, representing a relative loss of 24.2 % of the coral existing in 1998. At the same time, fleshy and turf algae tended to show temporal patterns of variation opposite those of coral because these two components of benthic cover were negatively correlated every year ($r = -0.592 - -0.955$, $p \leq 0.006$, $N = 20$ within any given year). Overall, fleshy and turf algal cover was below 29.0 % between 1998-2004, and above 33.0 % between 2005-2008, reaching a peak of 49.5 ± 8.8 % in 2007 and then declining to levels below 33.0 % (Figure 2). The net absolute change in fleshy and turf algal cover between 1998 and 2014 was of only 0.6 %, which represents a 2.3 % increase relative to 1998. Crustose coralline algae also varied through the study period between a minimum yearly mean of 3.4 ± 0.5 % in 1998 and a maximum yearly mean of 26.0 ± 6.7 % in 2009. By 2014 the mean cover by calcareous algae was 18.8 ± 3.8 % indicating an absolute net increase of 15.4 % or a 452.9 % increase relative to 1998 levels.

Temporal and spatial variation in coral and algal cover.

Coral cover was higher on the south than on the north site throughout the study period (Table 1; Figure 3). Overall (all years and depths combined) mean coral cover was 61.0 ± 6.1 % on the south site and 42.2 ± 6.1 % on the north site. This difference was maintained throughout the study period as indicated by the lack of a significant year x site interaction (Table 1). Both sites exhibited trends of coral cover loss through the entire study period like that observed for the whole reef, with a net absolute decrease of 18.1 % in the north and 14.2 % in the south, which represent net decreases of 30.9 % and 18.9 % relative to 1998 levels, respectively. Both sites also showed a similar pattern of coral decrease from 1998 to 2008 and a recovering trend afterwards.

Based on all sites and years combined, there were pronounced differences in mean coral cover between depths (34.8 ± 6.1 % in shallow vs 68.5 ± 6.1 % in deep plots; Table 1). While coral cover in shallow areas declined dramatically

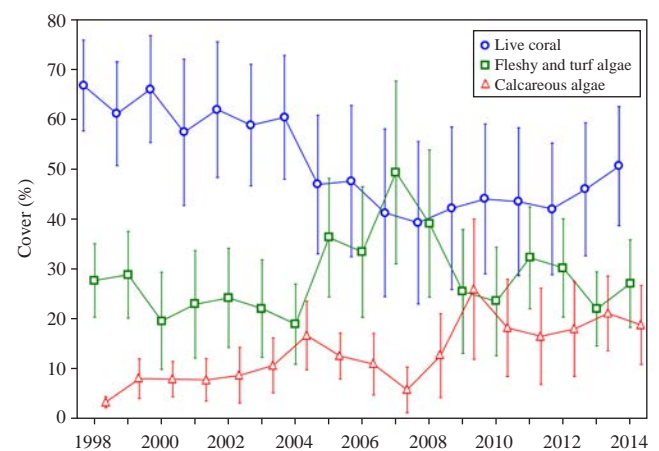


Figure 2. Temporal variation in mean (\pm 95 % C.I.) cover by live coral, fleshy and turf algae, and crustose coralline algae at La Azufrada coral reef, Gorgona Island, from 1998 to 2014.

Table 1. Results of a linear mixed model analysis of percent cover by coral, fleshy and turf algae, and crustose coralline algae (CCA). The model included two fixed factors, Site (North and South) and Depth (shallow and deep) and a random factor (Transect) repeatedly sampled over 17 years. The model also included a variance heterogeneity term as a function of year to account for the heteroscedasticity structure within years. F tests and associated degrees of freedom (DF) and probabilities are shown for each response variable.

Source	DF	Coral		Fleshy & turf algae		CCA	
		F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
(Intercept)	1, 316	138.27	<0.0001	114.18	<0.0001	190.55	<0.0001
Site	1, 160	4.78	0.0440	0.35	0.5640	30.32	<0.0001
Depth	1, 160	15.99	0.0010	25.34	0.0001	19.27	0.0005
Site x Depth	1, 160	0.97	0.3400	0.52	0.4827	9.80	0.0064
Year	1, 316	149.17	<0.0001	3.42	0.0653	186.46	<0.0001
Site x Year	1, 316	1.57	0.2113	12.52	0.0005	48.93	<0.0001
Depth x Year	1, 316	3.19	0.0752	2.76	0.0974	91.35	<0.0001
Site x Depth x Year	1, 316	0.00	0.9577	7.38	0.0070	41.90	<0.0001

from $61.0 \pm 5.7\%$ in 1998 to $14.1 \pm 7.6\%$ in 2008 and then increased to $40.1 \pm 7.1\%$ in 2014, in deep areas it tended to increase from $72.7 \pm 5.7\%$ in 1998 to $81.5 \pm 5.7\%$ in 2002 and then decline to $55.3 \pm 7.6\%$ in 2012. Despite these apparently different patterns of temporal variation between depths, the year x depth interaction was not significant ($p = 0.075$; Table 1).

In contrast to coral cover, extent of cover by fleshy and turf algae was very heterogeneous and depended on the combination of site, depth and year (Table 1). Nonetheless, fleshy and turf algal cover combined over all depths and years did not differ significantly between sites ($27.8 \pm 3.9\%$ vs $29.2 \pm 3.9\%$ in the south and north, respectively). However, differences in algal cover between sites were not constant through the years and exhibited a significant site by year interaction (Table 1). In particular, algal cover was more often lower on the south than on the north site during the first half of the study, while the reverse was true for the second half of the study period. Nonetheless, both sites showed similar patterns of temporal variation with relatively lower values between 1998 – 2004, higher values between 2005 – 2008 and a peak in 2007, and relatively lower values again for the remaining of the study period. Fleshy and turf algal cover varied oppositely coral cover with higher values ($42.3 \pm 3.9\%$) in shallow than in deep areas ($14.7 \pm 3.9\%$). Similar to coral cover, patterns of temporal variation in algal cover tended to differ between depths, although not sufficiently for a significant year x depth interaction ($p = 0.097$; Table 1). In shallow areas, algal cover declined from $34.9 \pm 4.2\%$ in 1998 to $24.2 \pm 5.3\%$ in 2004, increased to $80.9 \pm 7.0\%$ in 2007 and then declined to $31.8 \pm 6.2\%$ in 2014. In contrast, in deep areas, algal cover was much more stable fluctuating between values as low as 4.0 to 4.5 % in 2000, 2001 and 2010, and values as high as 23.6 % in 2012.

CCA cover was also very variable spatially and temporally exhibiting a significant site x depth x year interaction (Figure 3; Table 1). Clearly, the shallow area of the north site

exhibited a much more pronounced temporal variation in CCA cover than any of the other site by depth combinations. CCA cover was low in the deep plots of the two sites during all the study period, but it increased notably in shallow areas at both sites since 2008, after a decrease in fleshy and turf algae, particularly so in the north site, where CCA became the dominant component of the substrate cover.

Abundance of sea urchins and herbivorous fishes.

Diadema mexicanum was the most abundant sea urchin at La Azufrada (78.1 % of all sea urchins observed during the study), followed by *Centrostephanus coronatus* (~20.7 %). Other sea urchin species observed were, in decreasing order of abundance, *Hesperocidaris asteriscus*, *Astropyga pulvinata*, *Toxopneustes roseus*, *Eucidaris thouarsii* and *Tripneustes depressus*.

Abundance of sea urchins depended significantly on the interactions among all factors (i.e., there was a significant site x depth x year interaction; Table 2). Mean total sea urchin abundance (all sites and depths combined) varied significantly among years (Figure 4). The highest yearly mean (134.2 ± 26.3 per 20 m^2 ; \pm S.E.) was observed in 2002 and the lowest (35.4 ± 7.8) in 2005. Yearly means showed signs of oscillations with alternating peaks (2002, 2006, 2009, 2012, 2013) and troughs (2005, 2008, 2011). Overall (all years and depths combined) total sea urchin abundance was similar between sites. However, abundance peaks observed in 2006, 2009 and 2012 were much more pronounced at the north than at the south site, particularly in the shallow area (Figure 3). Therefore, considering all years and sites combined, shallow areas had higher total sea urchin abundance than deep areas.

Only six species accounted for 96.7 % of all herbivorous fishes observed during the study. These were, in decreasing order of abundance, *Acanthurus xanthopterus* (30.6 %), *Stegastes acapulcoensis* (29.1 %), *Scarus ghobban* (26.8 %), *Acanthurus triostegus* (7.4 %) and *Scarus rubroviolaceus* (2.8 %). Also observed were other four species with abundances < 1.2 %.

Table 2. Results of three-way factorial (years x 2 sites x 2 depths) generalized linear mixed model analyses of sea urchin and herbivorous fish abundance. For the sea urchin data, transect was used as a random effects factor because the same transects were sampled repeatedly through 13 years. In contrast, the model fitted to the herbivorous fish data did not include a repeated measures structure over the 17 years of sampling. Values of the Chi-square tests and associated degrees of freedom and probabilities are shown for each response variable.

Source	Sea urchins			Herbivorous fish		
	Chi-square	DF	P	Chi-square	DF	P
Site	0.80	1	0.3696	3.85	1	0.0497
Depth	16.19	1	<0.0001	121.15	1	<<0.0001
Year	121.07	12	<<0.0001	156.43	16	<<0.0001
Site x Depth	0.13	1	0.7228	3.82	1	0.0507
Site x Year	71.15	12	<0.0001	113.64	16	<<0.0001
Depth x Year	145.58	12	<<0.0001	98.38	16	<<0.0001
Site x Depth x Year	50.07	12	<0.0001	31.58	16	0.0113

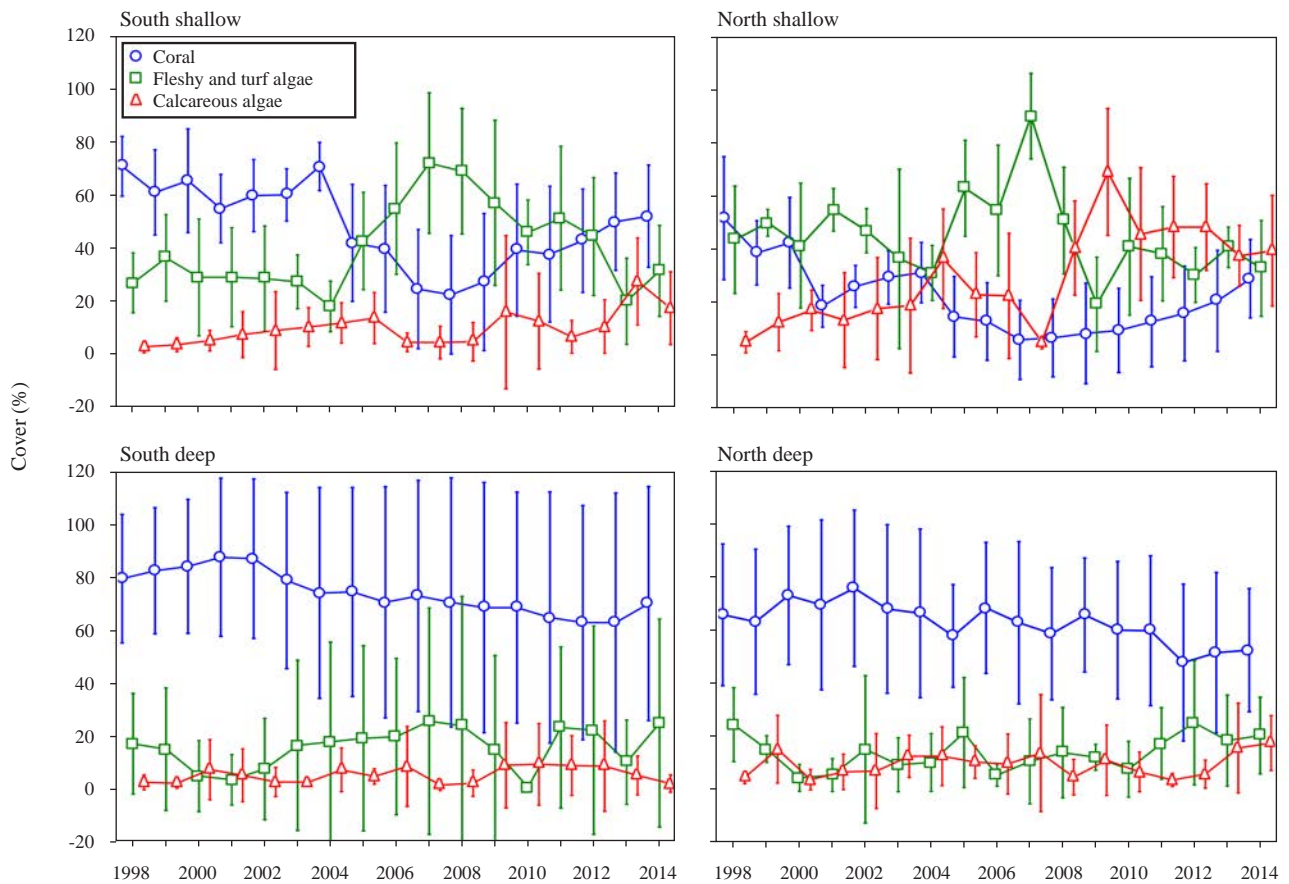


Figure 3. Temporal patterns of variation in mean (\pm 95 % C.I.) cover by live coral, fleshy and turf algae, and crustose coralline algae at two depths (shallow and deep) within two sites (North and South) of La Azufrada coral reef during the study period.

Total abundance of herbivorous fishes varied with site, depth and year (i.e., there was a significant three-way interaction; Table 2). Considering all sites and depths combined herbivorous fish abundance varied sharply among years (Figure 5). Yearly means varied between 8.5 ± 2.1 fish per 60 m^2 (\pm S.E.) in 2012 and 38.8 ± 11.3 in 2001 followed by 36.1

± 18.6 in 2000. The latter two years showed clearly unusually high mean abundances and large within-year variation, particularly at the south site. Herbivorous fish abundance varied irregularly through the years although peaks and troughs did not coincide with those exhibited by sea urchins. Overall (all years and depths combined), there were only

marginally significant differences between sites ($p = 0.049$), due to the much higher values observed in 2000 and 2001 in the south site. On average (all sites and years combined), herbivorous fish abundance was greater on shallow areas than in deep areas and this occurred particularly in 2003, 2004 and 2009 at the south site, and 2003-2004, 2008-2010 and 2013 at the north site. Clearly, herbivorous fish were more consistently abundant in the north site than in the south site (Figure 5).

Discussion

This study extends the results of a previous study (Zapata, *et al.*, 2010) on the benthic dynamics of La Azufrada coral reef that spanned the first seven years (1998-2004) of the period considered here. The larger duration of the current study allows a more detailed evaluation of the observed dynamics and its potential drivers in the light of hypotheses previously proposed (Zapata, *et al.*, 2010). A major (~27.5%) decline in coral cover was observed over the first decade (1998-2008) of the study, causing concern that coral reefs of Gorgona Island were exhibiting a decline like that observed in many coral reefs worldwide (Gardner, *et al.*, 2003, Bruno and Selig, 2007, De'ath, *et al.*, 2012, Jackson, *et al.*, 2014). However, the recovering trend observed since 2009 and the lack of major changes in environmental conditions around La Azufrada coral reef during the time of the study suggest that changes in coral cover are not simply the result of deteriorating conditions caused by local anthropogenic impacts.

Although coral reefs have long been known to be affected by acute natural perturbations that cause significant coral mortality (Miller, 2015), they have usually been able to recover from such perturbations within a few years (Connell, 1997; Connell, *et al.*, 1997, 2004). However, coral reefs have also been increasingly exposed to anthropogenic, usually chronic, perturbations. Even though both natural and anthropogenic perturbations can be significant drivers of change in coral communities, the latter are increasingly becoming the dominant drivers of coral reef dynamics and appear to be responsible for the widespread decline of coral reefs (Gardner, *et al.*, 2005; McClanahan, *et al.*, 2008; Miller, 2015). However, because Gorgona Island is within a well-managed marine protected area, it is unlikely that the initial decline in coral cover observed in this study was caused by local, anthropogenic disturbances.

One important natural perturbation potentially responsible for the decline in coral cover observed at La Azufrada during the first decade of the study is the occurrence of El Niño warming (Glynn, *et al.*, 2017a). While the 1982-1983 El Niño event was responsible for declines in coral cover of up to 85 % in Eastern Tropical Pacific coral reefs (Glynn, 1990), the 1997-1998 El Niño event, which was of similar intensity and duration as the 1982-1983 event, did not cause such dramatic decline even though it negatively affected reefs in the region, including Gorgona Island's reefs (Vargas-Angel, *et al.*, 2001). Levels of coral mortality during the 1997-1998 El Niño were 5 % at Caño Island,

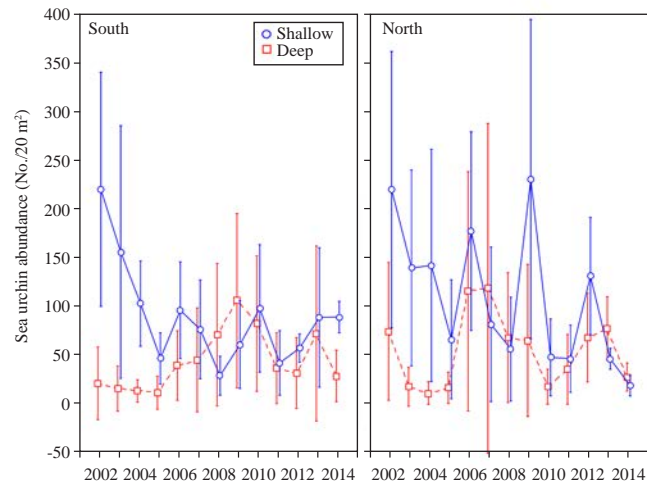


Figure 4. Temporal patterns of variation in mean ($\pm 95\%$ C.I.) sea urchin abundance at two depths (shallow and deep) within two sites (North and South) of La Azufrada coral reef between 2002 and 2014.

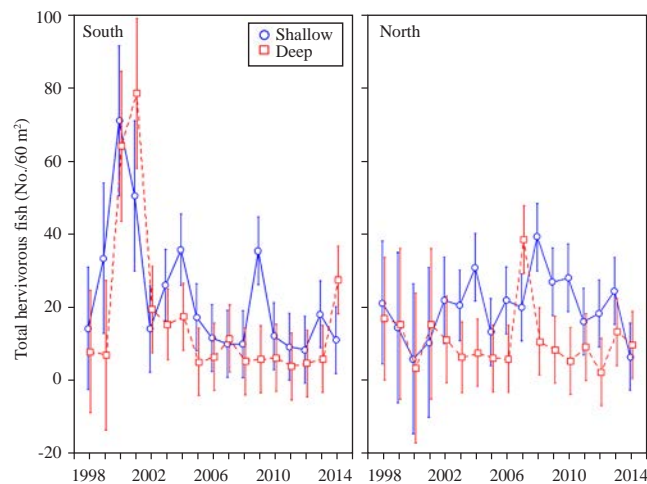


Figure 5. Temporal patterns of variation in mean ($\pm 95\%$ C.I.) abundance of herbivorous fishes at two depths (shallow and deep) within two sites (North and South) of La Azufrada coral reef between 1998 and 2014.

Costa Rica (Guzmán and Cortés, 2001), 7 % on mainland Ecuador and 13 % in the Gulf of Chiriquí, Panama (Glynn, *et al.*, 2001). Levels of bleaching reported for La Azufrada were at most 32 % of live coral cover on the reef slope at the peak of this event but coral mortality was low ($< 1\%$; Vargas-Angel, *et al.*, 2001). Even though the 1997-1998 El Niño event might explain the 6 % decline in coral cover observed from 1998 to 1999, no other major El Niño events occurred during the study period that could help explain the decline in coral cover observed until 2008. I conclude, therefore, that El Niño warming events are not a significant driving force explaining the dynamics of coral and algal cover at La Azufrada reef during the study period.

Major differences in the benthic dynamics of shallow and deep areas observed in this as well as in the previous study by **Zapata, et al.** (2010) help reveal a major driver of benthic dynamics at La Azufrada reef. Clearly, the magnitude of fluctuations in coral and algal cover were much greater in shallow than in deep areas of the reef. Furthermore, patterns of temporal variation in benthic cover were similar between the two study sites, indicating the occurrence of a phenomenon at a sufficiently large spatial scale to encompass the two sites separated by ~400 m. One major, recurrent natural perturbation affecting coral reefs at Gorgona Island and capable of differentially affecting shallow and deep areas of reefs is the subaerial exposure of corals during extreme low tides (**Zapata, et al.**, 2001; **Zapata and Vargas-Ángel**, 2003). This phenomenon occurs every few years at Gorgona Island as it does elsewhere in the ETP (**Glynn**, 1976; **Eakin and Glynn**, 1996; **Cortés and Jiménez**, 2003; **Maté**, 2003; **Glynn, et al.**, 2017a) and explains much of the differences observed in the dynamics of coral and algal cover between depths. Estimates made at La Azufrada reef indicate that subaerial exposure of corals occurs at tide levels below ~ -0.4 m relative to the 0.0 m tide table datum (**IDEAM**, 2000). Because the lowest astronomical tides can reach down to -0.7 m relative to the tidal datum, large areas of the shallowest portions of the reef crest and reef flat can be exposed to air, whereas deeper areas are not affected by this phenomenon (Figure 6A,B). While short-time (15 – 40 min) subaerial exposure of corals can reduce zooxanthellae density and fecundity in *Pocillopora damicornis* (**Castrillón-Cifuentes, et al.**, 2017), prolonged (> 1 h) subaerial exposure occurring at mid-day or coinciding with unfavorable weather conditions (e.g., intense solar radiation or heavy rain, **Maté**, 2003) and occurring repeatedly during several consecutive days can cause severe coral bleaching (Figure 6C) and mortality (**Glynn**, 1976; **Zapata and Vargas-Ángel**, 2003; **Glynn, et al.**, 2017a). Once dead, the colonies are quickly colonized by filamentous algae. Often, only the most distal tips of branches are subaerially exposed in some colonies, and subsequently only those affected portions bleach and die, while the remaining unexposed, lower portions of colonies maintain healthy tissues (Figure 6D). Nonetheless, the dead tips of branches are also colonized by algae, which, after growing for a few weeks, form a thick algal mat that overgrows and kills the remaining tissue, most likely by preventing light penetration. This process creates algal patches of varying sizes on the most elevated portions of the reef (Figure 6D-F). Thus, generally the effect of aerial tidal emersion is a decrease in coral cover and a concomitant increase in algal cover on shallow areas. In contrast, deep areas of the reef are never subaerially exposed during extreme low tides and therefore exhibit much less among-year variation in coral and algal cover.

While extreme low-tide subaerial exposure of corals explains most of the decreases in live coral and increases in algal cover observed in shallow areas of the reef until

2008, what explains the recovery of live coral and decline in algal cover observed after 2008? For any recovery to occur, a process of succession must ensue after perturbation (**Connell and Slatyer**, 1977; **Doropoulos, et al.**, 2016). I suggest that once algae become abundant after coral death following subaerial exposures, herbivores play a crucial, facilitating role in the recovery process by exerting two important effects: first, they remove the algae from dead coral substrates, and second, they erode the reef substrate and therefore increase its depth making it less likely to be subaerially exposed during a subsequent extreme low tide. Evidence for this idea is provided by the fact that on average, sea urchins and herbivorous fish are more abundant in shallow than in deep areas. Although clearly highly dynamic and variable, at both sites the abundance of sea urchins and herbivorous fish was greater in shallow than in deep areas of the reef most of the years. Once herbivores remove the fleshy and turf algae, crustose coralline algae growing on coral rubble become dominant, and later a hard-calcareous pavement is formed as result of cementation by the encrusting calcareous algae. These crustose coralline algae are known to induce coral larval settlement and affect post-settlement survival generally facilitating coral recruitment (**Heyward and Negri**, 1999, **Harrington, et al.**, 2004).

Three mechanisms of recovery of live coral cover can occur: 1) Sublethal effects of subaerial exposure on corals are frequently observed even after major mortality has occurred throughout the reef flat and crest. Small surviving portions of colonies act as effective juvenile coral colonies that can grow back (**Glynn and Fong**, 2006). 2) Settlement of sexually produced larvae and their subsequent juvenile recruitment also contribute to repopulate affected areas of the reef. While it has been difficult to observe coral larval settlement on artificial substrates in the eastern tropical Pacific (**Medina-Rosas, et al.**, 2005; **López-Pérez, et al.**, 2007), including Gorgona Island (**Lozano-Cortés and Zapata**, 2014), histological evidence clearly indicates that gonad maturation and sexual reproduction indeed occur in ETP coral populations (**Glynn, et al.**, 2017b), including those at La Azufrada reef (**Castrillón-Cifuentes, et al.**, 2015). In fact, juvenile colonies are often seen on the bare carbonate pavement on the reef flat of La Azufrada reef suggesting that recruitment of sexually-produced colonies is occurring (**Jaramillo-González**, 2012). However, it is not known whether coral populations at Gorgona Island are self-replenishing or are open. Given its negative effects on coral fecundity and zooxanthellae density at Gorgona Island (**Castrillón-Cifuentes, et al.**, 2017), subaerial exposure could affect coral reproduction and subsequent settlement and recruitment success. 3) Recruitment of new colonies produced by the fragmentation of adult colonies. It has been long-known that fragmentation is an important and common mechanism of asexual reproduction in eastern tropical Pacific coral reefs (**Highsmith**, 1982; **Glynn, et al.**, 2017b). In fact, several mechanisms causing coral fragmentation of

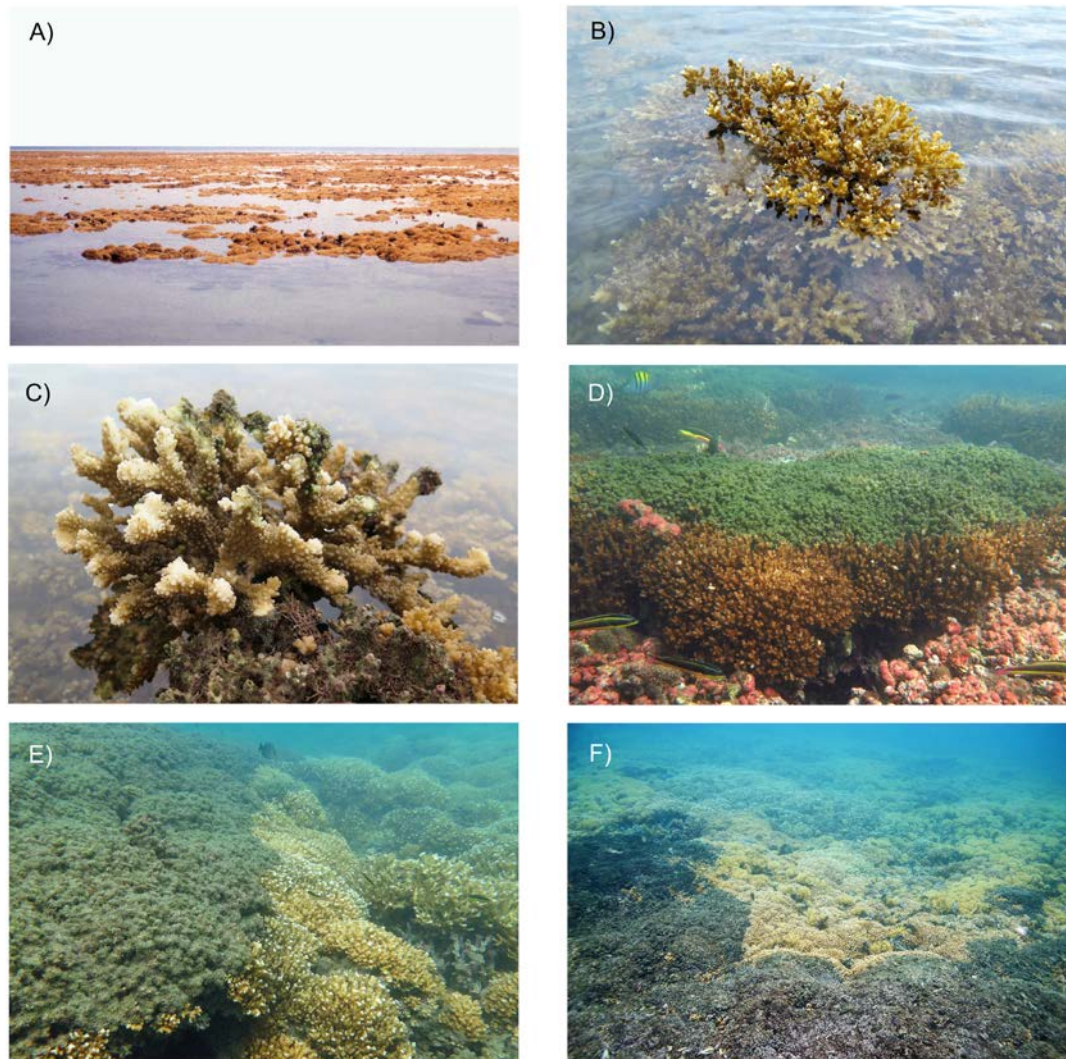


Figure 6. Effects of extreme low tidal subaerial exposure of coral reefs at Gorgona Island, Colombian Pacific Ocean. A) Extensive subaerial exposure of La Azufrada coral reef. B) Recently exposed coral colony showing healthy tissue. C) Partially bleached coral colony during a subaerial exposure event. D) Cluster of coral colonies with upper portion covered by filamentous algae a few weeks after subaerial exposure. E) and F) Contrast between shallow areas of the reef extensively covered by filamentous algae as consequence of a subaerial exposure event (dark areas on left or lower portions of photographs) and healthy coral (pale yellow-khaki color on the right) in adjacent deeper areas not subaerially exposed.

pocilloporid colonies have been documented on Gorgona Island coral reefs, including fish predation (Guzmán and López, 1991; Palacios, *et al.*, 2014; Enochs and Glynn, 2017) and breakage of colonies by drifting logs (Muñoz, *et al.*, 2015). Fragments produced often survive and grow successfully and significantly contribute to the recovery of areas affected by subaerial exposures. Because shallow areas of the reef are overwhelmingly dominated by branching (pocilloporid) corals, fragmentation is a major, perhaps the most important, coral recovery mechanism at La Azufrada reef. Paradoxically, once the coral cover is recovered, the reef starts to build up until it reaches a point in which it again becomes vulnerable to subaerial exposure starting a new cycle of disturbance and recovery.

Conclusions

This study suggests that La Azufrada coral reef exhibits cyclic dynamics that are the result of the interplay between a physical disturbance (subaerial exposure during extreme low tides) and biological processes. The latter include two interspecific interactions: herbivory, which plays a vital role at the beginning of the process of succession after disturbance, and corallivory, which is responsible for much coral asexual reproduction by fragmentation and enhances the recovery of coral cover. Other biological processes are coral sexual reproduction, recruitment, and subsequent coral growth. Although the evidence presented here is strongly suggestive, the 17-year-long time series considered in this paper is still too short to demonstrate a complete cycle of

disturbance and recovery at la Azufrada reef; however, it indicates that the period of such cycle, if it indeed occurs, is in the order of decades. The view that coral reef benthic dynamics are driven by disturbance-recovery cycles dates to the work of **Connell** (1978) and there is good evidence that in the absence of anthropogenic disturbances coral reefs recover from acute natural disturbances (**Connell**, 1997; **Connell, et al.**, 1997, 2004; **Miller**, 2015). This study strongly suggests that such is the case at La Azufrada reef and other coral reefs of Gorgona Island because they are exempt from the local environmental insults that many other reefs worldwide are exposed to. Currently, there is much debate regarding whether coral reef decline worldwide is due to global climate change or to local anthropogenic impacts (**Knowlton and Jackson**, 2008; **Kennedy, et al.**, 2013), and the case of La Azufrada reef suggests that if local human impacts are low, ecosystem resilience to natural perturbations will not be compromised. However, there is increasing concern that anthropogenic global change will increase the frequency and intensity of natural perturbations such as El Niño warming and bleaching events, and ocean acidification (**Eakin, et al.**, 2009; **Hoey, et al.**, 2016), both of which will reduce coral reef resilience in the eastern tropical Pacific.

Acknowledgments

While I am responsible for all data analyses and interpretation, this work could not have been possible without the contribution of many people and institutions. Foremost among people, I thank J. Garzón-Ferreira for realizing his vision of creating a National Monitoring System for the Coral Reefs of Colombia (SIMAC) and A. Rodríguez-Ramírez and R. Navas-Camacho for continuing his work until 2013. Second, numerous people have helped with data collection and organization through the years; for this I thank C. Muñoz, D. Lozano, M. Rodríguez, M. López, A. Alzate, J. Jaramillo, M. Palacios, A. Palacio, A. Castrillón, I. Lemos, S. Bejarano, N. Bernal, J. Daza, E. Flórez, J. García, D. Gil, C. Gómez, D. Gómez, P. Herrón, V. Izquierdo, L. Lizcano, S. Lozano, T. Llanes, M. Maya, A. Mejía, K. Mejía, S. Ramírez, J. Pinzón, M. Reyes-Nivia, J. Rojas, J. Tavera, A. Tobón, J. Vega and V. Zambrano. Colombian National Natural Parks personnel at Gorgona Island, particularly C. Acevedo, C. Gómez, G. Mayor, L. Chasqui, N. Murillo, L. Payán, and especially X. Zorrilla have decisively supported this project. I am very grateful to W. Torres for his help and advice with statistical analyses and to A. Caicedo for help with data management, figures and references. Financial support was provided by Institute for Marine and Coastal Research (INVEMAR), the Colombian Administrative Department of Science, Technology and Innovation (COLCIENCIAS; grant 2105-09-327-97, the Regional Coordination Unit for the Caribbean of the United Nations Environment Program (UNEP- CAR/RCU), the National Environmental Fund (FONAM) through Environmental Program Agreement BID-

7740C/CO, Conservation International, WWF Colombia, National Natural Parks of Colombia, and the Coral Reef Ecology Research Group of Universidad del Valle. I thank A. Salinas, P. Montoya, H. Botero, J. Velez and Aviatour for logistic support. Finally, I thank two anonymous reviewers whose comments helped improve this paper.

Conflict of interest

The author declares no conflict of interests.

References

- Aronson, R. B. & Precht, W. F.** (1997). Stasis, biological disturbance, and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology*. **23**: 326-346.
- Aronson, R. B., Precht, W. F. Toscano, M. A. & Koltes, K. H.** (2002). The 1998 bleaching event and its aftermath on a coral reef in Belize. *Marine Biology*. **141**: 435-447.
- Baker, A. C., Glynn, P. W. & Riegl, B.** (2008). Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine, coastal and shelf science*. **80** (4): 435-471.
- Bastidas-Salamanca, M., Rangel-Buitrago, N., Morales-Giraldo, D., Ricaurte, C., Gómez-López, D. I., Navas-Camacho, R., Navarrete, S. M., Alonso, D. A., Lizbeth, C., Vivas-Aguas, J., Obando-Madera, P. S., Rodríguez-Rodríguez, J. A., Victoria-Licero, L., Villanueva, L. & Perdomo, V.** (2014). Estado del ambiente y de los ecosistemas marinos y costeros. In: INVEMAR. Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: Año 2013. (p. 23-82). Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Periódicas No. 3.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S.** (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*. **67** (1): 1-48.
- Birkeland, C.** (1997). Life and death of coral reefs. New York, USA: Chapman & Hall.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L. & Díaz-Pulido, G. A.** (2008). Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. **46**: 25-63.
- Blanco, J. F.** (2009). The hydroclimatology of Gorgona Island: Seasonal and ENSO-related patterns. *Actualidades Biológicas*. **31** (91): 111-121.
- Brown, B. E.** (1997a). Disturbances to reefs in recent times. In C. Birkeland (ed.), Life and death of coral reefs (p. 354-379). New York, USA: Chapman & Hall.
- Brown, B. E.** (1997b). Coral bleaching: causes and consequences. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*. **1**: 65-74.
- Bruno, J. F. & Selig, E. R.** (2007). Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS one*. **2** (8): e711.
- Bryant, D., Burke, L., McManus, J. & Spalding, M.** (1998). Reefs at risk: a map-based indicator of threats to the world's coral reefs. Washington D. C., USA: World Resources Institute.
- Buddemeier, R. W., Kleypas, J. A. & Aronson, R. B.** (2004). Coral reefs and climate change. Potential contribution of climate change to stresses coral reef ecosystems. Arlington, Virginia, USA: Pew Center on Global Climate Change.

- CARICOMP.** (2001). CARICOMP Methods manual, levels 1 and 2: Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. Kingston, Jamaica: CARICOMP Data Management Center, University of the West Indies.
- Carpenter, R. C.** (1990). Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long-term effects on sea urchin population dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology*. **104**: 67-77.
- Castrillón-Cifuentes, A. L., Lozano-Cortés, D. F. & Zapata, F. A.** (2017). Effect of short-term subaerial exposure on the cauliflower coral, *Pocillopora damicornis*, during a simulated extreme low-tide event. *Coral Reefs*. 1-14.
- Castrillón-Cifuentes, A. L., Muñoz, C. G. & Zapata, F. A.** (2015). Reproductive patterns of the coral *Pocillopora damicornis* at Gorgona Island, Colombian Pacific Ocean. *Marine Biology Research*. **11** (10): 1065-1075.
- Connell, J. H. & Slatyer, R. O.** (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. **111** (982): 1119-1144.
- Connell, J. H.** (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. **199**: 1302-1310.
- Connell, J. H.** (1997). Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs*. **16 Suppl.**: S101-S113.
- Connell, J. H., Hughes, T. P. & Wallace, C. C.** (1997). A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs*. **67**: 461-488.
- Connell, J. H., Hughes, T. P., Wallace, C. C., Tanner, J. E., Harms, K. E. & Kerr, A. M.** (2004). A long-term study of competition and diversity of corals. *Ecological Monographs*. **74**: 179-210.
- Cortés, J. & Jiménez, C.** (2003). Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: history, research and status. In J. Cortés (ed.), *Latin America coral reefs* (p. 361-385). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science B. V.
- De'ath, G., Fabricius, K. E., Sweatman, H. & Puotinen, M.** (2012). The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **109** (44): 17995-17999.
- Devis-Morales, A., García-Hansen, I., Malikov, I. & Villegas-Bolaños, N. L.** (2002). *Compilación oceanográfica de la cuenca Pacífica colombiana*. Serie Publicaciones Especiales Vol. 1, Tumaco, Colombia. Centro Control Contaminación del Pacífico (CCCP).
- Díaz, J. M., Barrios, L. M., Cendales, M. H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., Ospina, G. H., Parra-Velandia, F., Pinzón, J., Vargas-Ángel, B., Zapata, F. A & Zea, S.** (2000). Áreas coralinas de Colombia. Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales 5.
- Díaz, J. M., Díaz-Pulido, G., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., Sánchez, J. & Zea, S.** (1996). Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe colombiano. Complejos arrecifales oceánicos. Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales 2.
- Díaz, J. M., Garzón-Ferreira, J. & Zea, S.** (1995). Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andrés, Colombia: Estado actual y perspectivas para su conservación. Bogotá, Colombia: Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras 7.
- Díaz, J. M., Pinzón, J. H., Perdomo, A. M., Barrios, L. M. & López-Victoria, M.** (2001). Generalidades. In L.M. Barrios & M. López-Victoria (eds.), *Gorgona Marina: Contribución al conocimiento de una isla única* (p. 17-26). Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales 7.
- Doropoulos, C., Roff, G., Visser, M. S. & Mumby, P. J.** (2016). Sensitivity of coral recruitment to subtle shifts in early community succession. *Ecology*. **98** (2): 304-314.
- Eakin, C. M. & Glynn, P. W.** (1996). Low tidal exposures and reef mortalities in the eastern Pacific. *Coral Reefs*. **15**: 120.
- Eakin, C. M., Lough, J. M., Heron, S. F.** (2009). Climate variability and change: monitoring data and evidence for increased coral bleaching stress. In: M. J. H. van Oppen & J. M. Lough (eds.), *Coral Bleaching: Patterns, processes, causes and consequences* (p. 41-67). Berlin, Germany: Ecological Studies 205, Springer-Verlag.
- Enfield, D. B.** (2001). Evolution and historical perspective of the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation event. *Bulletin of Marine Science*. **69**: 7-25.
- Enochs, I. C. & Glynn, P. W.** (2017). Corallivory in the Eastern Pacific. In: P. W. Glynn, D. P. Manzello & I. C. Enochs (eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and loss in a dynamic environment* (p. 315-337). Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Fabricius, K. E.** (2005). Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*. **50**: 125-146
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A. & Watkinson, A. R.** (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*. **301**: 958-960.
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A. & Watkinson, A. R.** (2005). Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*. **86**: 174-184.
- Garzón-Ferreira, J. & Kielman, M.** (1994). Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades. In R. N. Ginsburg (ed.), *Proceedings of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs. Health, Hazards and History* (p. 247-253). Miami, USA: RSMAS, University of Miami.
- Garzón-Ferreira, J. & Rodríguez-Ramírez, A.** (2010). SIMAC: Development and implementation of a coral reef monitoring network in Colombia. *Revista de Biología Tropical*. **58**: 67-80.
- Garzón-Ferreira, J.** (1997). Arrecifes Coralinos: ¿Un tesoro camino a la extinción? Colombia: Ciencia y Tecnología. **15**: 11-19.
- Garzón-Ferreira, J., Cortes, J., Croquer, A., Guzmán, H., Leao, Z. & Rodríguez-Ramírez, A.** (2002a). Status of coral reefs in southern tropical America in 2000-2002: Brazil, Colombia, Costa Rica, Panama and Venezuela. In C. Wilkinson (ed.), *Status of coral reefs of the World: 2002* (p. 343-360). Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science (AIMS).
- Giraldo, A., Rodríguez-Rubio, E. & Zapata, F. A.** (2008). Condiciones oceanográficas en Isla Gorgona, Pacifico oriental tropical de Colombia. *Latin American Journal of Aquatic Research*. **36**: 121-128.
- Gladfelter, W. B.** (1982). White band disease in *Acropora palmata*: Implication for the structure and growth of shallow reefs. *Bulletin of Marine Science*. **32**: 639-643.

- Glynn, P. W.** (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological Monographs*. **46**: 431-456.
- Glynn, P. W.** (1990). Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. In P. W. Glynn (ed.), *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation* (p. 55-126). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
- Glynn, P. W.** (1993). Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs*. **12**: 1-17.
- Glynn, P. W., Colley, S. B., Carpizo-Ituarte, E. & Richmond, R. H.** (2017b). Coral Reproduction in the Eastern Pacific. In: P. W. Glynn, D. P. Manzello & I. C. Enochs (eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and loss in a dynamic environment* (p. 435-476). Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Glynn, P. W., Cortés-Núñez, J., Guzmán-Espinal, H. M. & Richmond, R. H.** (1988). El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical eastern Pacific. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*. **3**: 237-243.
- Glynn, P. W., Fong, P.** (2006). Patterns of reef coral recovery by the regrowth of surviving tissues following the 1997 – 98 El Niño warming and 2000, 2001 upwelling cool events in Panama, eastern Pacific. *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium*. 624-630.
- Glynn, P. W., Maté, J. L., Baker, A. C. & Calderón, M.** (2001). Coral Bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997-1998 El Niño- Southern oscillation event: Spatial and temporal patterns and comparisons with the 1982-1983 event. *Bulletin of Marine Science*. **69**: 79-109.
- Glynn, P. W., Mones, A. B., Podestá, G. P. Colbert, A. & Colgan, M. W.** (2017a). El Niño-Southern Oscillation: Effects on Eastern Pacific coral reefs and associated biota. In P. W. Glynn, D. P. Manzello & I. C. Enochs (eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and loss in a dynamic environment* (p. 251-290). Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Glynn, P. W., Prah, H. von. & Guhl, F.** (1982). Coral reef of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and the influence on community structural reef development. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. **12**: 185-214.
- Grassle, J. F.** (1973). Variety in coral reef communities. In O. A. Jones & R. Endean (eds.), *Biology and geology of coral reefs*, Vol. 2 (p. 247-270). New York, USA: Academic Press.
- Guzmán, H. M. & Cortés, J.** (2001). Changes in reef community structure after fifteen years of natural disturbances in the eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*. **69**: 133-149.
- Guzmán, H. M., López, J.D.** (1991). Diet of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Pisces: Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. *Revista de Biología Tropical*. **39**: 203-206.
- Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G. & Negri, A.** (2004). Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*. **85** (12): 3428-3437.
- Harvell, C. D., Mitchell, C. E, Ward, J. R., Altizer, S., Dobson, A. P., Ostfeld, R. S. & Samuel, M. D.** (2002). Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*. **296**: 2158-2162.
- Heyward, A. J. & Negri, A. P.** (1999). Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral reefs*. **18** (3): 273-279.
- Highsmith, R. C.** (1982). Reproduction by fragmentation in corals. *Marine Ecology Progress Series*. **7** (2): 207-226.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gómez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A., & Hatziolos, M. E.** (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*. **318** (5857): 1737-1742.
- Hoey, A. S., Howells, E., Johansen, J. L., Hobbs, J. P. A., Messmer, V., McCowan, D. M., Wilson, S. K. & Pratchett, M. S.** (2016). Recent advances in understanding the effects of climate change on coral reefs. *Diversity*. **8** (2): 12.
- Hughes, T. P.** (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*. **265**: 1547-1551.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M, Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., Lough, J. M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S. R., Pandolfi, J. M., Rosen, B. & Roughgarden, J.** (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*. **301**: 929-933.
- IDEAM.** (2000). Pronóstico de pleamares y bajamares en la costa pacífica colombiana año 2001. Bogotá, Colombia: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).
- Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Cramer, K. L., Lam, V. V.** (2014). Status and trends of caribbean coral reefs: 1970-2012. Gland, Switzerland: Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J. & Warner, R. R.** (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*. **293**: 629-638.
- Jaramillo-González, J.** (2012). Variación espacial y temporal del reclutamiento coralino en dos arrecifes del Parque Nacional Natural Gorgona (Pacífico Colombiano). Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali.
- Jennings, S. & Polunin, N.** (1996). Impacts of fishing on tropical ecosystems. *Ambio*. **25**: 44-49.
- Kennedy, E. V., Perry, C. T., Halloran, P. R., Iglesias-Prieto, R., Schönberg, C. H., Wisshak, M., Form, A. U., Carricart-Ganivet, J. P., Fine, M., Eakin, C. M. & Mumby, P. J.** (2013). Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action. *Current Biology*. **23** (10): 912-918.
- Kleypas, J. A., McManus, J. W. & Meñez, L. A.** (1999). Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *American Zoologist*. 146-159.
- Knowlton, N., Jackson, J. B. C.** (2008). Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. *PLoS Biol* **6** (2): e54.
- Lessios, H. A., Robertson, D. R. & Cubit, J. D.** (1984). Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*. **226**: 335-337.
- Liddell, W. D. & Ohlhorst, S. L.** (1992). Ten years of disturbance and change on a Jamaican fringing reef. *Proceeding of the 7th International Coral Reef Symposium*. **1**: 144-150.

- López-Pérez, R. A., Mora-Pérez, M. G. & Leyte-Morales, G. E.** (2007). Coral (Anthozoa: Scleractinia) recruitment at Bahías de Huatulco, Western México: Implications for coral community structure and dynamics I. *Pacific Science*. **61** (3): 355-369.
- Loya, Y.** (1978). Plotless and transect methods. In D. R. Stoddart & R. F. Johannes (eds.), *Coral reefs: research methods* (p. 197-217). Norwich, England: Monographs on oceanographic research 39 (5). UNESCO.
- Lozano-Cortés, D. F., & Zapata, F. A.** (2014). Invertebrate colonization on artificial substrates in a coral reef at Gorgona Island, Colombian Pacific Ocean. *Revista de Biología Tropical*. **62**: 161-168.
- Maté, J. L.** (2003). Corals and coral reefs of the Pacific coast of Panamá. In J. Cortés (ed.), *Latin America coral reefs* (p. 387-417). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science B.V.
- McClanahan, T. R., Buddemeier, R. W., Hoegh-Guldberg, O. & Sammarco, P.** (2008). Projecting the current trajectory for coral reefs. In N. V. C., Polunin (ed.). *Aquatic Ecosystems* (p. 242-262). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- McWilliams, J. P., Côté, I. M., Gill, J. A., Sutherland, W. J. & Watkinson, A. R.** (2005). Accelerating impacts of temperature-induced coral bleaching in the Caribbean. *Ecology*. **86**: 2055-2060.
- Medina-Rosas, P., Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A. L. & Ixtapa, D.** (2005). Recruitment of *Porites* (Scleractinia) on artificial substrate in reefs affected by the 1997-98 El Niño in Banderas Bay, Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*. **31** (1A): 103-109.
- Miller, M. W.** (2015). Coral disturbance and recovery in a changing world. In C. Birkeland (ed.), *Coral Reefs in the Anthropocene* (p. 217-230). Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Munro, J. L.** (1983). Caribbean coral reef fishery resources. Manila, Philippines: ICLARM Studies and Reviews 7.
- Muñoz, C. G., Wild, C. & Zapata, F. A.** (2015). Drift logs are effective agents of physical coral fragmentation in a tropical eastern Pacific coral reef. *Bulletin of Marine Science*. **91** (3): 375-376.
- Nyström, M., Folke, C. & Moberg, F.** (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**: 413-417.
- Palacios, M. M., Muñoz, C. G. & Zapata, F. A.** (2014). Fish corallivory on a pocilloporid reef and experimental coral responses to predation. *Coral Reefs*. **33** (3): 625-636.
- Pandolfi, J. M.** (1999). Response of Pleistocene coral reefs to environmental change over long temporal scales. *American Zoologist*. **39**: 113-130.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R. & Jackson, J. B. C.** (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*. **301**: 955-957.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team.** (2017). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-131. Available at <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Porter, J. W., & Meier, O. W.** (1992). Quantification of loss and change in Floridian reef coral populations. *American Zoologist*. **32** (6): 625-640.
- R Core Team.** (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available in <https://www.R-project.org/>.
- Rodríguez-Ramírez, A., Reyes-Nivia, M. C., Navas-Camacho, R., Bejarano, S., Garzón-Ferreira, J. & Zapata, F. A.** (2006). Status of the coral reefs of Colombia in 2003. Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium. 976-981.
- Rogers, C. S.** (1985). Degradation of Caribbean and Western Atlantic coral reefs and decline of associated fisheries. Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium. **6**: 491-496.
- Rouphael, A. B. & Inglis, G. J.** (2002). Increased spatial and temporal variability in coral damage caused by recreational scuba diving. *Ecological Applications*. **12**: 427-440.
- Santavy, D. L. & Peters, E. C.** (1997). Microbial pests: coral disease in the Western Atlantic. Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium. **1**: 607-612.
- Smith, C. L.** (1978). Coral reef fish communities: a compromise view. *Environmental Biology of Fishes*. **3** (1): 109-128.
- Sutherland, K. P., Porter, J. W. & Torres, C.** (2004). Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Marine Ecology Progress Series*. **266**: 273-302.
- Szmant, A. M.** (2002). Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries*. **25**: 743-766.
- Vargas-Ángel, B., Zapata, F. A., Hernández, H. & Jiménez, J. M.** (2001). Coral and coral reef responses to the 1997-98 El Niño event on the Pacific coast of Colombia. *Bulletin of Marine Science*. **69**: 111-132.
- Warton, D. I. & Hui, F. K.** (2011). The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*. **92** (1): 3-10.
- Wilkinson, C. R.** (2008). Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia.
- Williams, E. H. & Bunkley-Williams, L.** (1990). The worldwide coral reef bleaching cycle and related sources of coral mortality. *Atoll Research Bulletin*. **335**: 1-71.
- Zapata, F. A.** (2001). Formaciones coralinas de isla Gorgona. In L. M. Barrios & M. López-Victoria (eds.), *Gorgona Marina: Contribución al conocimiento de una isla única* (p. 27-40). Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales 7.
- Zapata, F. A. & Vargas-Ángel, B.** (2003). Corals and coral reefs of the Pacific coast of Colombia. In J. Cortés (ed.), *Latin America coral reefs* (p. 419-447). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science B.V.
- Zapata, F. A., Rodríguez-Ramírez, A., Caro-Zambrano, C. & Garzón-Ferreira, J.** (2010). Mid-term coral-algal dynamics and conservation status of a Gorgona Island (Tropical Eastern Pacific) coral reef. *Revista de Biología Tropical*. **58**: 81-94.
- Zapata, F. A., Vargas-Ángel, B. & Garzón-Ferreira, J.** (2001). Salud y conservación de las comunidades coralinas. In L. M. Barrios & M. López-Victoria (eds.), *Gorgona Marina: Contribución al conocimiento de una isla única* (p. 41-50). Santa Marta, Colombia: INVEMAR, Serie de Publicaciones Especiales 7.
- Zea, S., Geister, J., Garzón-Ferreira, J. & Díaz, J. M.** (1998). Biotic changes in the reef complex of San Andrés Island (Southwestern Caribbean Sea, Colombia) occurring over nearly three decades. *Atoll Research Bulletin*. **456**: 1-30.

Redescripción del zapotillo rosado del Perú, *Phragmothecha sidereotricha* Fern. Alonso (Malvaceae), y notas sobre su hábitat y distribución

José Luis Fernández-Alonso^{1,*}, Robin Fernández-Hilario², Carlos Reynel-Rodríguez²

¹ Real Jardín Botánico, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, España

² Herbario Forestal, Universidad Nacional Agraria La Molina, Facultad de Ciencias Forestales, Lima, Perú

Resumen

Se presenta la descripción completa del árbol endémico del Perú conocido como zapotillo rosado (*Phragmothecha sidereotricha* Fern. Alonso, Malvaceae), elaborada con base en las nuevas colecciones estudiadas, cuyo material se encuentra en los siguientes herbarios: Museo Herbario Amazonense (AMAZ), Herbario Nacional Colombiano (COL), Herbario Selva Central-Oxapampa (HOXA), Herbario Sur Peruano (HSP), Herbario del Real Jardín Botánico (MA), Herbario del Jardín Botánico de Missouri (MO), Herbario de la Universidad Nacional Agraria La Molina (MOL) y el Herbario de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (USM). Se documenta su hábitat, ecología, distribución y categorización según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), y se presenta el mapa de su distribución con las nuevas localidades registradas, todas ellas en el Departamento de Pasco, Provincia de Oxapampa, Distritos de Palcazú y Puerto Bermúdez. Se incluyen algunas fotografías de la flor y del fruto de este árbol y también una clave para diferenciar los cuatro géneros de frutos carnosos de la tribu Matisieae presentes en Perú. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Bombacoideae; Malvaceae; Matisieae; Perú; *Phragmothecha*; Sterculioideae.

Redescription of the pink zapotillo of Perú, *Phragmothecha sidereotricha* Fern. Alonso (Malvaceae), and notes on its habitat and distribution

Abstract

We present the complete description of the endemic tree of Perú known as *zapotillo rosado*, (*Phragmothecha sidereotricha* Fern. Alonso, Malvaceae), based on the latest collections studied, whose material is in the following herbaria: AMAZ, COL, HOXA, HSP, MA, MO, MOL and USM. We documented its habitat, ecology, distribution and categorization according to IUCN, and we present a distribution map with the new registered localities, all in the Department of Pasco, Province of Oxapampa, Districts of Palcazú and Puerto Bermúdez, Perú. We include photographs of its flowers and fruits, as well as a key to differentiate the four genera of fleshy fruits of the tribe Matisieae present in Perú. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Bombacoideae; Malvaceae; Matisieae; Perú; *Phragmothecha*; Sterculioideae.

Introducción

El género *Phragmothecha* Cuatrec. incluye 11 especies distribuidas desde el este de Panamá, pasando por Colombia y Ecuador, hasta el centro de Perú (Alverson, 1991; Fernández-Alonso, 1996; Fernández-Alonso, 1999). Junto con *Matisia* Bonpl., *Quararibea* Aubl. y otros ocho a nueve géneros menores, se ha considerado tradicionalmente como parte de la tribu Matisieae K. Schum. de la familia Bombacaceae, más recientemente tratada como subfamilia Bombacoideae de la familia Malvaceae s.l. (Fernández-Alonso, 1996; Bayer, et al., 1999; Fernández-Alonso, 2011, *Angiosperm Phylogeny Group IV - APG IV*, 2016).

En los primeros estudios moleculares de Malvaceae s.l., la tribu Matisieae no mostró una clara afinidad hacia las subfamilias Bombacoideae Burnet o Malvoideae Burnet

(Bayer, et al., 1999; Alverson, et al., 1999). Sin embargo, aunque en trabajos posteriores se ha sustentado la posición de la tribu Matisieae fuera del núcleo Bombacoideae, sigue sin decantarse su ubicación a nivel de subfamilia, bien en las Malvoideae o en las Sterculioideae Beishmied con una circunscripción ampliada (Baum, et al., 2004; Nyffeler, et al., 2005; Duarte, et al., 2011; Carvalho-Sobrinho, et al., 2016; APG IV, 2016).

Durante trabajos de campo realizados en el 2014 en el Bosque de Protección San Matías – San Carlos, en la selva central de Perú, se registraron individuos de *Phragmothecha*

*Correspondencia:

José Luis Fernández-Alonso, jlfernandez@rjb.csic.es

Recibido: 04 de julio de 2017

Aceptado: 25 de agosto de 2017

con corolas de color rojo, carácter que solo había sido reportado para dos especies de Colombia. Después de revisar y analizar otros caracteres, se pudo confirmar que esta entidad correspondía a una especie muy poco conocida y originalmente descrita con flores amarillas, con lo cual se amplió su distribución. En el presente trabajo se hace una nueva descripción detallada de *P. sidereotricha*, se registran otras seis localidades nuevas para esta especie, sustentadas con registros de herbario, además de información crítica sobre la ecología de la tribu Matisieae.

Tratamiento taxonómico

Phragmothea se caracteriza por su hábito arbóreo, con hojas simples, ovadas a cordadas; flores opositifolias, a veces más o menos zigomórficas, cáliz tubular a campanulado, ápice 3–5 lobado, persistente, a veces acrescente, cupular en el fruto, pétalos más o menos espatulados, blancos o amarillentos, menos frecuentemente rojos, androceo con tubo estaminal apicalmente 5–lobado, lóbulos alargados, cada uno con 3–6 anteras sésiles septadas, ovario 5–locular, lóculos 2–ovulados, estigma capitado a lobado; frutos drupáceos, con exocarpo coriáceo, mesocarpo carnoso-fibroso, y con cinco pirenos con endocarpo leñoso y grueso, frecuentemente costillado; generalmente con 5 semillas o menos, y cotiledones aplanados o doblados (Fernández-Alonso, 1996; Bayer & Kubitzki, 2003).

Clave para diferenciar los géneros de la tribu Matisieae de frutos drupáceos.

1. Cada lóculo del ovario (5) con numerosos óvulos. Fruto con cinco series de semillas globosas y pubescentes *Patinoa* Cuatrec.

1'. Cada lóculo del ovario (generalmente 5) con solo dos óvulos. Fruto con 2 a 5 pirenos córneos o leñosos, no pubescentes 2

2. Lóbulos del tubo estaminal de hasta 4 mm de longitud; ovario 2–4 locular y frutos con 1 a 4 pirenos desarrollados *Quararibea* Aubl.

2'. Lóbulos del tubo estaminal de más de 4 mm de longitud; ovario 5 locular y frutos con cinco pirenos desarrollados 3

3. Hojas con indumento lepidoto, estrellado o fasciculado, anteras con tecas septadas, pirenos gruesos con costillas marcadas *Phragmothea* Cuatrec.

3'. Hojas con indumento estrellado o fasciculado (nunca lepidoto), anteras con tecas no septadas, pirenos generalmente delgados y siempre sin costillas marcadas..... *Matisia* Bonpl.

Phragmothea sidereotricha Fern. Alonso, *Caldasia* 18(3): 279, fig 12. 1996. Figura 1.

Tipo. PERÚ. Dpto. Pasco, Prov. Oxapampa, Distrito Iscozacín [Distrito Palcazú, Centro Poblado de Iscozacín], 04 de junio de 1986, fl., W. Pariona, & J. Quijano 55 (holotipo MO [MO-176518]; isotipo F [F0042736F]).

Descripción ampliada. Árbol de hasta 26 cm de diámetro y 20 m de alto, con el fuste ligeramente cilíndrico y la base recta; corteza externa marrón, lenticelada; corteza interna reticulada, de color amarillento a naranja. Ramitas

terminales de color gris, con sección circular, de 4–5,5 mm de diámetro, rugosas cuando secas; las yemas ferrugíneas, con fino indumento estrellado-fasciculado. Hojas simples, alternas y dispuestas en espiral, con pecíolos de (7)10–25(35) x 1–2 mm, doblemente pulvinulados, el pulvínulo distal más manifiesto, en seco ocráceo, con indumento fino estrellado-fasciculado; láminas cartáceas de (6,6–) 8–18,2 (–23,3) cm de longitud por (2,5–) 4–8 cm de ancho, elípticas a lanceoladas, rara vez oblongas u obovadas-elípticas, el ápice acuminado a obtuso, la base obtusa a redonda, el margen entero, con tres nervios basales y dos submarginales poco notorios, la nerviación ligeramente broquidódroma, los nervios secundarios de 4–7 pares, la nerviación terciaria reticulada y marcada en el envés, haz y envés con indumento de pelos estrellados dispersos, más abundantes sobre los nervios, rara vez glabrescentes. Flores solitarias, generalmente opuestas a las hojas en ramas laterales cortas, con 2–3 bractéolas lineares, desiguales, de 2–4,5 mm de longitud, ubicadas en el tercio distal del pedicelo, prontamente caducas; pedicelo floral de (8)10–20 mm de longitud por cerca de 1,5 mm de diámetro, ferrugíneo; cáliz en botón fusiforme, apiculado, estrechamente tubular en la anthesis, y desigualmente rasgado en la zona apical, de (16)18–20 mm de longitud por 5–6 mm de ancho, la cara externa ferrugínea, el interior adpreso-seríceo, los lóbulos obtusos de cerca de 4–5 mm de longitud; corola roja (referida como amarilla en una de las etiquetas de colección de herbario), los pétalos estrechamente espatulados, de (25)30–35 mm de longitud y (6)8–10,5 mm en la parte distal más ancha, con indumento generalmente estrellado (o fasciculado) disperso en las caras y con los márgenes ciliados; androceo con columna estaminal de (20)24–26 mm de longitud total, el tubo de 14–16 mm de longitud y cerca de 1 mm de diámetro, dispersamente ciliado en la parte media y basal, largamente ciliado en la parte distal (pelos multicelulares moniliformes), 5 ramas estaminales de cerca de 10 mm de longitud por 1–1,5 mm de ancho, planas en la cara interna, y largamente ciliadas (pelos multicelulares moniliformes), con 4–6 tecas por rama, 4 alargadas en la parte media y distal, de (2)3–3,5 mm de longitud con (8)9–13 lóculos por teca, y 0–2 tecas pequeñas en la parte proximal, de 1–1,5 mm de longitud con (2–) 5–8 lóculos por teca, los lóculos de 0,5–0,75 mm de longitud, dispuestos en dos series; gineceo con el estilo filiforme, 5-sulcado, de 21–22 mm de longitud total y cerca de 0,25 mm de diámetro en la parte media, los tres primeros cuartos glabros, el cuarto distal ciliado, curvo y de 1 mm de diámetro, el estigma capitado, de 1,5–2,0 mm de longitud, el ovario con 5 carpelos. Pedicelo fructífero cilíndrico, de 4,5–10 mm de longitud por 5 mm de ancho; cáliz fructífero pateliforme, de 1,9–2,5 cm de diámetro, con los márgenes rasgados irregularmente en el margen distal; frutos drupáceos, amarillos en la madurez, ovado-apiculados, de 4,6–5,9 cm de longitud por 2,3–3,5 cm de diámetro, el apículo de 1,4–1,7 cm de longitud, el exocarpo liso, marrón verdoso o amarillento, con fino indumento



Figura 1. *Phragmotheca sidereotricha*. **A.** Detalle de la corteza. **B.** Rama corta con botones florales con las bractéolas en la zona media y distal de los pedicelos. **C.** Flora abierta con los pétalos patentes y el androceo en posición central. **D.** Rama con fruto maduro en su posición natural con el apículo dirigido hacia abajo y con cáliz fructífero persistente, pateliforme en la parte inferior. (Fotografías de Robin Fernández).

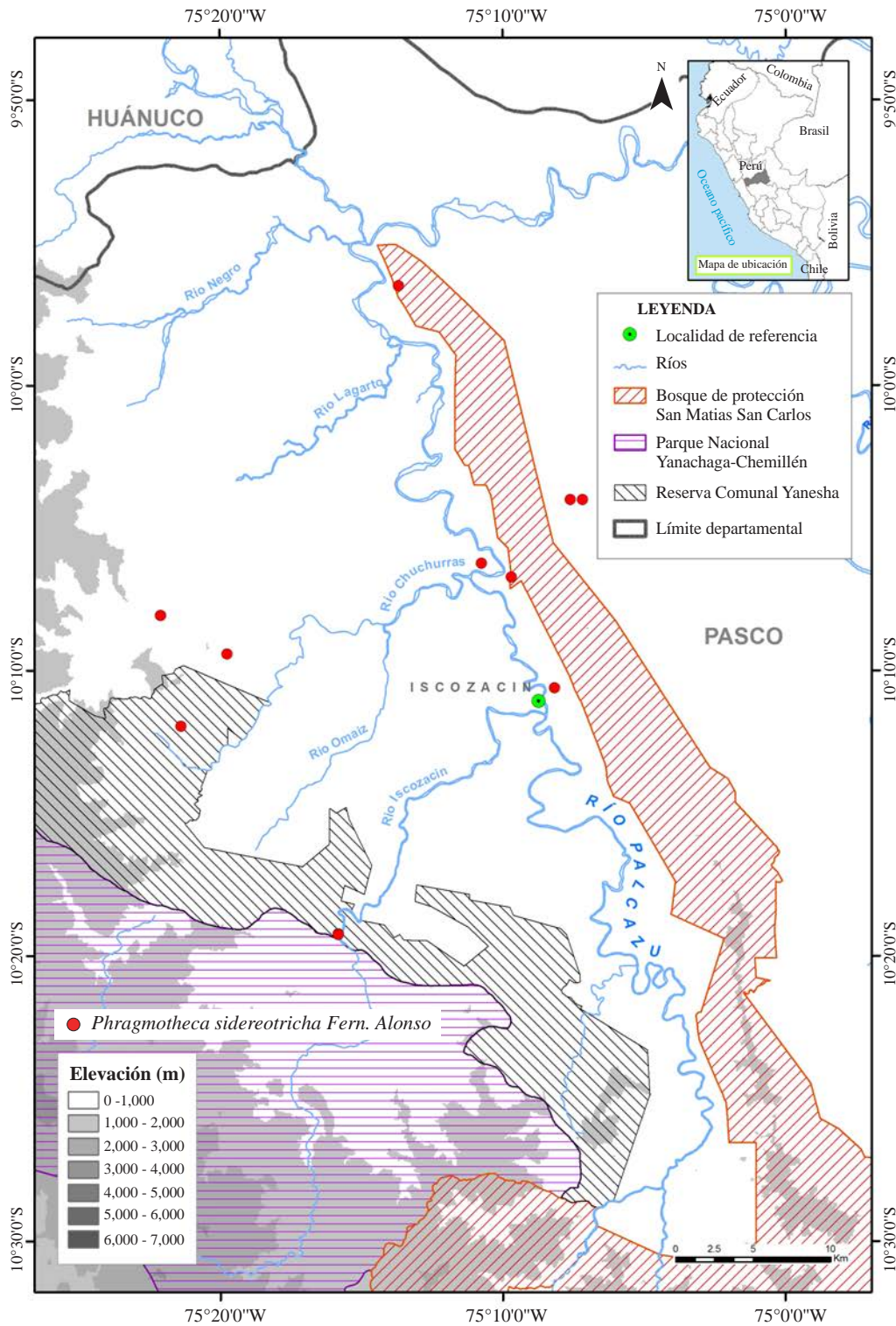


Figura 2. Mapa con la distribución conocida de *Phragmothecha sidereotricha*, especie endémica de la cuenca del río Palcazú, en Pasco, Perú. Las localidades aparecen señaladas con puntos rojos.

estrellado-fasciculado, mesocarpo fibroso y gelatinoso; con cinco huesos o pirenos fusiformes de (3)3,5–4 x 1,5–1,7 cm, de consistencia leñosa, de 1,5–2,5 mm de grosor, cara externa fibrosa aparentemente sin proyecciones o surcos,

cara interna lisa, brillante, color castaño. Semilla con testa marrón rojiza en seco, lisa, de 20–22 mm x 10 mm y de 4–4,5 mm de grosor, comprimida lateralmente, cotiledones color crema, planos (no corrugados).

Nombres vernáculos. “Zapotillo rosado” (*W. Pariona & J. Quijano* 55). En cuanto a la etimología, el epíteto específico hace referencia al indumento del envés foliar constituido por tricomas estrellados con los radios dispuestos en un solo plano (**Fernández-Alonso**, 1996).

Distribución y hábitat. *P. sidereotricha* es una especie endémica de la selva central de Perú, restringida a la cuenca del río Palcazú, dentro del Bosque de Protección San Matías – San Carlos (BPSMSC) y en sus límites, en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén (PNYCH) y en la Reserva Comunal Yanasha (RCY), todas áreas naturales protegidas (ANP) pertenecientes al Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SINANPE), ubicadas en la Provincia de Oxapampa, en el Departamento de Pasco, en un sector de unos 50 x 25 km de área (Figura 2). Asimismo, *P. sidereotricha* presenta un rango altitudinal entre los 320 y los 700 msnm en zonas de bosques primarios o con escasa perturbación antrópica que, según **Vázquez, et al.** (2005), corresponden al bosque húmedo tropical (bh-T), con una temperatura promedio de 25 °C, y se desarrollan en colinas disectadas abruptas, constituidas por arcillas y rocas expuestas. En estos bosques el dosel alcanza los 30 m y los árboles emergentes hasta los 40 m de alto.

Las zonas donde se han localizado poblaciones de *P. sidereotricha* presentan una diversidad florística relativamente alta, con árboles de troncos rectos y a menudo con aletones bien desarrollados (**Vásquez, et al.**, 2005). Además, se tienen registros para esta región de otras siete malváceas de la tribu Matisieae: *Matisia bicolor* Ducke, *M. cordata* Bonpl., *M. malacocalyx* (A. Robyns & S. Nilsson) W.S. Alverson, *M. ochrocalyx* K. Schum., *Quararibea asterolepis* Pittier, *Q. guianensis* Aubl. y *Q. witti* K. Schum. & Ulbr. (**Tropicos**®, 2016), representando casi un tercio del total de especies (27) reportadas o documentadas para esta tribu en Perú (**Brako & Zarucchi**, 1993; **Fernández-Alonso**, 2001; **Pennington, et al.**, 2004; **Ulloa Ulloa, et al.**, 2004; **Monteagudo & Huamán**, 2010; **Fernández-Alonso**, datos no publicados).

Ecología. Con base en todo el material de herbario revisado (26 pliegos), se pudo apreciar que tanto la floración como la fructificación de *P. sidereotricha* se presenta en dos períodos del año, la primera principalmente de mayo a julio y la segunda, de noviembre a diciembre. Asimismo, durante las evaluaciones de campo se ha podido registrar que los individuos de *P. sidereotricha* comparten el estrato intermedio y superior del bosque junto a especies como *Chrysochlamys membranacea* Planch. & Triana (Clusiaceae), *Dipteryx alata* Vogel (Fabaceae), *Eschweilera andina* (Rusby) J.F. Macbr. (Lecythidaceae), *Himatanthus sucuuba* (Spruce ex Müll. Arg.) Woodson (Apocynaceae), *Iryanthera juruensis* Warb. (Myristicaceae), *Miconia* aff. *calvescens* DC. (Melastomataceae), *Nealchornea yapurensis* Huber (Euphorbiaceae), *Otoba parvifolia* (Markgr.) A.H. Gentry (Myristicaceae), *Pleuranthodendron lindenii* (Turcz.) Sleumer (Salicaceae), *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae) y *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae).

Como polinizadores de los géneros *Matisia* y *Quararibea* se han registrado principalmente murciélagos y, en menor medida, abejas, lepidópteros y picaflores (**Alverson**, 1984; **Ayala**, 1985, 1986; **Alverson**, 1989a; **Valois & Ramos**, 2007; **Fleming, et al.**, 2009; **Vale, et al.**, 2013). Teniendo en cuenta que dentro de Matisieae la mayoría de sus especies presenta corolas blancas, amarillentas o blanco-verdosas (**Alverson**, 1989b; **Fernández-Alonso**, 1996), esta mayor afinidad del grupo hacia la quiropterofilia resulta comprensible (**Faegri & van der Pijil**, 1979). Sin embargo, dentro del género *Phragmotheca* existen tres especies (*Phragmotheca rubriflora* Fern. Alonso, *P. mambitana* Fern. Alonso y *P. sidereotricha*) que poseen corolas de color rojo y cálices tubulares, caracteres sugerentes de polinización por colibríes, considerando lo referido en otros casos y grupos taxonómicos (**Faegri & van der Pijil**, 1979; **Rodríguez & Santamaría**, 2004).

En cuanto a la dispersión de semillas, en la tribu Matisieae se ha señalado repetidamente la zoocoria, encontrándose registros específicos para especies de *Matisia* de frutos medianos o grandes como *M. bicolor* Ducke, *M. cordata* Bonpl. y *M. ochrocalyx*, en las cuales los frutos son consumidos por mamíferos mayores como venados (*Mazama americana* Erxleben), tapires (*Tapirus terrestres* L.) y primates (*Ateles* sp.; *Cebus* sp.) (**Reynel, et al.**, 2003; **Palma & Stevenson**, 2013; **Reynel, et al.**, 2016). Este sería el caso de esta especie del género *Phragmotheca*. Además, conocemos el caso de algunos pirenos de *Matisia* sp., recogidos en una clásica cueva de guácharos en Colombia, junto con otras semillas habituales en la dieta de aves de la especie *Steatornis caripensis* Humboldt, (Arecaceae, Lauraceae, Myrtaceae, Burseraceae, etc.). Se trataría de una dieta inusual, no formalmente documentada hasta la fecha en estas aves (**Rojas**, 2012; **Fernández-Alonso**, datos no publicados).

En el caso de especies de frutos de menor tamaño como *Quararibea asterolepis*, *Quararibea funebris* (La Llave) Vischer y *Quararibea witti*, se ha señalado la frugivoría por murciélagos como *Artibeus jamaicensis* Leach y *Carollia perspicillata* L. (**Bonaccorso**, 1979; **Estrada, et al.**, 1984; **Foster, et al.**, 1986; **Flores, et al.**, 1999).

Estado de conservación. En la actualidad una gran parte de la superficie boscosa de la zona norte de la cuenca del río Palcazú ha sido transformada principalmente en áreas de pastoreo, lo que ha ocasionado la fragmentación de varios ecosistemas y la disminución de los bosques conservados, lo cual ha ocasionado que especies típicas de bosques primarios sean cada vez más difíciles de localizar. Probablemente por estas razones casi la totalidad de las recolecciones de *P. sidereotricha* provienen de áreas naturales protegidas (BPSMSC, PNYCH y RCY) o de áreas contiguas, cuyos límites de distribución no rebasan los 50 km linealmente. Teniendo en cuenta estas características y los criterios de la UICN (2012), se optó por asignarle a esta especie la categoría de vulnerable [VU B2b (ii)].

Material representativo examinado. PERÚ. Dpto. Pasco, Prov. Oxapampa, Distrito Palcazú. Ataz. Camino al convento, 10°09'25"S 75°19'45"O, 652 msnm, 22 de mayo del 2009, estéril, *L. Valenzuela, et al. 12792* (USM); Bosque de Protección San Matías - San Carlos, 10°6'43.52"S 75°9'41,68"O, 450 msnm, 22 de noviembre del 2014, fl., fr., *R. Fernández-Hilario & Policarpio 731* (HOXA, HSP, MA, MOL, USM); Bosque de Protección San Matías-San Carlos, sector Mayro, 09°56'31"S 75°13'41"O, 374 msnm, 23 de mayo del 2008, fl., *R. Vásquez, et al. 34249* (USM); Comunidad Nativa Alto Lagarto, 10°11'57"S 75°21'23"O, 700 msnm, 03 de diciembre del 2007, fr., *R. Rojas, et al. 4890* (USM); Comunidad Nativa Alto Lagarto - Reserva Comunal Yanasha, 10°08'04"S 75°22'06"O, 500 msnm, 19 de diciembre del 2008, fl., *R. Rojas & G. Ortiz 6394* (USM); Comunidad Nativa Alto Lagarto - Reserva Comunal Yanasha, 10°08'04"S 75°22'06"O, 500 msnm, 02 de julio del 2009, fr., *R. Rojas & G. Ortiz 6783* (USM); Iscozacín, sector Cuacuazú, 10°10'36.63"S 75°8'9,83"O, 320 msnm, 16 de febrero del 2015, estéril, *R. Fernández-Hilario s/n* (HSP); Límite del Parque Nacional Yanachaga - Chemillén, cerca de la estación biológica Paujil, 10°19'15.4"S 75°15'48,9"O, 390 msnm, 22 de junio del 2005, fr., *A. Monteagudo, et al. 9171* (HOXA, MA, MO); Parque Nacional Yanachaga - Chemillén; trocha de la estación biológica Paujil, 10°19'14"S 75°15'49"O, 420 msnm, 24 de mayo del 2003, fr., *A. Monteagudo, et al. 5472* (AMAZ, HOXA, MA, MO); Parque Nacional Yanachaga - Chemillén, cruzando el río Iscozacín, parcela Paujil 1 Ha, 10°20'S 75°15'O, 410 m, fl., 14 de julio del 2007, *Monteagudo, et al. 14255* (COL, MO); zona del río San José, drenaje del río Chuchurras, 400-500 m, 10°09'S 75°20'O, pendientes con suelos calizos, 14 de mayo de 1983, fr., *D. N. Smith 4029A* (MO). Distrito Puerto Bermúdez. CC. NN. 24 de junio, 10°4'1.30"S 75°7'36,12"O, 3 de noviembre del 2015, estéril, *J. Marcelo-Peña 10205* (MOL); CC. NN. 24 de junio, 10°4'1.15"S 75°7'10,59"O, 3 de noviembre del 2015, estéril, *J. Marcelo-Peña 10210* (MOL).

Contribución de los autores

Introducción, género y clave de géneros, por: J.L. Fernández, R. Fernández y C. Reynel
Descripción de la especie nueva y colecciones revisadas, por: J.L. Fernández y R. Fernández
Distribución, hábitat, ecología, conservación e ilustraciones, por: R. Fernández, C. Reynel y J.L. Fernández.

Agradecimientos

A los curadores de los herbarios COL, HOXA y USM por las facilidades brindadas durante la revisión de material, y al herbario MO por el envío de préstamos y duplicados de Malvaceae para la determinación. A Andrea Bravo por la elaboración del mapa de distribución. A los revisores de este manuscrito por las oportunas observaciones realizadas.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- Alverson, W.** (1984). *Quararibea pumila* (Bombacaceae), a new endemic from Costa Rica. *Brittonia*. **36** (3): 252-256. <https://doi.org/10.2307/2806520>
- Alverson, W.** (1989a). *Quararibea* (Bombacaceae): Five new species from moist and wet forest of Costa Rica and Panamá. *Brittonia*. **41** (1): 61-74. <https://doi.org/10.2307/2807592>
- Alverson, W.** (1989b). *Matisia* and *Quararibea* (Bombacaceae) should be retained as separate genera. *Taxon*. **38** (3): 377-388. <https://doi.org/10.2307/1222268>
- Alverson, W.** (1991). A synopsis of *Phragmothecca* (Bombacaceae), with two new species and a new subspecies. *Brittonia*. **43** (2): 73-87. <https://doi.org/10.2307/2807297>
- Alverson, W., Whitlock, A., Nyffeler, R., Bayer, C., Baum, D.** (1999). Phylogeny of the core Malvales: Evidence from *ndhF* sequence data. *American Journal of Botany*. **86** (10): 1474-1486.
- Angiosperm Phylogeny Group - APG IV.** (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **181** (1): 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Ayala, A.V.** (1985). Observaciones entre las interacciones del colibrí *Thalurania furcata colombica* Bourcier, y las flores que les sirven de fuente de alimento en un bosque subandino. Tesis de Biología, Universidad Nacional de Colombia.
- Ayala, A.V.** (1986). Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves, Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. *Caldasia*. **14** (68-70): 549-562.
- Baum, D., Smith, S., Yen, A., Alverson, W., Nyffeler, R., Whitlock, B., Oldham, R.** (2004). Phylogenetic relationships of Malvaceae (Bombacoideae and Malvoideae; Malvaceae sensu lato) as inferred from plastid DNA sequences. *American Journal of Botany*. **91** (11): 1863-1871. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.11.1863>
- Bayer, C., Fay, M., Brujin, A., Savolainen, V., Morton, C., Kubitzki, K., Alverson, W., Chase, M.** (1999). Support for an expanded family concept of Malvaceae within a circumscribed order Malvales: A combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **129** (4): 267-303. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1999.tb00505.x>
- Bayer, C., Kubitzki, K.** (2003). Malvaceae. En: K. Kubitzki, C. Bayer. (Eds.). The families and genera of vascular plants. Flowering plants, dicotyledons V: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales. Berlin, Alemania: Springer. p. 225-311.
- Brako, L., Zarucchi, J.** (1993). Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Perú. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Garden*. **45**: 1-1286.
- Bonaccorso, F.** (1979). Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*. **24** (4): 359-408.
- Carvalho-Sobrinho, J., Alverson, W., Alcántara, S., Queiroz, L., Mota, A., Baum, D.** (2016). Revisiting the phylogeny of Bombacoideae (Malvaceae): Novel relationships, morphologically cohesive clades, and a new tribal classification based on multilocus phylogenetic analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **101**: 56-74. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.006>

- Duarte, M., Esteves, G., Salatino, M., Walsh, K., Baum, D.** (2011). Phylogenetic analyses of *Eriotheca* and related genera (Bombacoideae, Malvaceae). *Systematic Botany*. **36** (3): 690-701. <https://doi.org/10.1600/036364411X583655>
- Estrada, A., Coates, R., Vásquez, C., Orozco, A.** (1984). Comparison of frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and bats (*Arbiteus jamaicensis*) in the tropical rain forests of Los Tuxtlas, México. *American Journal of Primatology*. **7**: 3-13. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350070103>
- Faegri, K., van der Pijil, L.** (1979). The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. p. 244.
- Fernández-Alonso, J.L.** (1996). Contribuciones al conocimiento del género *Phragmotheca* Cuatr. (Bombacaceae-Quararibae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **18** (3): 253-284.
- Fernández-Alonso, J.L.** (1999). Nueva especie de zapote de monte (*Phragmotheca*, Bombacaceae) en bosques premontanos del centro de Colombia. *Caldasia*. **21** (2): 125-131.
- Fernández-Alonso, J.L.** (2001). Bombacaceae neotropicae novae vel minus cognitae I. Novedades taxonómicas y corológicas en *Matisia*, *Quararibea* y *Spirotheca*. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **25** (95): 183-206.
- Fernández-Alonso, J.L.** (2011). Bombacaceae neotropicae novae vel minus cognitae IX. Una nueva especie de *Matisia* Bonpl. del Chocó biogeográfico. *Caldasia*. **33** (2): 393-406.
- Fleming, T., Geiselman, C., Kress, J.** (2009). The evolution of bat pollination: A phylogenetic perspective. *Annals of Botany*. **104**: 1017-1043. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp197>
- Flores, J., Ortega, J., Ibarra, G.** (1999). El hábito alimentario del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*. **4**: 22-39.
- Foster, R., Arce, J., Wachter, T.** (1986). Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Perú floodplain. En: A. Estrada, T. Fleming (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht, Holanda: Dr W. Junk Publishers. p. 357-370.
- Monteagudo, A., Huamán, M.** (2010). Catálogo de los árboles y afines de la Selva Central del Perú. *Arnaldoa*. **17** (2): 203-242.
- Nyffeler, R., Bayer, C., Alverson, W., Yen, A., Whitock, B., Chase, M., Baum, D.** (2005). Phylogenetic analysis of the Malvadendrina clade (Malvaceae s.l.) based on plastid DNA sequences. *Organisms, Diversity & Evolution*. **5**: 109-123. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.08.001>
- Palma, A., Stevenson, P.** (2013). Dispersión de semillas por monos araña en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, Perú. En: J. Groenendijk, A. Tovar, W. Wust. (Eds). *Reporte Manu 2013: Pasión por la Investigación en la Amazonía Peruana (178-195)*. San Diego Zoo Global Peru & SERNANP.
- Pennington, T. D., Reynel, C., Daza, A.** (2004). *Illustrated guide to the tree of Perú*. David Hunt, The Manse, Chapel Lane, Milborne Port Sherborne, England. p. 848.
- Reynel, C., Pennington, R., Pennington, T., Flores, C., Daza, A.** (2003). Árboles útiles de la Amazonía peruana y sus usos: un manual con apuntes de identificación, ecología y propagación de las especies. Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria La Molina, Royal Botanic Gardens Kew, Royal Botanic Gardens Edinburgh e ICRAF. p. 537.
- Reynel, C., Pennington, T., Pennington, R.** (2016). Árboles del Perú. Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria La Molina, The Natural Environment Research Council, Royal Botanic Gardens Edinburgh, Darwin Initiative, Centro de Estudios en Dendrología – Fundación para el Desarrollo Agrario & Asociación Peruana para la Promoción del Desarrollo Sostenible. p. 1047.
- Rodríguez, M., Santamaría, L.** (2004). Why are so many bird flowers red? *PLOS Biology*. **2** (10): 1515-1519. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020350>
- Rojas Lizarazo, G.L.** (2012). Dieta del guácharo *Steatornis caripensis* Humboldt, 1817 (Aves: Steatornithidae) en el Parque Nacional Natural Chingaza, Cundinamarca – Colombia. Tesis de Postgrado en Biología. Universidad Nacional de Colombia. p. 81.
- Tropicos.** (2016). Base de datos de especímenes (en línea). Missouri, USA. Disponible en <http://www.tropicos.org/SpecimenSearch.aspx>. Fecha de acceso: julio de 2016.
- UICN.** (2012). Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. p. 34.
- Ulloa Ulloa, C., Zarucchi, J., León, B.** (2004). Diez años de adiciones a la flora del Perú: 1993-2003. *Arnaldoa*. Número especial: 1-242.
- Vale, V., Schiavini, I., Lopes, S., Oliveira, A., Dias, O., Gusson, A.** (2013). Functional groups in a semideciduous seasonal forest in Southeastern Brazil. *Biotemas*. **26** (2): 45-58. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2013v26n2p45>
- Valois, H., Ramos, Y.** (2007). Bombacaceae: Composition and ecology in permanent plot of research on biodiversity (PPRB), Chocó, Colombia. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó: Investigación, Biodiversidad y Desarrollo*. **26** (2): 4-8.
- Vázquez, R., Rojas, R., Monteagudo, A., Meza, K., van der Werff, H., Ortiz, R., Catchpole, D.** (2005). Flora vascular de la selva central del Perú: una aproximación a la composición florísticas de tres Áreas Naturales Protegidas. *Arnaldoa*. **12** (1-2): 112-125.

Diversidad florística y cambios en las coberturas de la cuenca del humedal Jaboque y el parque La Florida (Bogotá, Colombia)

Diego Mauricio Cabrera-Amaya*, Catalina Lopera-Doncel, Maribel Yesenia Vásquez-Valderrama,
Mónica Sandoval-Ramos, José Wilfredo López-Cruz

Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis

Resumen

El humedal Jaboque se ubica en medio de la ciudad de Bogotá y es uno de los remanentes de mayor tamaño de la red de humedales y lagos que existió en la Sabana de Bogotá. En este estudio se hizo la caracterización florística de la vegetación en este humedal y en el parque La Florida y se determinaron los cambios en las coberturas vegetales ocurridos entre el 2004 y el 2016. Se encontraron 306 especies, 207 géneros y 91 familias. Las familias con mayor riqueza fueron Asteraceae, Cyperaceae, Myrtaceae, Solanaceae y Fabaceae. Con respecto a las coberturas vegetales evaluadas, se encontró que las más abundantes fueron el juncal *Schoenoplectus californicus* y el camalotal *Bidens laevis*. Este último fue el que más cambió, pues su área tuvo un aumento de 73,2 %. Las especies encontradas y los cambios de vegetación observados evidenciaron un leve mejoramiento en la transformación y la degradación ambiental provocados por la urbanización, la sedimentación y la contaminación de los cuerpos de agua y de las zonas terrestres en el área de estudio. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Cobertura de la tierra; Degradación ambiental; Humedales; Sabana de Bogotá.

Floristic diversity and changes in land cover of the Jaboque wetland basin and La Florida Park (Bogotá, Colombia)

Abstract

The Jaboque wetland is located inside the urban area of Bogotá and it represents one of the largest wetlands left in the Plateau of Bogotá. In this study we made the floristic characterization of the vegetation in this wetland and in La Florida Park. We determined the changes in the vegetation cover occurred between 2004 and 2016. We found 306 species, 207 genera and 91 families. The Asteraceae, Cyperaceae, Myrtaceae, Solanaceae and Fabaceae families were those with more species. The most abundant vegetation covers in 2016 were dominated by *Schoenoplectus californicus* and *Bidens laevis*, and this last species registered the most important change, as its area increased by 73,2%. These findings during the period under study evidenced a slight improvement in the transformation and environmental degradation caused by urbanization, sedimentation, and contamination of water bodies and terrestrial zones in the study area. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Conservation; Environmental degradation; Land cover; Sabana de Bogotá; Wetlands.

Introducción

El humedal Jaboque es un ecosistema urbano de la ciudad de Bogotá que constituye uno de los relictos más grandes de humedal que sobreviven a los procesos de transformación agropecuaria y de urbanización en la Sabana de Bogotá (Schmidt-Mumm, 1998; Hernández & Rangel, 2009). El lago del parque La Florida, contiguo al río Bogotá en la orilla opuesta a Jaboque, también hace parte de estos humedales. Actualmente quedan quince humedales urbanos reconocidos, los cuales son importantes para la capital colombiana puesto que cumplen importantes funciones como la conservación de la biodiversidad, el control de inundaciones, el control de la erosión, la retención de nutrientes, y la recarga de acuíferos de la sabana, además de constituir zonas de recreación

y educación ambiental (Van der Hammen, *et al.*, 2008). En el 2010 estos humedales ocupaban un área que apenas representaba el 1,35 % de la extensión ocupada por lagos y humedales a principios del siglo XX en Bogotá (Escobar, 2016). Los que han sobrevivido hoy se encuentran aislados, han perdido su conectividad ecológica y presentan problemas de degradación y contaminación ambiental con graves consecuencias para su funcionamiento y su conservación. En este contexto, se hace imperativo el estudio de lugares como el humedal Jaboque y el parque La Florida, con el fin de comprender cómo se conforman, cómo funcionan y cómo son

*Correspondencia:

Diego Mauricio Cabrera-Amaya, dmcabrera@unal.edu.co

Recibido: 01 de julio de 2017

Aceptado: 18 de septiembre de 2017

sus dinámicas, para así establecer acciones de conservación y evitar que se sigan fragmentando y perdiendo su capacidad de prestar servicios ecosistémicos.

Existen algunos referentes sobre la vegetación acuática y terrestre en el humedal Jaboque y el parque La Florida, entre los cuales se destacan los estudios de la flora acuática de la Sabana de Bogotá y el valle del río Ubaté (**Schmidt-Mumm**, 1998), y los trabajos de caracterización, manejo y restauración de la vegetación del humedal Jaboque (**ADESSA & EAAB**, 2006; **Córdoba**, 2016; **Hernández & Rangel**, 2009; **Montenegro, Parra, Mendivelso, Vargas**, 2006). Asimismo, están los diversos estudios paleoecológicos e históricos sobre la vegetación de la Sabana de Bogotá durante el Pleistoceno (**Cleef & Hooghiemstra**, 1984; **Van der Hammen**, 1986), los cuales pueden proporcionar pistas para entender el tipo de vegetación original de los humedales de la región.

Sin embargo, a pesar de estos y otros trabajos sobre los humedales de la ciudad, todavía no se conocen las características y las dinámicas bióticas de su flora. En este sentido, el objetivo del presente estudio fue analizar la vegetación y las coberturas de la tierra en la cuenca del humedal Jaboque y del parque La Florida considerando los siguientes aspectos: 1) composición florística, 2) estructura de la vegetación terrestre, y 3) cambios en la cobertura de la tierra entre el 2004 y el 2016.

Materiales y métodos

Área de estudio. El área de estudio se ubica a 2.600 msnm, dentro de la región denominada Sabana de Bogotá, en la zona de vida de bosque seco montano bajo (**Espinal & Montenegro**, 1963). La temperatura media anual es de 13,6 °C, con una humedad relativa media anual de 80 %, una precipitación anual de 792,8 mm, y un régimen bimodal tetraestacional de distribución de las lluvias dividido en dos periodos húmedos (de septiembre a noviembre y de marzo a abril), y dos períodos secos (de diciembre a febrero y de junio a agosto) (**Hernández & Rangel**, 2009; **Beltrán**, 2012).

La cuenca del humedal Jaboque está situada en la localidad de Engativá, al occidente de Bogotá, donde limita al noroccidente con el río Bogotá, con el Aeropuerto Internacional El Dorado y con la Autopista Medellín (Calle 80). Aquí se encuentra el Parque Ecológico Distrital Humedal Jaboque, el segundo más grande de la ciudad con 148,5 hectáreas (**ADESSA & EAAB**, 2006), el cual fue declarado como área importante para la conservación de aves de Colombia y el mundo (**Hernández & Rangel**, 2009) (Figura 1). Presenta un alto grado de transformación de su cobertura vegetal y es uno de los humedales más contaminados del Distrito Capital a causa del mal manejo de vertimientos y aguas residuales (**Castro, Cruz, & Moreno**, 2005; **Avila & Estupiñan**, 2006; **Acherman**, 2007). Cuenta con un sector al norte que no se incluye oficialmente dentro de sus límites y se encuentra

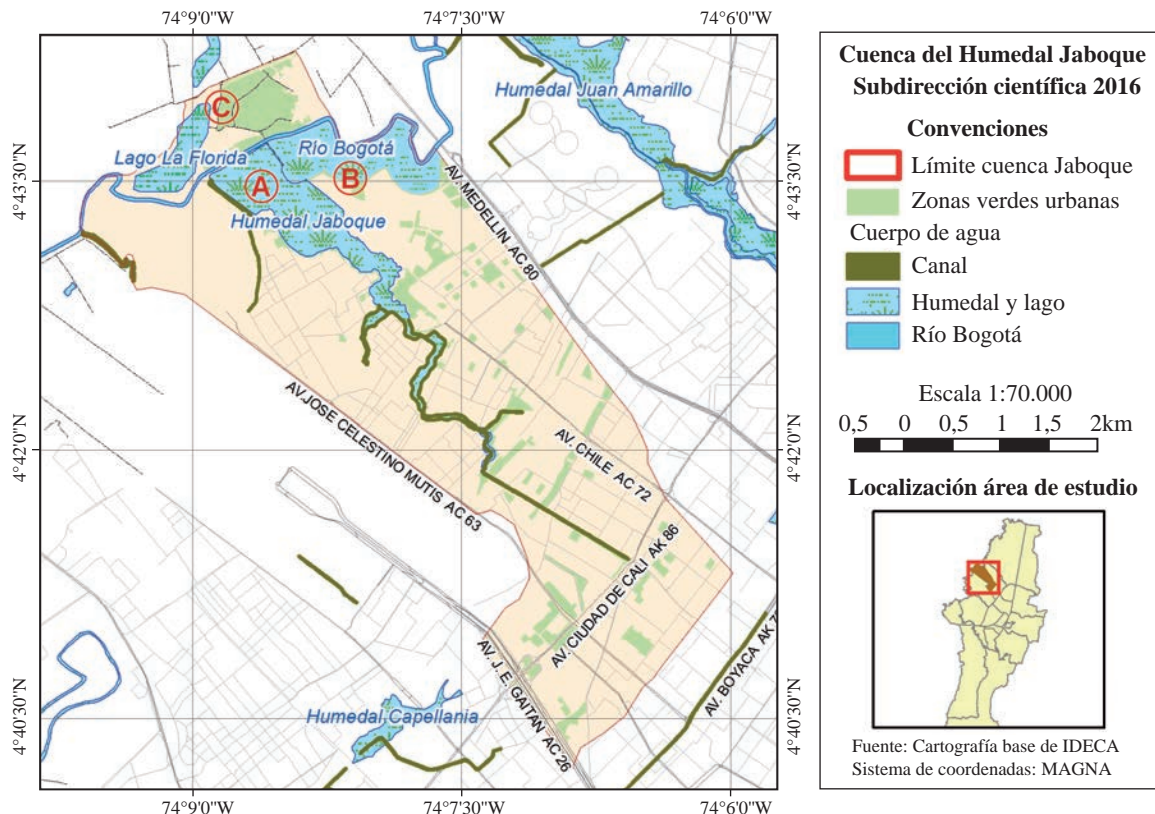


Figura 1. Mapa de la cuenca del humedal Jaboque y el parque La Florida. A) Humedal Jaboque. B) Jaboque Norte. C) Parque La Florida

separado del cuerpo principal por una ciclovia; para efectos del presente estudio se ha denominado a esta sección “Jaboque Norte” (Figura 1). Por su parte, el Parque Regional La Florida está ubicado en el noroccidente de Bogotá, entre los municipios de Funza y Cota (Figura 1); corresponde a un área verde periurbana de carácter recreativo y deportivo con un humedal también declarado como área importante para la conservación de aves y que, por su cercanía con el río Bogotá y el humedal Jaboque, presta servicios ambientales importantes para la región (Benítez, Morales, & Cely-Fajardo, 2004). La ronda de los humedales se definió en el presente trabajo como la zona no inundable incluida dentro del polígono de cada humedal en la cartografía oficial del Distrito Capital.

Riqueza y composición florística. Se hizo un muestreo en el parque La Florida y el extremo noroccidental del humedal Jaboque (Jaboque Norte) entre los meses de octubre y diciembre de 2016. El muestreo incluyó 24 parcelas de 25 x 1 m (25 m²) para la vegetación acuática, las cuales se ubicaron en bandas concéntricas partiendo de la zona litoral hasta un metro de profundidad de la columna de agua. Para la vegetación leñosa terrestre se utilizaron cuatro parcelas de 50 x 2 m (100 m²). En todas las parcelas se estimó el porcentaje de cobertura de las especies mediante el método punto-intercepto (Matteucci & Colma, 1982), registrando el contacto de las especies en 50 puntos dentro de cada parcela. También se midió la circunferencia a la altura del pecho (CAP) y la altura de los individuos leñosos presentes con un CAP mayor de 6,25 cm (2 cm de diámetro). Se hizo el registro fotográfico de cada especie encontrada y se recolectaron muestras botánicas, las cuales se preservaron para su posterior secado e identificación en el herbario del Jardín Botánico de Bogotá (JBB). Para complementar la información florística, se incluyó la información disponible en el trabajo de Hernández & Rangel (2009), los estudios de ADESSA & EAAB (2006) y Córdoba (2016), así como en las colecciones de los herbarios COL y JBB. Con ayuda del programa *EstimateS* 9.0 (Colwell, 2013) se estimó la riqueza esperada usando los modelos Chao 1, para los sitios en donde se hicieron parcelas, y Chao 2 para la ronda del humedal Jaboque en donde se hizo un inventario de los individuos leñosos con CAP mayor de 6,25 cm. Las plantas se clasificaron utilizando los trabajos del *Angiosperm Phylogeny Group* (APG, 2009) para las angiospermas, de Smith, *et al.* (2006) para los helechos, de Goffinet (2009) para los musgos y de Crandall-Stotler, *et al.* (2009) para las hepáticas.

Estructura de la vegetación terrestre. La estructura de la vegetación terrestre se analizó según los parámetros del índice de valor de importancia (IVI) de la densidad, la dominancia y la frecuencia (Rangel & Velásquez, 1997). Se analizó la zona de la ronda del humedal Jaboque, y en el parque La Florida, aquellas zonas poco transitadas en donde era posible observar regeneración natural (margen norte del parque).

Análisis temporal de las coberturas de la tierra. Para el análisis de coberturas se adaptó la leyenda de coberturas de la tierra basada en la metodología *CORINE Land Cover* (IDEAM, 2010), detallada hasta el nivel cinco a una escala de 1:5.000 para su interpretación. Se definieron cuatro coberturas vegetales para las zonas inundables según su fisonomía y especies dominantes siguiendo el esquema general presentado en el protocolo de recuperación y rehabilitación ecológica de humedales en centros urbanos (Van der Hammen, *et al.* 2008): a) pradera errante emergente, b) pradera emergente herbácea, c) pradera emergente juncoide, y d) pradera-matorral mixto (por la mezcla de especies y fisonomías observada, la cual incluye la pradera emergente graminoide y el matorral mixto). Para el año 2004 la interpretación se generó a partir del fotomosaico 2004 de la Infraestructura de Datos Espaciales para el Distrito Capital (IDECA), y se respaldó con el estudio sobre la vegetación del humedal Jaboque realizado en el año 2003 por Hernández & Rangel (2009). Para el año 2016, las coberturas se interpretaron a partir de una imagen de satélite SPOT del 2016 proporcionada por el Fondo Distrital para la Gestión de Riesgos y Cambio Climático (FONDIGER), del fotomosaico 2014 de la IDECA, y de la verificación de campo.

Resultados

Riqueza y composición florística. En total se encontraron 306 especies, 207 géneros y 91 familias, las cuales se presentan en la lista completa de la Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/496/2208>. El número de especies acuáticas y terrestres fue mayor en el humedal Jaboque que en los humedales de La Florida y Jaboque Norte (Tabla 1). El grupo de plantas con mayor número de especies fue el de las eudicotiledóneas, seguido de las monocotiledóneas, con algunos representantes de monilófitos (helechos), briófitos *sensu lato* y algas carófitas, pero en los humedales la proporción de monocotiledóneas fue mayor (Tabla 1). Entre las familias con mayor riqueza se encontraron las siguientes: Asteraceae, Cyperaceae, Myrtaceae, Solanaceae, Fabaceae, Rosaceae, Poaceae, Polygonaceae, Malvaceae y Moraceae; en la vegetación acuática de los humedales predominaron las Asteraceae, Cyperaceae, Solanaceae, Fabaceae y Poaceae, en tanto que en la vegetación terrestre de la ronda del humedal Jaboque y el parque La Florida predominaron las Myrtaceae, Solanaceae, Fabaceae, Rosaceae y Moraceae (Tabla 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/496/2209>). Los géneros con mayor riqueza fueron los de *Eleocharis*, *Ficus*, *Solanum*, *Juncus*, *Prunus*, *Citrus*, *Hydrocotyle*, *Persicaria*, *Eucalyptus*, *Thelypteris*; en la vegetación acuática de los humedales predominaron los de *Eleocharis*, *Solanum*, *Juncus*, *Hydrocotyle* y *Persicaria*, en tanto que en la vegetación terrestre de la ronda del humedal Jaboque y el parque La Florida predominaron los de *Ficus*, *Prunus*, *Citrus*, *Eucalyptus* y *Myrcianthes* (Tabla 2S).

Según el modelo Chao 1, basado en la presencia de las especies, el muestreo registró el 79 % de la riqueza total

Tabla 1. Patrón de distribución de la riqueza según los grandes grupos taxonómicos en las diferentes zonas del área de estudio

Zona de la cuenca	División	Clase	Familias	Géneros	Especies
Humedal La Florida	Marchantiophyta	Marchantiopsida	1	1	1
	Monilophyta	Polypodiopsida	4	4	5
	Magnoliophyta	Eudicotyledoneae	24	48	56
		Monocotyledoneae	7	12	16
Total Humedal La Florida			36	65	78
Zona recreativa del parque La Florida	Monilophyta	Polypodiopsida	3	3	6
	Pinophyta	Pinopsida	1	1	1
	Magnoliophyta	Eudicotyledoneae	26	38	41
		Monocotyledoneae	5	6	6
Total Zona recreativa La Florida			35	48	54
Humedal Jaboque	Charophyta	Zygnematophyceae	1	1	1
	Bryophyta	Bryopsida	2	3	3
	Marchantiophyta	Jungermannopsida	1	1	1
	Monilophyta	Polypodiopsida	5	5	5
	Magnoliophyta	Eudicotyledoneae	25	56	73
		Monocotyledoneae	10	20	33
Total Humedal Jaboque			44	86	116
Ronda del humedal Jaboque	Pinophyta	Pinopsida	4	6	7
	Magnoliophyta	Magnoliidae	1	1	1
		Eudicotyledoneae	42	84	124
		Monocotyledoneae	4	8	10
Total Ronda del humedal Jaboque			51	99	142
Jaboque Norte	Monilophyta	Polypodiopsida	1	1	1
	Magnoliophyta	Eudicotyledoneae	15	20	23
		Monocotyledoneae	6	12	16
Total Jaboque Norte			22	33	40
Total general			91	206	306

esperada en el humedal Jaboque (Figura 2A), 90 % en Jaboque Norte (Figura 2B), 76 % en el humedal La Florida (Figura 2C) y 82 % en la zona recreativa del parque La Florida (Figura 2D). Asimismo, con el modelo Chao 2 basado en la abundancia, se registró el 100 % de la riqueza esperada en la ronda del humedal Jaboque (Figura 2E). Dado que en todas las zonas evaluadas se cruzaron los intervalos de confianza de la riqueza observada y de la esperada, se puede decir que el muestreo fue representativo (Figura 2).

Estructura de la vegetación terrestre. La vegetación terrestre del área de estudio incluyó la zona recreativa del parque La Florida y la ronda del humedal Jaboque. En la primera zona se evidenció que las especies con mayor importancia ecológica fueron *Acacia melanoxylon*, *Pittosporum undulatum* y *Fraxinus chinensis*. Aunque las tres presentaron una frecuencia similar, *A. decurrens* tuvo una mayor dominancia (área basal), mientras que *P. undulatum* presentó una alta densidad de individuos. Se destacó el cuarto lugar

en importancia de *Fuchsia boliviana*, principalmente por ser relativamente frecuente y abundante, mientras que especies como *Eucalyptus globulus* y *Quercus humboldtii* sobresalieron por presentar una gran área basal (Figura 3A). Por otro lado, en la ronda del humedal Jaboque las especies con mayor importancia ecológica fueron *Croton hibiscifolius*, *Acacia decurrens*, *Abatia parviflora*, *Prunus serotina*, *Schinus molle* y *Tecoma stans*. Se destacaron *C. hibiscifolius* y *A. decurrens* por presentar las mayores áreas basales en la ronda del humedal, mientras que otras como *A. parvifolia* y *P. serotina* presentaron una gran densidad de individuos (más que las dos primeras especies) (Figura 3B).

Análisis temporal de las coberturas de la tierra. Se mapearon 54 coberturas en la cuenca del humedal Jaboque y el parque La Florida, 39 de ellas en el 2004 y 44 en el 2016 (Anexo, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/496/2211>). En el 2004 las coberturas con mayor extensión correspondieron a territorios

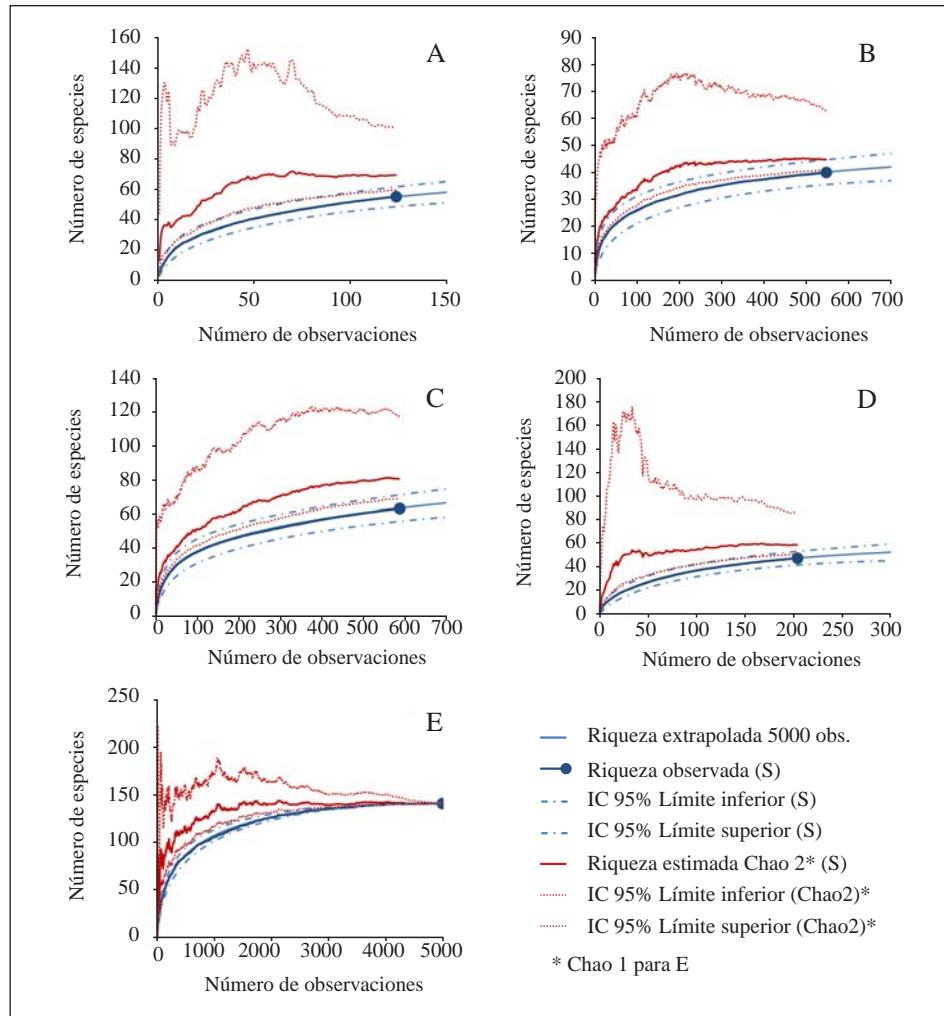


Figura 2. Curvas de acumulación de especies en la cuenca del humedal Jaboque. A) Humedal Jaboque. B) Humedal Jaboque Norte. C) Humedal La Florida. D) Zona recreativa del parque La Florida. E) Ronda del humedal Jaboque

artificializados, particularmente la cobertura denominada tejido urbano continuo (978 ha, 61 % del área examinada) (Anexo). A esta cobertura le siguieron en extensión las coberturas de los territorios agrícolas, especialmente pastos limpios (18 %) (Figura 4). Dentro de las coberturas de bosques y áreas seminaturales, las plantaciones forestales de especies introducidas ocuparon la mayor extensión (2,7 %), y en mayor proporción, aquellas dominadas por especies de *Eucalyptus* (Figura 4 y Figura 5). La mayoría del tejido urbano continuo y de los pastos limpios, así como los cultivos de hortalizas, se ubicaron dentro de la cuenca del humedal Jaboque (Figura 6), mientras que la mayoría de las plantaciones forestales se encontraban en el parque La Florida (Figura 5). Asociada con las áreas húmedas, la cobertura con mayor área fue la pradera emergente juncoide (41,2 %) (Figura 4), especialmente en donde dominaba la especie *Schoenoplectus californicus* (Anexo). A esta le seguían las praderas-matorrales mixtos (Figura 4), las cuales pueden estar dominadas por *Ludwigia peploides*, *Polygonum punctatum*, *Bidens laevis*, *Lythrum*

maritimum, o *Baccharis breviseta*, entre otros (Anexo). En estas coberturas se ha reportado la presencia del helecho invasor *Pteridium aquilinum*, pero se trata en realidad de una identificación errónea de *Hypolepis stuebelii* según las muestras recolectadas en el área de estudio y en los registros del herbario COL. Las coberturas con espejo de agua (zonas pantanosas) ocuparon en este periodo menos de 4 % del área de estudio y la mayoría se encontró en el humedal del parque La Florida (Figura 5). La mayor extensión de praderas emergentes juncoides se encontró en el humedal Jaboque (Figura 6 y Figura 7).

En el 2016, las coberturas que ocuparon la mayor área fueron también los territorios artificializados, en donde el tejido urbano continuo seguía en primer lugar, con un incremento de 8 % con respecto al año 2004 (Anexo, Figura 6). Entre las coberturas de los territorios agrícolas, el primer lugar lo siguieron ocupando los pastos limpios (13,4 %), mientras que los cultivos de hortalizas desaparecieron completamente del humedal Jaboque a favor del

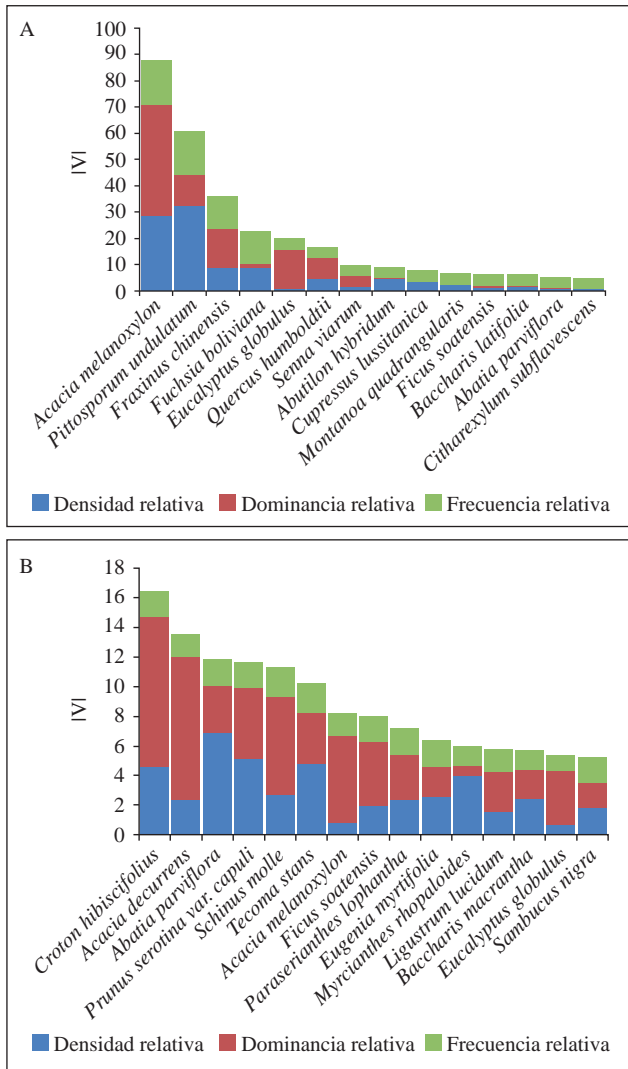


Figura 3. Estructura y biomasa de la vegetación terrestre. A) Índice de valor de importancia (IVI) en la zona recreativa del parque de La Florida. B) IVI en la ronda del humedal Jaboque

tejido urbano continuo (Figura 4, Figura 6). En cuanto a las plantaciones forestales, las de especies introducidas siguieron ocupando el primer lugar, pero habían disminuido a favor de plantaciones de especies nativas (Figura 4). En el parque La Florida las plantaciones de especies introducidas se mantuvieron en una proporción similar a la registrada en el 2004, en contraste con las que se encontraban en el humedal Jaboque Norte, aunque en este último se habían incrementado las plantaciones de especies nativas (Figura 5). En cuanto a las coberturas de áreas húmedas, se observó que la mayor extensión la ocupaban las praderas emergentes herbáceas (especialmente dominadas por *B. laevis*), las cuales incrementaron hasta cubrir el 43 % de las áreas inundables, con la consecuente reducción de las praderas emergentes juncoides y las praderas-matorrales mixtos (Figura 4) dominadas por *S. californicus* y *L. peploides*, respectivamente (Anexo); los cambios más evidentes

de estas últimas coberturas se produjeron en el humedal Jaboque (Figura 6 y Figura 7). Las zonas pantanosas con espejo de agua ocuparon el tercer puesto en extensión, pues casi duplicaron su área (Figura 4), especialmente en el humedal Jaboque (Figura 6 y Figura 7), y otro tanto en el humedal La Florida (Figura 5). También hubo un incremento en la cobertura de praderas errantes emergentes con respecto al 2004 (Figura 4), lo cual fue evidente en el humedal Jaboque, y sobre todo en el humedal Jaboque Norte, donde había reemplazado la cobertura de pastos limpios en muchos sectores (Figura 6 y Figura 7).

Discusión

Riqueza y composición. La riqueza de especies encontrada en los humedales del área de estudio superó la riqueza de especies acuáticas reportada para la Sabana de Bogotá (Schmidt-Mumm, 1998), especialmente en el humedal Jaboque. Una buena parte de las especies encontradas no se consideran acuáticas según las definiciones de Schmidt-Mumm (1998), lo cual evidencia una grave alteración de estos cuerpos de agua, que ha favorecido el avance de la vegetación terrestre y de especies exóticas como *Cenchrus clandestinus*. Entre las especies registradas, la mayoría pertenecen al clado de las eudicotiledóneas, un grupo cuya

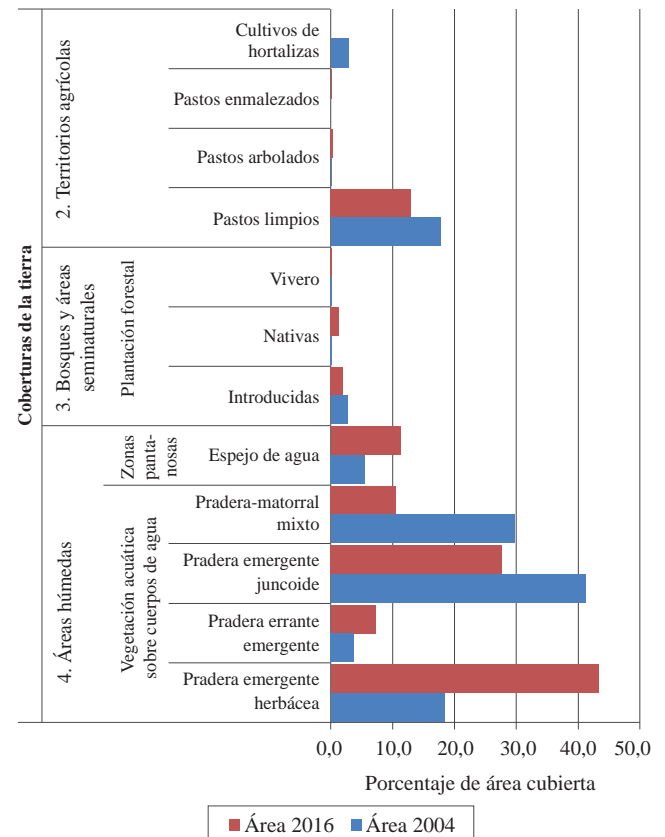


Figura 4. Porcentaje de área de las coberturas de tierra en la cuenca del humedal Jaboque y el parque La Florida en los años 2004 y 2016 excluidos los territorios artificializados y las superficies de agua

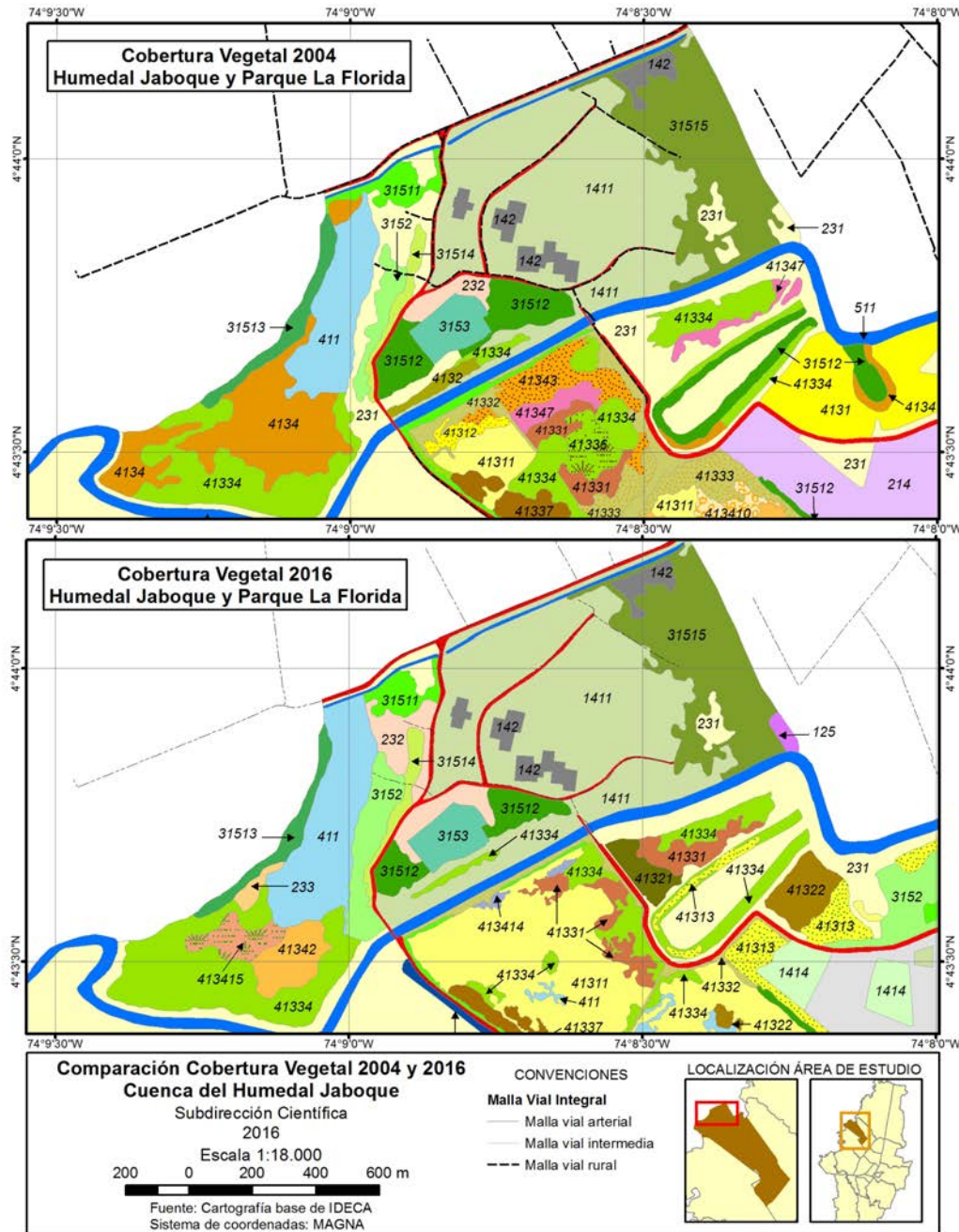


Figura 5. Mapa comparativo de coberturas vegetales en el 2004 y el 2016 en el parque La Florida. Leyenda de CORINE Land Cover de nivel 5 (ver leyenda en el Anexo)

proporción por número de especies en ambientes acuáticos se espera que corresponda a uno por uno o menos frente a las monocotiledóneas (Hutchinson, 1975). Dichas proporciones eran comunes en los humedales de la Sabana de Bogotá y el valle del río Ubaté hasta 1998 (Schmidt-Mumm, 1998), pero en los humedales evaluados las eudicotiledóneas se encontraban en una proporción de 3,5:1 en el humedal La Florida, de 2,2:1 en Jaboque y de 1,5:1 en Jaboque Norte, lo que confirma la reducción de la riqueza de plantas nativas de los humedales debido a la degradación y la pérdida de

su hábitat. Paradójicamente, según este criterio el humedal que aparentemente presenta un mejor estado es Jaboque Norte, justamente el sector que no se encuentra incluido en la cartografía oficial del Distrito Capital o del Instituto Alexander von Humboldt (Escobar, 2016), y que, además, se encuentra rodeado de proyectos urbanísticos residenciales en expansión (Escobar, 2016).

En cuanto a la composición de la vegetación terrestre, se observó una proporción similar entre el número de especies nativas de la Sabana de Bogotá y de los alrededores reportado

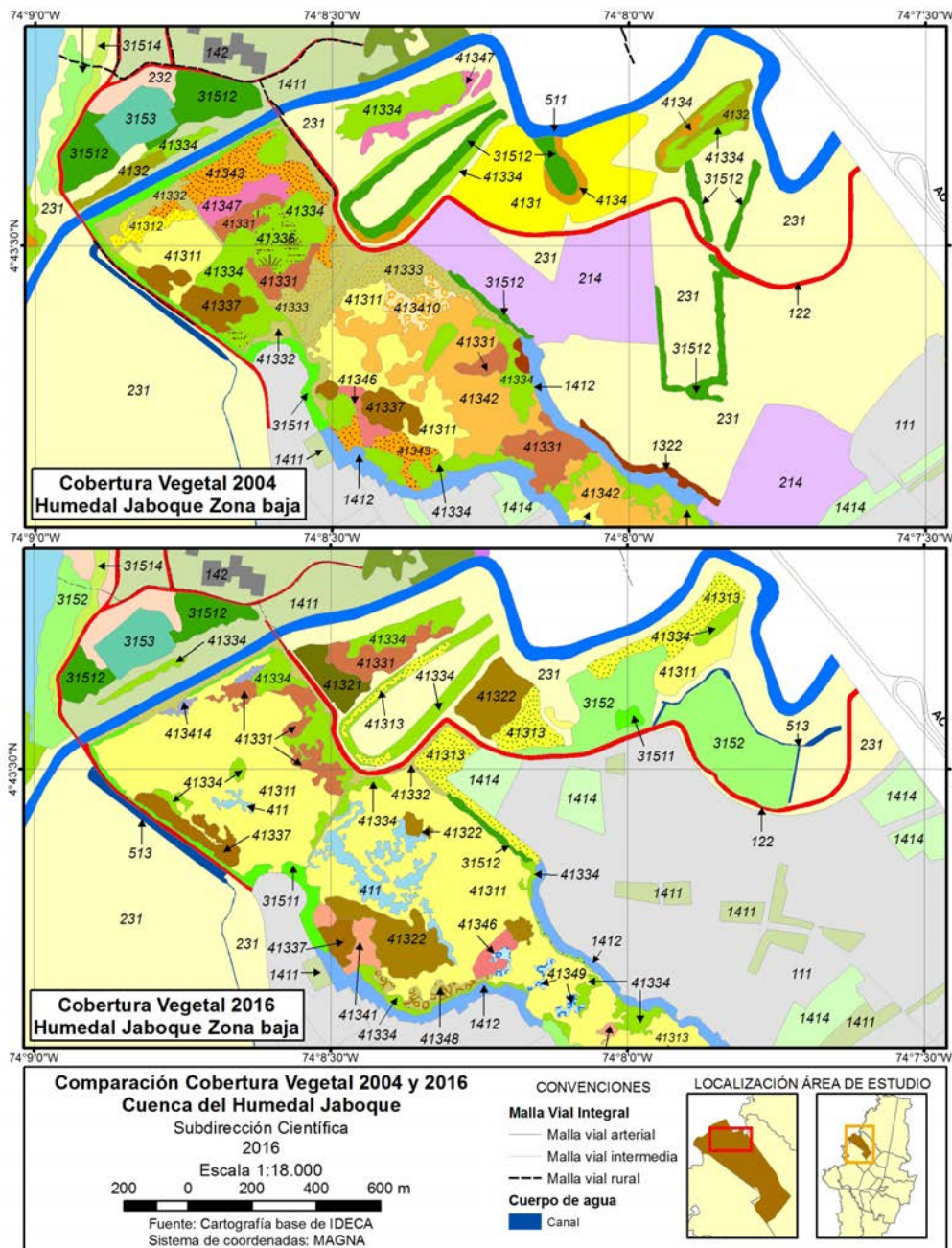


Figura 6. Mapa comparativo de coberturas vegetales en el 2004 y el 2016 en la zona baja del humedal Jaboque y Jaboque Norte. Leyenda de CORINE Land Cover, nivel 5 (ver leyenda en el Anexo)

por Cleef & Hooghiemstra (1984), y las especies exóticas de interés ornamental y forestal (Bernal, *et al.*, 2015), como es el caso del género *Acacia*. Hay que recordar que la vegetación allí presente ha sido el resultado de siembras llevadas a cabo durante las últimas décadas (ADESSA & EAAB, 2006), de manera que la riqueza de especies nativas y exóticas no responde a un proceso natural. No obstante, el panorama no es tan desalentador si se analiza la abundancia y el área ocupada por tales especies, como se discutirá más adelante.

Estructura de la vegetación terrestre. Se destaca la importancia de especies exóticas como *A. melanoxylon*, *P. undulatum*, *F. chinensis*, *A. decurrens*, *F. boliviana*, *S. molle* o *E. globulus*, lo cual se refleja tanto en el número de individuos como en el tamaño y la frecuencia en los diferentes sectores estudiados, aunque no constituían la mayoría de las especies registradas. Como ya se mencionó anteriormente, esto se debe a las intervenciones que han realizado instituciones distritales como la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá o el instituto de Recreación y

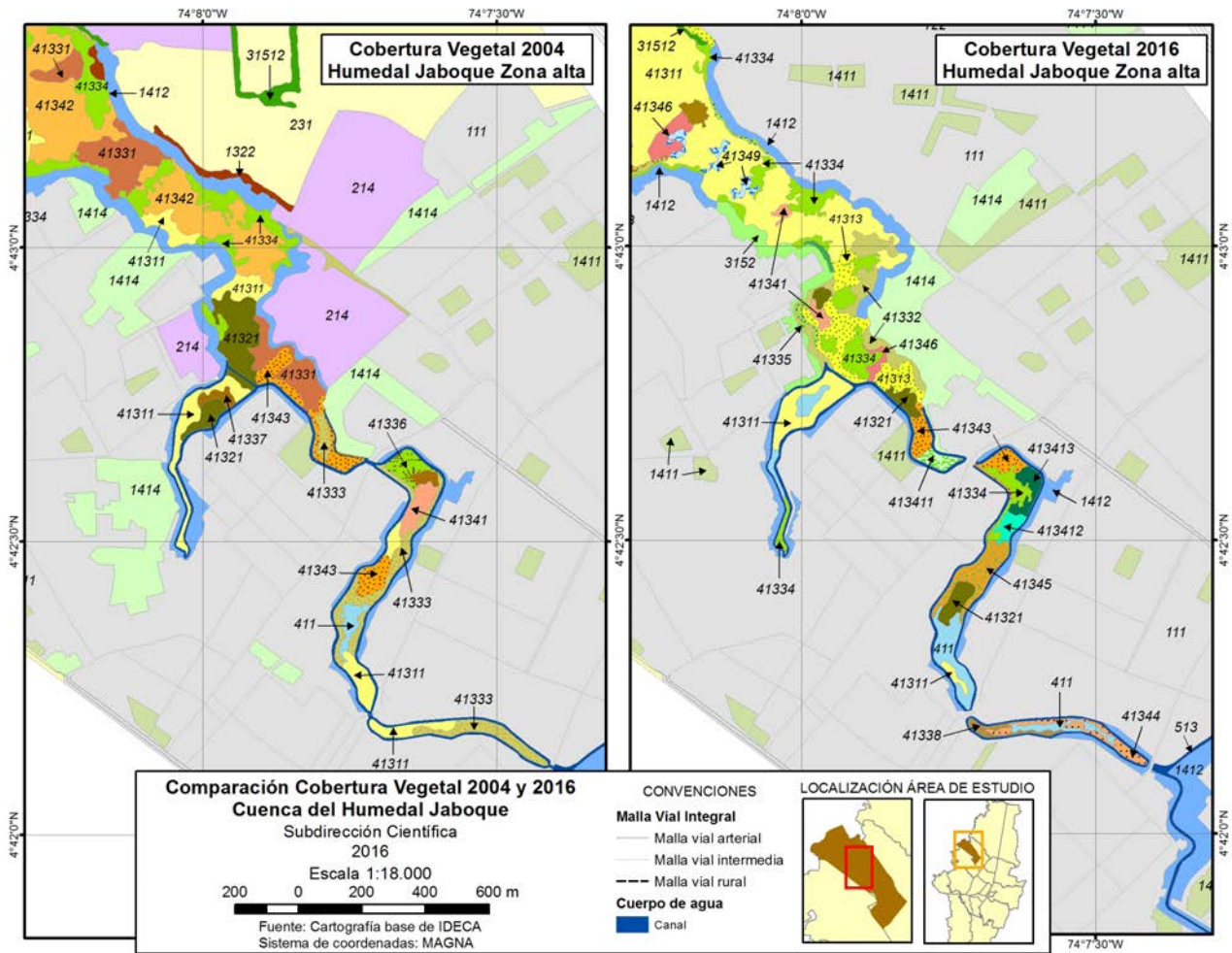


Figura 7. Mapa comparativo de coberturas vegetales en el 2004 y el 2016 en la zona alta del humedal Jaboque. Leyenda de CORINE Land Cover, nivel 5 (ver leyenda en el Anexo)

Deporte (IDRD) a través de programas de arborización de las rondas de los cuerpos de agua y de la zona recreativa de los parques (ADESSA & EAAB, 2006; Córdoba, 2016). De cualquier manera, en el caso del parque La Florida se han introducido artificialmente una gran proporción de elementos nativos característicos de la vegetación terrestre, como *Q. humboldtii*, *Alnus acuminata*, *Vallea stipularis* y *Salix humboldtiana*, los cuales han habitado la Sabana de Bogotá desde el Pleistoceno (Cleef & Hooghiemstra, 1984; Van der Hammen, 1986).

Análisis temporal de las coberturas de la tierra. En general, la gran abundancia y la extensión del área ocupada por especies como *B. laevis*, *S. californicus*, *Juncus effusus*, *C. clandestinus* y *Eichhornia crassipes* evidencian procesos de degradación del humedal Jaboque, pues estas especies son tolerantes a condiciones fisicoquímicas extremas del agua, a grandes cantidades de sedimentos, y a la contaminación por desechos domésticos, residuos sólidos, aguas residuales y materia orgánica (Castro, Cruz & Moreno, 2005). No obstante, el aumento en el área ocupada por algunas de estas

especies en los 12 años evaluados puede ser un indicador de que las condiciones físicas o bióticas han cambiado en un sentido positivo dentro de los humedales. Hay dos eventos que ilustran esta afirmación, el primero es la reducción de las coberturas dominadas por *C. clandestinus*, una especie terrestre exótica, y *S. californicus*, una especie helófito (enraizada en sedimento con las estructuras vegetativas sobre la superficie del agua la mayoría del tiempo) (Schmidt-Mumm, 1998) y, además, típica de la zona de litoral (Hernández & Rangel, 2009); en ambos casos se redujo el área ocupada a favor de las coberturas dominadas por *B. laevis*, también helófito, pero que puede habitar a mayor profundidad en la columna de agua (Hernández & Rangel, 2009). El segundo evento es el incremento del área ocupada por las praderas errantes emergentes, dominadas por especies pleustófitas como *E. crassipes*, *Lemna* spp o *Azolla filiculoides* (plantas flotantes con raíces suspendidas o sin ellas) (Schmidt-Mumm, 1998), así como el aumento del espejo de agua, todo ello en zonas donde antes había praderas emergentes con *B. laevis*, o incluso pastos limpios, como se

observó en Jaboque Norte. Dado que los humedales poco profundos son susceptibles de ser colonizados por especies enraizadas emergentes o errantes (Schmidt-Mumm, 1998), la ampliación de las coberturas mencionadas podría evidenciar una mayor profundidad de los cuerpos de agua con respecto al año 2004, aunque la persistencia de *B. laevis*, *E. crassipes* y *A. filiculoides* puede indicar que la carga de nutrientes sigue siendo alta en estos humedales (Schmidt-Mumm, 1998; Castro, Cruz, & Moreno, 2005; Ávila & Estupiñán, 2006; Acherman, 2007; Beltrán & Rangel, 2013; Rivera, Pinilla & Rangel, 2013; Caicedo, 2016).

En este sentido, vale la pena llamar la atención sobre la necesidad de detener la urbanización en expansión que sufre el área de estudio, pues no solo implica la fragmentación, la sedimentación y la disminución de los humedales (especialmente en Jaboque Norte), sino que también provoca la eutrofización del área inundable por la recepción directa de las aguas residuales de la ciudad. En el humedal Jaboque, por ejemplo, se ha comprobado la relación directa entre el nivel de urbanización y los niveles de fósforo en el agua, pues conforme aumenta la población en las áreas circundantes aumenta igualmente la eutrofización del humedal (Caicedo, 2016). Estos niveles de contaminación tienen efectos negativos sobre la biota como la disminución de la diversidad de plantas y hábitats y del número de especies de aves, algunas de las cuales no se han vuelto a encontrar en el humedal (por ejemplo, el pato calvo *Anas americana* y el chorlito dorado *Pluvialis dominica*) (Acherman, 2007; Caicedo, 2016).

Por otro lado, si bien se ha reducido la cobertura de las plantaciones de especies exóticas en la vegetación terrestre del parque La Florida y el humedal Jaboque Norte, se impone un llamado de atención sobre las plantaciones que se han establecido dentro del área inundable en Jaboque Norte, pues podría afectar la recuperación que ha mostrado el humedal al acelerar nuevamente la colmatación y desecación debidas a la siembra de árboles.

Al margen de los resultados obtenidos en el presente estudio, es necesario hacer una aclaración sobre los conceptos utilizados en la definición de las plantas invasoras de los humedales de Bogotá (Díaz-Espinosa, Díaz-Triana, & Vargas, 2012), la mayoría de las cuales correspondieron a flora acuática y palustre en el presente estudio. Esta observación se hace principalmente porque la abundancia de estas especies está relacionada con el área del litoral, la topografía y los nutrientes del agua y del suelo, de manera que proliferan naturalmente en litorales poco profundos con muchos nutrientes (Schmidt-Mumm, 1998). Teniendo esto en cuenta, la formación de parches mono-específicos de *B. laevis* o *S. californicus* sólo es el reflejo de alteraciones más graves en la estructura y la dinámica hídrica y biótica de los humedales, producidas por acciones antrópicas (Van der Hammen, et al., 2008). Lo anterior no es coherente con un posible potencial poder invasor inherente a estas especies nativas, como se afirma en las diferentes fichas del trabajo de Díaz-Espinosa, Díaz-Triana & Vargas (2012). El mejor

ejemplo es el juncal de *S. californicus*, pues a pesar de que esta especie presenta crecimiento rápido y tiende a competir fuertemente para dominar los bordes (Díaz-Espinosa, Díaz-Triana & Vargas, 2012), también provee hábitats importantes para la avifauna de los humedales, como es el caso de las monjitas (*Agelaius icterocephalus*) y la tingua de pico rojo (*Gallinula chloropus*), como se estableció en el plan de manejo del humedal Jaboque (ADESSA & EAAB, 2006) y durante el presente estudio (observación personal). En este trabajo también se observó que el área ocupada por esta especie se había reducido en el humedal Jaboque entre los años 2004 y 2016 sin la necesidad de una erradicación artificial, y además se ha visto desplazada naturalmente por otras especies nativas más adaptadas a la vida acuática. Por último, esta especie tiene un gran potencial económico y cultural, ampliamente reconocido desde la antigüedad en los Andes de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, y que sigue vigente (Macía & Balslev, 2000; Banack, et al., 2004; Linares, et al., 2008). Por todas estas razones se debería reconsiderar el hecho de catalogar como invasoras a esta y otras especies nativas presentes en la cuenca del humedal Jaboque y el parque La Florida. Dado su potencial biótico y cultural, deberían contemplarse, por el contrario, para las estrategias de remediación y los planes de manejo y conservación a los cuales se han vinculado los residentes vecinos de estos y otros humedales de Bogotá.

Conclusiones

A pesar de que se registraron más especies en los humedales de lo que se tenía reportado en la literatura para la Sabana de Bogotá, una gran proporción de tales especies eran eudicotiledóneas terrestres, lo que evidenció la alteración de estos cuerpos de agua y el reemplazo de la flora acuática. Pese a esto, el área ocupada por coberturas de vegetación acuática era predominante en los humedales estudiados e, incluso, hubo incremento en el área de espejos de agua en el 2016, lo cual podría indicar un aumento en el nivel de agua de estos sistemas y representaría probablemente una leve recuperación con respecto a su estado en el año 2004. Aun así, algunas especies que proliferan en condiciones de aguas eutróficas, como *B. laevis*, *E. crassipes* o *A. filiculoides*, siguen ocupando una gran extensión. Dicho incremento de nutrientes es consecuencia directa de la acelerada expansión urbana en el área de estudio, como ha quedado documentado con el reemplazo de pastos limpios y cultivos de hortalizas presentes en el 2004 por una cobertura de tejido urbano continuo en el 2016.

Además, la vegetación terrestre estuvo representada en similar proporción por especies nativas de la Sabana de Bogotá y por especies exóticas, aunque fue evidente el predominio de estas últimas. No obstante, la cobertura de las plantaciones de especies exóticas disminuyó a favor de las nativas. Algunas nuevas especies fueron establecidas en el humedal Jaboque Norte, lo que pone en peligro la recuperación que ha presentado este cuerpo de agua desde el 2004.

Agradecimientos

A la Subdirección Científica del Jardín Botánico de Bogotá por el apoyo logístico y la información del humedal Jaboque que fue suministrada, a los operarios Carlos Fonseca e Inelza López por el apoyo operativo en campo y en el laboratorio, y a la administración del parque La Florida por la seguridad y el acceso a zonas restringidas del parque.

Información suplementaria

Tabla 1S. Lista de plantas registradas en la microcuenca Jaboque y en el Parque La Florida. A) Humedal La Florida. B) Zona recreativa del Parque La Florida. C) Humedal Jaboque. D) Ronda del Humedal Jaboque. E) Humedal Jaboque Norte. Vea la tabla 1S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/496/2208>

Tabla 2S. Familias y géneros con mayor riqueza de especies. A) Humedal La Florida. B) Zona recreativa del parque La Florida. C) Humedal Jaboque. D) Ronda del humedal Jaboque. E) Humedal Jaboque Norte. Vea la tabla 2S en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/496/2209>

Anexo 1. Leyenda de los mapas de coberturas vegetales y comparación de cambios en área entre los años 2004 y 2016 en la cuenca del humedal Jaboque y el parque La Florida. La cifra inicial del código de la leyenda se refiere a: 1) Territorios artificializados, 2) Territorios agrícolas, 3) Bosques y áreas seminaturales, 4) Áreas húmedas, 5) Superficies de agua (ver IDEAM, 2010). Vea el anexo 1 en: <https://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/496/2211>

Contribución de los autores

DMC, toma de datos, análisis riqueza composición y estructura, escritura del manuscrito, proceso editorial. CLD, toma de datos, análisis coberturas, MYV, toma de datos. MSR, toma de datos, análisis coberturas. JWLC, toma de datos, procesamiento de muestras.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

Acherman, J. (2007). Análisis del estado de alteración y contaminación del humedal Jaboque. Trabajo de grado, Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Bogotá.

ADESSA, & EAAB. (2006). Plan de Manejo Ambiental del Humedal Jaboque. Convenio de cooperación No. 9-07-24100-061-2006. Bogotá, D.C.: Asociación para el Desarrollo Social y Ambiental (ADESSA) & Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB). p. 601.

Angiosperm Phylogeny Group. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **161** (2): 105-121.

Ávila, S. & Estupiñan, S. (2006). Calidad bacteriológica del agua del humedal de Jaboque, Bogotá, Colombia. *Caldasia*. **28**: 66-78.

Ávila, Y., Montenegro, A. & Vargas, O. (2003). Mecanismos de presencia de ocho especies vegetales del humedal Jaboque. *Ambiente y Desarrollo*. **13**: 11-20.

Banack, S.A., Rondón, X. J. & Diaz-Huamanchumo, W. (2004). Indigenous Cultivation and Conservation of Totora (*Schoenoplectus Californicus*, Cyperaceae) in Perú. *Economic Botany*. **58** (1): 11-20.

Beltrán, J. (2012). Formulación de un modelo dinámico de simulación ecológica del humedal Jaboque-Bogotá D. C., con fines de restauración y conservación. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología, Bogotá.

Beltrán, J. E. & Rangel, J.O. (2013). Modelación del estado trófico del humedal de Jaboque, Bogotá D. C., Colombia. *Acta Biológica Colombiana*. **18**: 149-164.

Benítez, H. D., Morales, J. E. & Cely-Fajardo, J. E. (2004). Aspectos de la reproducción y el comportamiento de *Podylimbus podiceps* (Aves: Podicipedidae) en dos humedales de Bogotá, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*. **9**: 61-68.

Bernal, R., Gradstein, S. R. & Celis, M. (2015). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Fecha de consulta: 28 de enero, 2017. Disponible en: <http://catalogoplantadescolombia.unal.edu.co>

Caicedo, A. M. (2016). Simulación dinámica del uso de suelo y los cambios en la biodiversidad de los humedales de Bogotá. Caso Jaboque, Juan Amarillo y Córdoba. Trabajo de grado, Maestría, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Bogotá.

Castro, F., Cruz, I. & Moreno, A. (2005). Evaluación de la calidad del agua y diagnóstico ambiental del humedal Jaboque. *Tecnogestión*. **2**: 77-83.

Cleef, A. M. & Hooghiemstra, H. (1984). Present vegetation of the area of the high plain of Bogotá. In H. Hooghiemstra (Ed.), *Vegetation and Climatic History of the High Plain of Bogotá*, Colombia. **79**: 1-368. Vaduz, Liechtenstein: Ganter Verlag.

Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9. Fecha de consulta: 11 de diciembre de 2016. Disponible en: Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>

Córdoba, M. (2016). Proyecto de recuperación y restauración ecológica en el Parque Ecológico Distrital del Humedal Jaboque, con miras a la identificación e implementación de medidas de adaptación al cambio climático. Bogotá, D. C., Colombia: Convenio Interadministrativo No. 001 de 2015. Fondo Distrital para la Gestión de Riesgos y Cambio Climático (FONDIGER) & Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, Subdirección Técnica. p. 45.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM. (2010). Leyenda nacional de coberturas de la tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia, escala 1: 100.000. Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), Corporación Autónoma Regional del Magdalena (CORMAGDALENA), Bogotá, Colombia.

- Crandall-Stotler, B., Stotler, R. E. & Long, D. G.** (2009). Phylogeny and classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh Journal of Botany*. **66** (1): 155-198.
- Díaz-Espinosa, A. Díaz-Triana, J. & Vargas, O.** (2012). Catálogo de plantas invasoras de los humedales de Bogotá. Bogotá, Colombia: Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia y Secretaría Distrital de Ambiente.
- Escobar, J.** 2016. Naturaleza identificada: construcción colectiva de un mapa de humedales en Bogotá. En: Mejía M. A. (ed.). *Naturaleza Urbana*. Instituto de Investigación de Recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., Colombia. p. 208.
- Espinal, L. & Montenegro, E.** (1963). Mapa de formaciones vegetales de Colombia. Bogotá D.C., Colombia: IGAC.
- Goffinet, B., Buck, W. R., & Shaw, (2009).** Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. En B. Goffinet & A. J. Shaw (Eds.), *Bryophyte biology* (pp. 55-138).
- Hernández, J. & Rangel-Ch., J.** (2009). La vegetación del humedal de Jaboque (Bogotá, D.C.). *Caldasia*. **31**: 355-379.
- Hutchinson, G. E.** (1975). *A treatise on limnology*. Volume III. *Limnological botany*. Wiley.
- Linares, E. L., Galeano, G., García, N. & Figueroa, Y.** (2008). Fibras vegetales empleadas en artesanías en Colombia. Bogotá: Artesanías de Colombia, Ministerio de Comercio, Industria y Turismo, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias - Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá.
- Macía, M. J., & Balslev, H.** (2000). Use and management of totora (*Schoenoplectus californicus*, Cyperaceae) in Ecuador. *Economic Botany*. **54** (1): 82-89.
- Matteucci, S. & Colma, A.** (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Washington D.C., USA.: Secretaría General de la Organización de Estados Americanos (OEA).
- Montenegro, A., Parra, Y., Mendivelso, H., Vargas, O.** (2006). Potencial del banco de semillas en la regeneración de la vegetación del humedal Jaboque, Bogotá, Colombia. *Caldasia*. **28**: 285-306.
- Rangel, J. O., & Velásquez, A.** (1997). Métodos de estudio de la vegetación. En J. Rangel, P.D., Lowy, C., & M. Aguilar, P. (Eds.), *Colombia diversidad biótica II, tipos de vegetación en Colombia*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. p. 59-87.
- Rivera, J., Pinilla-A., G. & Rangel-Ch., J.** (2013). Ensamble de macroinvertebrados acuáticos y su relación con las variables físicas y químicas en el humedal Jaboque-Colombia. *Caldasia*. **35**: 389-408.
- Schmidt-Mumm, U.** (1998). Vegetación Acuática y Palustre de la Sabana de Bogotá y Plano del Río Ubaté (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología.
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., Wolf, P. G.** (2006). A classification for extant ferns. *Taxon*. **55** (3): 705-731.
- Van der Hammen, T.** (1986). La Sabana de Bogotá y su lago en el Pleniglacial Medio. *Caldasia*. **15**: 249-262.
- Van der Hammen, T., Stiles, F., Roselli, L., Chisacá, M., Camargo, G., Guillot, G., Rivera, D.** (2008). Protocolo de recuperación y rehabilitación ecológica de humedales en centros urbanos. Secretaría Distrital de Ambiente. Bogotá.

El complejo *Bostrychietum*: la flora de algas asociadas a las raíces del manglar en la costa pacífica colombiana

Enrique Peña-Salamanca

Universidad del Valle, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biología

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 7 de junio de 2017 de 2017

Resumen

El complejo *Bostrychietum* es conocido como una agrupación de algas asociada a las raíces de mangle en zonas tropicales y subtropicales. Se presenta una revisión de los aspectos taxonómicos, filogenéticos y ecofisiológicos de las especies del género *Bostrychia* distribuidas en el Pacífico colombiano. Los estudios basados en los caracteres taxonómicos y los análisis morfológicos del complejo concluyen que en el Pacífico colombiano habitan los siguientes morfotipos del género *Bostrychia*: *B. calliptera* y *B. pinnata* (morfo 1), *B. moritziana* y *B. radicans* (morfo 2), *B. tenella* (morfo 3), *B. binderi* (morfo 4). *B. pinnata* se considera sinonimia de *B. calliptera*, en tanto que *B. moritziana* y *B. radicans* conforman un grupo con morfología similar. La evaluación de genes nucleares, plastídicos y mitocondriales, así como la descripción complementaria de caracteres taxonómicos en *Bostrychia*, ha determinado que el complejo no es monofilético, es taxonómicamente indistinguible y está compuesto por tres linajes evolutivos. Desde el punto de vista ecofisiológico, las especies del complejo *Bostrychietum* están permanentemente expuestas a cambios extremos en el régimen lumínico, la salinidad y el nivel de inundación impuesto por la marea. *B. calliptera* y *C. lepriurii* registran fotosíntesis positiva en agua y en aire, lo que demuestran su capacidad para enfrentar los periodos de desecación durante la marea baja y explican el patrón de zonación y el ensamblaje algal en las raíces de mangle. Esta revisión plantea perspectivas de investigación que complementen los estudios taxonómicos y filogenéticos de las especies y evalúen su tolerancia al estrés ambiental propio del ambiente intermareal de los bosques de manglar. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: *Bostrychia*; Manglar; Filogenia; Morfotipos; ADN plastidial *RBC*; Gen mitocondrial *Cox 2-3*; Fotosíntesis, Tolerancia al estrés.

The complex *Bostrychietum*: The algal flora associated to mangrove roots in the Pacific coast of Colombia

Abstract

The *Bostrychietum* complex is known as an algal assemblage associated with mangrove roots in tropical and subtropical areas. This review presents an analysis of the taxonomy, phylogeny and ecophysiology of *Bostrychia* species present in the Colombian Pacific Coast. Taxonomic and morphological studies have concluded that the following *Bostrychia* morphotypes are present: *B. calliptera* y *B. pinnata* (morpho 1), *B. moritziana* y *B. radicans* (morpho 2), *B. tenella* (morpho 3), *B. binderi* (morpho 4). *B. pinnata* is considered a synonym of *B. calliptera*, and *B. moritziana* and *B. radicans* are a group with differentiated morphology. The evaluation of nuclear, plastidic and mitochondrial genes, as well as complementary descriptions of *Bostrychia* taxonomic characters, has determined that the complex is non-monophyletic, that it is taxonomically indistinguishable and that it comprises three evolutionary lineages. From an ecophysiological point of view, *Bostrychietum* complex species are continuously exposed to extreme changes in the light regime, salinity and the tidal levels. *B. calliptera* and *C. lepriurii* exhibited positive photosynthesis activity in water and air. Such physiological response shows their capacity to survive to dessication periods during low tide and it explains the zonation pattern and the algal assemblages associated to mangrove roots. This review proposes research perspectives to complement species taxonomic and phylogenetic studies and to evaluate their resistance to intertidal environmental stress in mangrove forests. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: *Bostrychia*; Mangrove; Phylogeny, Morphotypes, Plastidic DNA *RBC*, Mitochondrial gene *Cox 2-3*, Photosynthesis, Stress tolerance.

Correspondencia:

Enrique Peña-Salamanca, enrique.pena@correounivalle.edu.co. **Recibido:** 31 de mayo de 2017. **Aceptado:** 19 de septiembre de 2017

Introducción

El estudio de las algas en Colombia no ha tenido el mismo desarrollo que en otros países latinoamericanos como Brasil, Chile y México, donde la ficología presenta un mayor grado de madurez. Sin embargo, en el Pacífico colombiano se han logrado adelantar algunos trabajos orientados a la comprensión de diferentes aspectos bioecológicos y taxonómicos de la flora algológica, especialmente de aquellas asociadas a las raíces de manglar, uno de los principales biotopos de la zona intermareal en la línea costera del litoral Pacífico colombiano.

El complejo *Bostrychietum* es conocido como una agrupación de algas asociada a las raíces de mangle en zonas tropicales y subtropicales, compuesta principalmente por los géneros *Bostrychia*, *Caloglossa*, *Catenella*, *Murrayella* y *Stictosiphonia* (Chapman, 1976; King, et al., 1991; King & Puttock, 1994). Los primeros estudios del complejo se orientaron a comprender la composición florística y la distribución de las especies (Post, 1963; Macnae, 1968). Recientemente, la importancia ecológica de estas comunidades de algas epífitas se ha evidenciado en su aporte significativo de biomasa para la producción de carbono del ecosistema (Laursen & King, 2000) y por su rol como organismos bioindicadores (Peña, et al., 2005; Melville & Pulkownik, 2006; Peña, et al., 2011). Se ha discutido su papel como productores primarios en el ecosistema de manglar (Burkholder & Almodóvar, 1973; Rodríguez & Stoner, 1990; Dawes, 1996), así como en las adaptaciones ecofisiológicas de algunas especies a las variaciones ambientales propias de la zona intermareal, especialmente a los cambios de salinidad y del ciclo de emersión e inmersión por efecto de la marea (Karsten, et al., 1994; Peña, et al., 1999; Karsten, et al., 2000; Peña, 2008). La mayoría de estos trabajos se han realizado en manglares de zonas subtropicales, pero es relativamente poca la atención que se ha dedicado a esta asociación en las áreas tropicales.

La mayoría de las especies que componen el complejo algal *Bostrychietum* pertenecen al orden Ceramiales del filo Rhodophyta, el cual comprende una gran variedad de especies de algas rojas con amplia distribución mundial (Guiry & Guiry, 2016). Las especies están representadas principalmente por el género *Bostrychia*. Dentro de la familia Rhodomelaceae este grupo se diferencia principalmente por tener una disposición regular de las células de nivel, que corresponde a divisiones transversales de las células pericentrales que normalmente se encuentran en Rhodomelaceae (Zuccarello & West, 2006; Zuccarello & West, 2011).

En la costa pacífica colombiana el género es muy importante por su contribución a la productividad primaria de ecosistemas costeros, y *Bostrychia calliptera* se ha determinado como un útil bioacumulador de metales y un indicador biológico de la contaminación en los estuarios (Peña, et al., 2005; Peña, et al., 2011). Además, es un recurso orgánico de un potencial excepcional por los compuestos con actividad

biológica (Lenis, et al., 2007). Existen ambigüedades en la taxonomía del género *Bostrychia* (Rhodomelaceae) a nivel mundial, por lo que se ha empleado como un organismo modelo para la comprensión de la historia evolutiva de los órdenes agrupados en Florideophyceae.

Este trabajo presenta un análisis crítico de los estudios realizados sobre los aspectos taxonómicos, moleculares y ecofisiológicos de las especies asociadas al complejo *Bostrychietum* en la costa pacífica colombiana. Se discuten, asimismo, las adaptaciones de algunas especies a los ambientes propios del bosque de manglar y la perspectiva de investigaciones futuras para la comprensión de la taxonomía, la sistemática molecular y la ecofisiología de los ensamblajes de algas bénticas asociadas al manglar.

Métodos

Análisis filogenético de las especies del género *Bostrychia*.

Para los estudios filogenéticos de las especies del complejo, se seleccionaron 48 individuos que agruparon diferentes morfotipos de *B. calliptera*/*B. pinnata*, *B. radicans*/*B. moritziana* y *B. tenella*/*B. binderi*. Los ejemplares se obtuvieron mediante muestreos de campo realizados desde el 2010 hasta el 2015 en cuatro departamentos del Pacífico colombiano: Cauca (Isla Gorgona–La Azufrada y La Ventana), Chocó (Ensenada de Utría y Río Juná), Nariño (Tumaco – Estero Natal) y Valle del Cauca (Bahía de Buenaventura – Estación Biología Marina, Estero Aguacate, Estero Hondo, Golfo de Tortugas, Pianguíta, y Bahía Málaga – Juan Chaco, Chucheros y Ladrilleros), y se complementaron con otros individuos previamente recolectados y almacenados en la colección ficológica de referencia del Herbario CUVC “Luis Sigifredo Espinal-Tascón” y la Ficoteca del Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Universidad del Valle.

La extracción del ADN genómico se hizo por maceración con nitrógeno líquido utilizando el estuche de extracción Wizard Genomic - Ref. A1120 (Promega, 2015). La determinación de la pureza y la cuantificación del ADN neto se estimaron en un espectrofotómetro Thermo Scientific NanoDrop 2000. La extracción del ADN de cada muestra se realizó con electroforesis en gel de agarosa al 0,8 % (p/v), y la corrida se hizo en TBE 0,5X (Tris-borato 0,045M; EDTA 0,001M) a 100V durante una hora. Los geles se tiñeron con bromuro de etidio (BrE – 5 µg/ml) y se visualizaron en transiluminador (TFP-MWL) de luz ultravioleta.

La amplificación del ADN se hizo con dos tipos de marcadores: con la región espaciadora del ADN mitocondrial *cox2 – cox3* y con el espaciador intergénico localizado entre la subunidad larga y la pequeña de la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (rubisco). En la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se emplearon las condiciones de amplificación descritas por Zuccarello, et al. (1999a). Los productos de la PCR se purificaron y se secuenciaron en el laboratorio de ficología de la Universidad de Louisiana, Estados Unidos, con la metodología descrita por Gavigo & Fredericq (2002).

Las secuencias se editaron y ensamblaron en el programa Sequencher 4.1.4 (Gene Codes Corp., 2002). Se utilizó la herramienta BLAST de la plataforma del *National Center for Biotechnology Information* - NCBI para confirmar la amplificación exitosa de la región genómica de interés y establecer la identificación molecular de cada individuo. Los alineamientos para el análisis de las secuencias individuales y combinadas se hicieron en el programa Geneious 10.0.5, y se estimaron por máxima verosimilitud. La edición final se realizó en el programa FigTree 1.4.0 (Rambaut, 2009). En los análisis filogenéticos en el grupo interno se incluyeron secuencias adicionales del género *Bostrychia* y un grupo externo conformado por diferentes especies de macroalgas.

Evaluación de las respuestas fotosintéticas. Se tomaron en campo especímenes de las especies *B. calliptera* (Montagne) Montagne (Rhodomelaceae) y *Caloglossa leprieurii* (Montagne) G. Martens (Delesseriaceae) y se aclimataron durante 12 semanas en una cámara ambiental Sanyo (modelo Z82) a una temperatura promedio de 27 °C, con un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad, en agua de mar enriquecida con medio de cultivo PES/2 (West, et al., 1993). En las especies del ensamblaje algal en el manglar se encontró suficiente biomasa para realizar los experimentos en laboratorio. Ambas especies se encontraron distribuidas a lo largo de la raíz del manglar, en poblaciones claramente diferenciadas en un patrón de zonación vertical (Peña, 1998). Las mediciones de la fotosíntesis en individuos sumergidos en agua se hicieron mediante el método de botellas claras y oscuras (Peña, 1998), y en los especímenes expuestos al aire mediante un analizador de gas infrarrojo IRGA (modelo Licor 6400) en una incubadora plexi-glass de un litro de capacidad. Todas las tasas de fotosíntesis se normalizaron como peso del alga en gramos por clorofila. Para la construcción de las curvas de luz y fotosíntesis (F-I), se utilizaron mallas de nylon de densidad neutra que simulaban diferentes intensidades lumínicas: 30, 60, 180, 350, 500, y 750 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Se evaluó la capacidad de recuperación fotosintética de las especies después de un periodo de desecación de dos horas, con el propósito de simular las condiciones en campo del ciclo mareal de emersión-inmersión de las poblaciones (Gylle, et al., 2009).

Resultados

Composición taxonómica del complejo *Bostrychetium*. El género *Bostrychia* pertenece a la familia Rhodomelaceae Harvey (1853), y actualmente es una de las diez familias que conforman el orden Ceramiales. La presencia de tricoblastos y el inicio del pericarpio antes de la fertilización son los caracteres taxonómicos propios de esta familia (Hommersand, 1963). La subfamilia Bostrychioide (De Toni, 1903; Hommersand, 1963) es un grupo distintivo dentro de Rhodomelaceae, conformado en la actualidad por dos géneros: *Bostrychia* y *Stictosiphonia*. La característica morfológica más evidente de identificación de esta subfamilia es la división transversal de las células pericentrales para

formar dos o más células de nivel (Zuccarello & West, 2006). Falkenberg (1901) fue el primero en revisar la taxonomía del género *Bostrychia* con base en el análisis del número de células de nivel derivadas de las células pericentrales, y quien separó el género *Stictosiphonia* del primero.

La designación de especies del género *Bostrychia* por taxonomía clásica ha demostrado ser muy compleja, entre otras razones debido a la plasticidad fenotípica inducida por el hábitat y la diversidad críptica del género (Zuccarello & West, 2003; Zuccarello, et al., 2015). Por lo tanto, para abordar el problema del status taxonómico de las especies de *Bostrychia*, es necesario integrar los datos moleculares y los morfológicos para facilitar la comprensión de los factores que inciden en la composición y distribución de este grupo a escala global (Zuccarello, et al., 2011). En algunos trabajos hechos desde un enfoque florístico se ha dado cuenta de la dificultad de la identificación morfológica clásica de algunas especies del género *Bostrychia* presentes en la costa pacífica colombiana (Bula-Meyer, 1990; Bula-Meyer, 1995; Peña, 2008; Murillo & Peña, 2013). En estos trabajos se ha evidenciado la desactualización de las pocas claves taxonómicas disponibles para macroalgas de Colombia y la poca atención que se le ha dedicado a esta asociación algal en las áreas tropicales. Los trabajos pioneros de Bula & Schnetter (1982) establecieron que el número de especies de macroalgas en el Pacífico colombiano superaba los 150 taxones. Por el contrario, en la costa atlántica colombiana, los registros indican una diversidad algal más alta. Díaz & Díaz (2003) reportaron un total de 565 taxones de algas marinas bentónicas mediante nuevas recolecciones en diferentes regiones costeras del Caribe colombiano.

En el Pacífico colombiano se ha registrado la presencia de varias especies de los géneros *Bostrychia*, *Caloglossa*, *Catenella* y *Murrayella* (Schnetter & Bula-Meyer, 1982; Baos & Morales, 2007; Peña, 2008; Murillo & Peña, 2013; Peña & Marín, 2017). El género *Stictosiphonia* no presenta registros en esta región geográfica. Cabe aclarar que, a pesar de los esfuerzos de muestreo realizados, aún hoy muchas zonas de la costa norte del Pacífico, como el Chocó, que no se han explorado y hacerlo podría aumentar el número de registros e inventarios de la ficoflora presente en Colombia. En la Tabla 1 se registra el listado taxonómico actual de las especies de macroalgas para el Pacífico colombiano.

Sistemática y filogenética del complejo *Bostrychetium*. El desarrollo de la biología molecular ha permitido avanzar en la comprensión de la historia evolutiva de las algas. Sus métodos, integrados a la taxonomía clásica, reflejan con mayor precisión la evolución de estos organismos (Markmann & Tautz, 2005; Zuccarello & West, 2011; Hu & Fraser, 2016; Zuccarello & West, 2016). La taxonomía molecular asistida ha sido una herramienta apropiada para avanzar en la comprensión de la variación morfológica (plasticidad) y en el establecimiento del estatus taxonómico (caracteres diagnósticos) de grupos algales cuyos caracteres morfológicos por sí solos no resuelven la ambigüedad

Tabla 1. Listado taxonómico de macroalgas en el pacífico colombiano

Género (Autoridad taxonómica)	Listado especies	Distribución pacífico colombiano
RHODOPHYTA		
<i>Bostrychia</i> (Montagne, 1842)	<i>Bostrychia binderi</i> <i>Bostrychia calliptera</i> <i>Bostrychia moritziana</i> <i>Bostrychia pinnata</i> <i>Bostrychia radicans</i> <i>Bostrychia tenella</i>	Bahía Málaga, Buenaventura, Delta del Río Dagua, Guapi, Panamá, Tumaco, Utría
<i>Caloglossa</i> (Harvey) G.Martens, 1869)	<i>Caloglossa beccarii</i> <i>Caloglossa leprieurii</i> <i>Caloglossa ogasawarensis</i> <i>Caloglossa stipitata</i>	Bahía Málaga, Buenaventura, Delta del Río Dagua, Tumaco, Utría
<i>Callithamnion</i> (Lyngbye, 1819)	<i>Callithamnion rupinicola</i>	Tumaco
<i>Catenella</i> (Greville, 1830)	<i>Catenella caespitosa</i> <i>Catenella impudica</i>	Bahía Málaga, Buenaventura, Delta del Río Dagua, Tumaco
<i>Ceramium</i> (Roth, 1797)	<i>Ceramium procumbens</i> <i>Ceramium sinicola</i>	Isla Gorgona, Tumaco
<i>Gelidiopsis</i> (F. Schmitz, 1895).	<i>Gelidiopsis</i> spp.	Isla Gorgona.
<i>Gelidium</i> (J.V. Lamouroux, 1813)	<i>Gelidium isabellae</i> <i>Gelidium pusillum</i> <i>Gelidium pusillum</i> var. <i>pulvinatum</i>	Buenaventura, Delta del Río Dagua, Isla Gorgona, Tumaco
<i>Gracilaria</i> (Greville, 1830)	<i>Gracilaria blodgettii</i> <i>Gracilaria sjoestedtii</i> <i>Gracilaria</i> spp.	Isla Gorgona, Tumaco
<i>Heterosiphonia</i> (Montagne, 1842)	<i>Heterosiphonia</i> sp	Isla Gorgona
<i>Hypnea</i> (J.V. Lamouroux, 1813)	<i>Hypnea pannosa</i> <i>Hypnea valentiae</i>	Isla Gorgona
<i>Jania</i> (J.V. Lamouroux, 1812)	<i>Jania</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Liagora</i> (J.V.Lamouroux, 1812)	<i>Liagora</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Lithothamnium</i> (R.A. Philippi, 1837)	<i>Lithothamnium</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Lithophyllum</i> (Philippi, 1837)	<i>Lithophyllum</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Murrayella</i> (F. Schmitz, 1893).	<i>Murrayella pericladus</i>	Tumaco
<i>Polysiphonia</i> (Greville, 1823).	<i>Polysiphonia flaccidissima</i> <i>Polysiphonia howei</i>	Isla Gorgona, Tumaco
HETEROKONTOPHYTA		
<i>Dictyopteris</i> (J.V. Lamouroux, 1809)	<i>Dictyopteris</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Dictyota</i> (J.V. Lamouroux, 1809)	<i>Dictyota divaricata</i> <i>Dictyota adnata</i>	Isla Gorgona, Tumaco
<i>Colpomenia</i> (Derbès & Solier, 1851)	<i>Colpomenia sinuosa</i>	Isla Gorgona.
<i>Lobophora</i> (J. Agardh, 1894)	<i>Lobophora variegata</i>	Isla Gorgona
<i>Padina</i> (Adanson, 1763)	<i>Padina crispata</i>	Isla Gorgona, Tumaco
CHAROPHYTA		
<i>Nitella</i> (C. Agardh, 1824)	<i>Nitella</i> spp.	Isla Gorgona
CHLOROPHYTA		
<i>Acetabularia</i> (J.V.Lamouroux, 1812)	<i>Acetabularia</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Avrainvillea</i> (Decaisne, 1842)	<i>Avrainvillea</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Boodleopsis</i> (A.Gepp & E.S.Gepp, 1911)	<i>Boodleopsis verticillata</i>	Buenaventura, Delta del Río Dagua, Tumaco

Género (Autoridad taxonómica)	Listado especies	Distribución pacífico colombiano
CHLOROPHYTA		
<i>Caulerpa</i> (J.V.Lamouroux, 1809)	<i>Caulerpa racemosa</i> <i>Caulerpa sertularioides</i>	Isla Gorgona, Tumaco
<i>Chaetomorpha</i> (Kützing, 1845)	<i>Chaetomorpha antennina</i>	Buenaventura, Tumaco
<i>Cladophora</i> (Kützing, 1843)	<i>Cladophora albida</i>	Isla Gorgona
<i>Cladophoropsis</i> (Børgesen, 1905)	<i>Cladophoropsis membranacea</i>	Buenaventura, Isla Gorgona, Tumaco
<i>Derbesia</i> (Solier, 1846)	<i>Derbesia</i> spp.	Isla Gorgona
<i>Dictyosphaeria</i> (Decaisne, 1842)	<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	Isla Gorgona
<i>Enteromorpha</i> (H.F. Link, 1820)	<i>Enteromorpha flexuosa</i>	Tumaco
<i>Gayralia</i> (K.L. Vinogradova, 1969)	<i>Gayralia oxisperma</i>	Tumaco
<i>Rhizoclonium</i> (Kützing, 1843)	<i>Rhizoclonium riparium</i>	Bahía Málaga, Buenaventura, Tumaco
<i>Udotea</i> (J.V.Lamouroux, 1812)	<i>Udotea</i> sp	Isla Gorgona
<i>Ulva</i> (Linnaeus, 1753)	<i>Ulva</i> spp.	Tumaco
<i>Ulvaria</i> (Ruprecht, 1850)	<i>Ulvaria oxisperma</i>	Isla Gorgona
<i>Ventricaria</i> (J.L. Olsen & J.A. West, 1988)	<i>Ventricaria</i> spp.	Isla Gorgona

taxonómica, las sinonimias, ni las relaciones filogenéticas (Cianciola, *et al.*, 2010; Ruggiero, *et al.*, 2015; Zuccarello, *et al.*, 2015). Es así como se ha podido establecer que las especies crípticas son muy similares en cuanto a su apariencia morfológica pero distantes a nivel genético (Mayr, 1982). Por lo tanto, el avance integral de la sistemática molecular en macroalgas es determinante en la comprensión de los procesos de distribución y especiación de la flora marina tropical.

El problema biológico de especiación críptica en el complejo *Bostrychium* fue abordado inicialmente por Zuccarello & West (2003), Zuccarello, *et al.* (2006), Muangmai, *et al.* (2015), Zuccarello, *et al.* (2015), y Saengkaew, *et al.* (2016). La falta de caracteres diagnósticos adecuados o evidentes en algunos grupos algales, como el caso del género *Bostrychia*, es un indicador del alto grado de plasticidad fenotípica observado en muchas poblaciones y en diferentes hábitats. Este problema es notable en la clase Florideophyceae, categoría taxonómica considerada como monofilética y que constituye el grupo de algas rojas más abundante y diverso (Zuccarello & West, 2003; Zuccarello, *et al.* 2011; Yang, *et al.*, 2016).

El uso de los caracteres taxonómicos tradicionales para el estudio morfológico de las especies del género *Bostrychia* ha dificultado la aclaración del estatus taxonómico de las especies reportadas en el Pacífico colombiano, y ello justifica el uso de técnicas moleculares para su identificación. En los trabajos sobre este grupo realizados desde una perspectiva molecular se ha concluido que en el Pacífico colombiano habitan seis morfotipos del género *Bostrychia* (Hernández-Contreras, 2017), cuatro de los cuales son similares a los propuestos por Zuccarello & West (2011) (Figura 1).

Es importante resaltar que aún no está resuelta la naturaleza críptica en el morfotipo *B. radicans*/*B. moritziana*, cuya diferencia morfológica principal radica en la presencia de ramas laterales monosifónicas en *B. moritziana*, ya que estos caracteres morfológicos no han sido suficientes para identificar las especies presentes en el Pacífico colombiano. Zuccarello, *et al.* (1999b) y Zuccarello & West (2003) determinaron mediante la reconstrucción filogenética de secuencias de ADN plastidial y mitocondrial que el complejo *Bostrychia radicans*/*B. moritziana* se compone de siete linajes evolutivos distintos en individuos hallados a grandes distancias geográficas. Estos linajes indiferenciados morfológicamente pero genéticamente distintos han cuestionado la definición de especie para el grupo *Bostrychium*.

Los análisis filogenéticos recientes han determinado que el complejo no es monofilético, es taxonómicamente indistinguible y está compuesto por tres linajes evolutivos, considerándose *B. pinnata* como sinonimia de *B. calliptera*.

La caracterización molecular de los morfotipos identificados como del género *Bostrychia* en el Pacífico colombiano a partir de secuencias del ADN del plastidio y de la mitocondria, indican que *B. pinnata* es sinonimia de *B. calliptera* (Figura 2). Los morfotipos *B. radicans* y *B. moritziana* se consideran especies crípticas. Sin embargo, los morfotipos reportados de *B. radicans* y *B. tenella* se han propuesto como una asociación a nivel genético particular del Pacífico colombiano. La filogenia del gen plastídico *rbc* (Figura 3) está conformada por dos grupos: el grupo 1 (G1) compuesto por *B. radicans*, *B. moritziana*, *B. anomala* y *B. bispora*, y el grupo 2 (G2) integrado por individuos de *B. intricata*, *B. arbuscula*, *B. gracilis*, *B. radicata*, el complejo

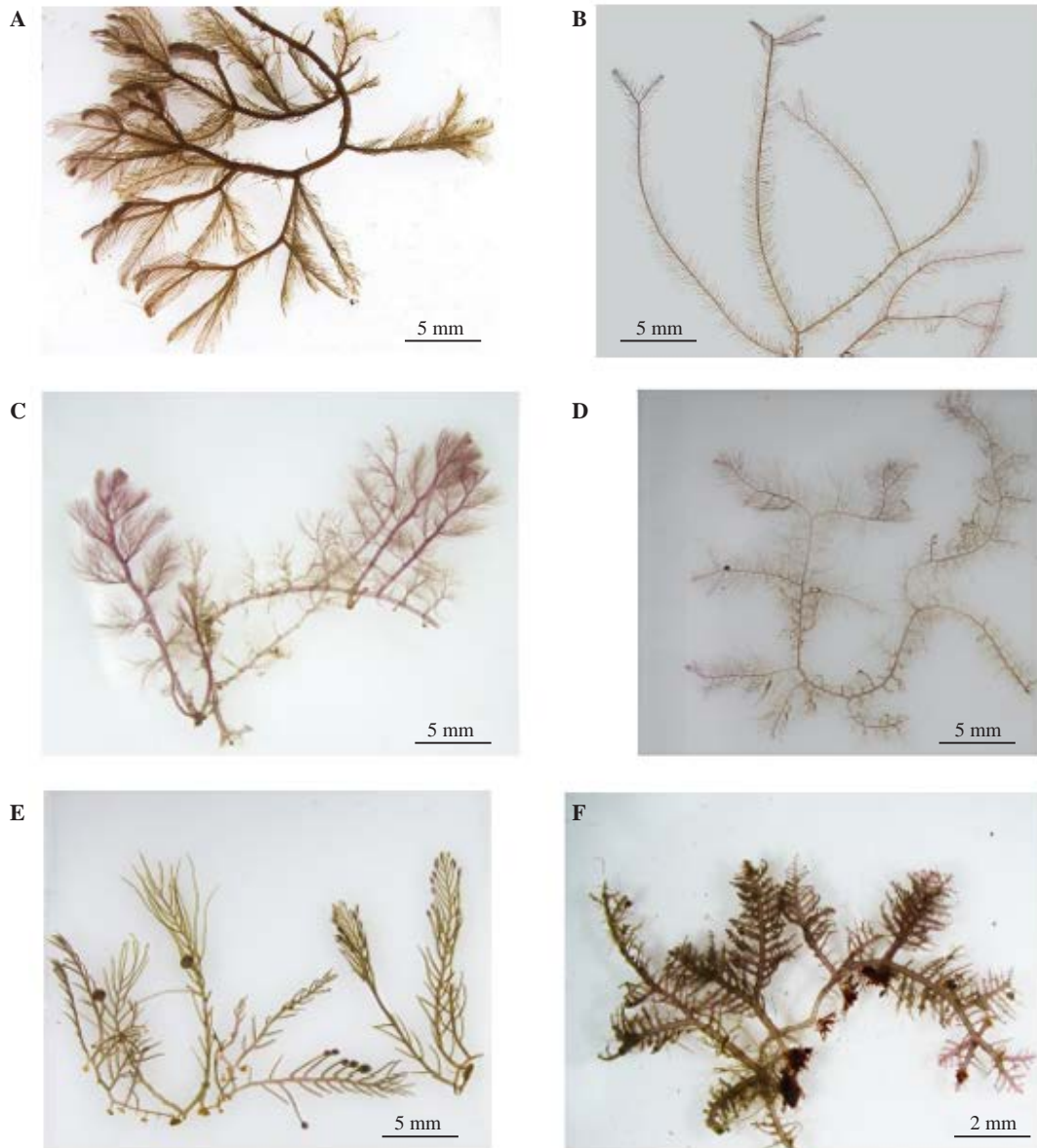


Figura 1. Morfotipos del género *Bostrychia* identificados en el Pacífico colombiano. **A.** *Bostrychia calliptera* y **B.** *B. pinnata*. **C.** *B. radicans* y **D.** *B. moritziana*. Morfotipos únicos de: **E.** *B. tenella* y **F.** *B. binderi*.

B. calliptera / *B. pinnata*, y un individuo de *Bostrychia* sp. Los análisis de máxima verosimilitud para el *cox 2-3* y el *rbc* arrojaron topologías diferentes en cada gen, sin embargo, el clado conformado por los individuos de *B. calliptera*/*B. pinnata* del Pacífico colombiano se resolvió como monofilético en los dos genes con buenos porcentajes de nodo: 100 % para el gen mitocondrial y 82 % para el plastídico. En general, las filogenias muestran dos clados de *Bostrychia*, y *B. calliptera*, *B. pinnata*, *B. radicans*, *B. moritziana* se consideran especies crípticas, en tanto que *B. tenella* es críptica con respecto a *B. radicans*.

Aunque los resultados de las filogenias registradas evidencian la presencia de linajes genéticos entre los morfotipos estudiados, aún quedan por establecer diferencias

suficientes en los caracteres morfológicos para entender el status taxonómico de las especies del complejo. Sin embargo, los datos genéticos respaldan la hipótesis planteada por **Zuccarello & West (2011)** que considera *B. calliptera* y *B. pinnata* como una misma especie.

Ecofisiología de las especies del complejo *Bostrychetium*. En el Pacífico colombiano el complejo *Bostrychetium* converge, por lo general, en un mismo nicho ecológico en los hábitats de manglar y crece estratificado en las raíces de árboles de mangle como *Pelliciera rhizophorae*, *Rhizophora mangle* y en neumatóforos como *Avicennia germinans* (**Peña, 2008**). También se ha reportado el género *Bostrychia* en arrecifes de coral en Isla Gorgona (**Murillo & Peña, 2013**). El complejo es importante en la composición de

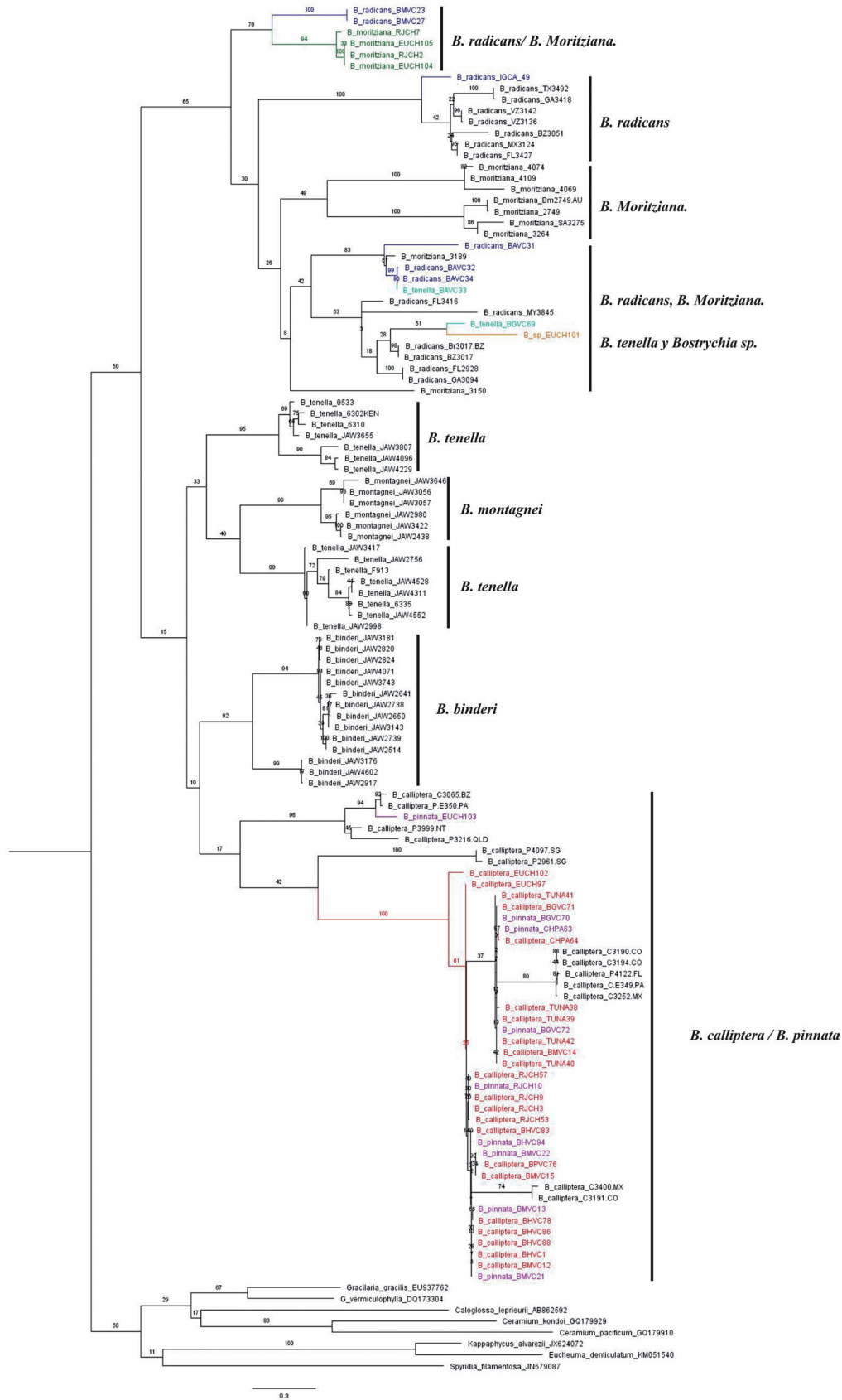


Figura 2. Filogenia de *Bostrychia* corrida en máxima verosimilitud con secuencias del gen espaciador *cox 2-3*. Las muestras en color son del Pacífico colombiano, y las demás provienen de Genbank.

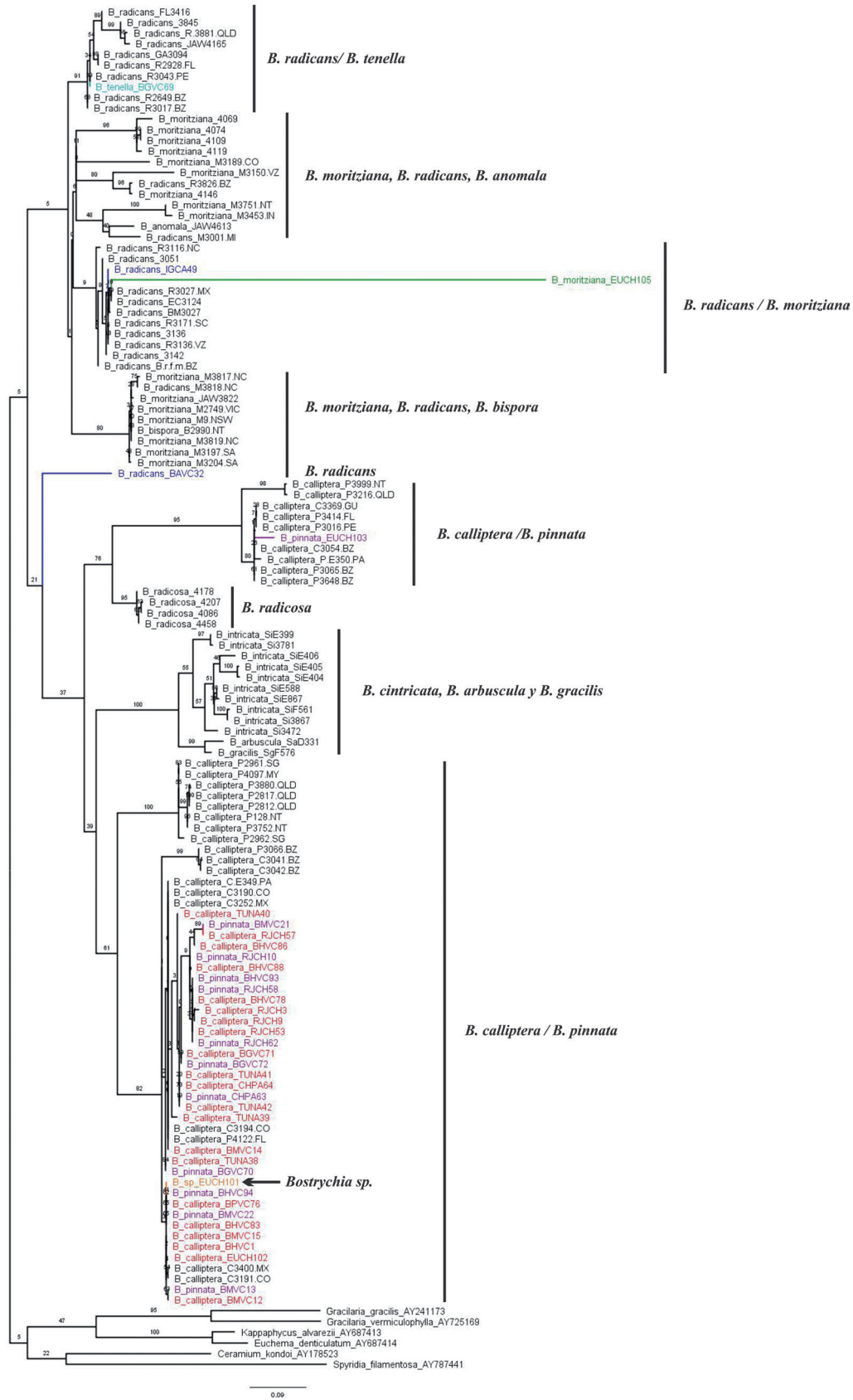


Figura 3. Filogenia basada en la máxima verosimilitud de las secuencias del gen espaciador *rbc* de especies del género *Bostrychia* (-lnL=4912.8251)

las redes tróficas de los ecosistemas acuáticos debido a su significativo aporte de biomasa en la producción de CO₂ y por el papel de sus especies como organismos bioindicadores (Peña, *et al.*, 1999, Laursen & King, 2000; West, *et al.*, 2013).

Peña (2008) evaluó la composición de la biomasa algal de las especies dominantes del complejo en áreas de manglar en la bahía de Buenaventura y concluyó que *B. calliptera* (Montagne) Montagne aportaba un 32 % de la biomasa total de algas en la raíz, mientras que *Catenella impudica* (Montagne) J. Agardh aportaba un 18 % y *C. leprairiei* (Montagne) J. Agardh un 12 %. La dominancia de ciertas especies de algas en estos ambientes indica que la flora algal en estas zonas de manglar es relativamente homogénea y presenta poca diversidad de especies (Peña, *et al.*, 2005).

La evaluación de las respuestas fisiológicas de la planta frente a la variabilidad de los parámetros ambientales es clave para entender la distribución de los ensamblajes algales en un determinado ambiente (Larcher, 1989). En el caso de las algas asociadas al manglar, la variabilidad de la salinidad, la desecación en marea baja y las variaciones de la intensidad lumínica imponen restricciones en su distribución y zonación (Peña, 1998). Las mediciones de la actividad fotosintética en agua y en aire de *B. calliptera* y *C. leprairiei* han arrojado tasas positivas, lo cual demuestra su capacidad adaptativa a ambientes intermareales hostiles, como el caso de los planos de lodo del manglar (Abe, *et al.*, 2001; Peña, *et al.*, 2005; Leprince & Buitink, 2010).

En ambas especies la fotosíntesis neta fue mayor en agua que en aire. Sin embargo, la tasa de fotosíntesis máxima (F_{max}) fue significativamente mayor en *B. calliptera* que en *C. leprairiei* (5,87 y 3,42 mgC gps⁻¹ h⁻¹, respectivamente). Las curvas de fotosíntesis e irradiancia (F-I) para ambas especies sugieren una adaptación a hábitats sombreados (Figura 4 a, b), con base en los puntos de compensación de luz en agua y en aire, los cuales estuvieron por debajo del promedio de intensidad de la luz de 25 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Estos resultados coinciden con los modelos de Parker (1974) y Jasby & Platt (1980), ampliamente utilizados para comprender la dinámica fotosintética de plantas de sotobosque y de poblaciones naturales de algas Kelp en latitudes sublitorales (Coutinho & Zingmark, 1987, Dinakar, *et al.*, 2012). Durante la marea alta, la irradiancia en la columna de agua se ve muy reducida por la resuspensión de sedimentos y la gran turbidez. La reducción del ambiente lumínico en el manglar implica una adaptación del aparato fotosintético de las algas, lo que se demuestra con los valores de los parámetros fotosintéticos de las curvas de F-I de *B. calliptera* y *C. leprairiei*. Resultados similares se han observado en otras especies como *Ulva curvata* (Vergara, *et al.*, 1997), *Mastocarpus stellatus* (Collén & Davison, 1999) y *Mazzaella laminarioides* (Contreras-Porcía, *et al.*, 2011; Flórez-Molina, *et al.*, 2014). Las especies de ambientes intermareales expuestas regularmente a periodos de desecación han desarrollado estrategias de protección y adaptación a la luz que les permiten

manejar el estrés lumínico e hídrico impuesto por el régimen mareal (Lobban & Harrison, 1994; Peña, 1998, Moore, *et al.*, 2009, Flórez-Molina, *et al.*, 2014).

Se evidenció un aumento de la actividad fotosintética en *B. calliptera* en condiciones de 15 a 25% de desecación, y las tasas disminuyeron a partir de ese porcentaje con la disminución del contenido de agua. En *C. leprairiei* la desecación influyó negativamente en las tasas fotosintéticas, las cuales disminuyeron significativamente con la disminución del contenido de agua, aunque por debajo de 28 % del contenido relativo de agua, los individuos de esta especie registraron actividad respiratoria. Para el caso de *B. calliptera*, los individuos mostraron 100 % de recuperación después de 45 minutos, mientras que en *C. leprairiei* la recuperación de 100 % solo se dio después de 105 minutos. Estos resultados muestran la clara evidencia de la capacidad de *B. calliptera* para manejar el estrés hídrico y adaptarse a mayores tiempos de desecación durante la marea baja. Estas estrategias fisiológicas de las especies del complejo *Bostrychietum* explican en gran parte su patrón de zonación en las raíces de mangle. En efecto, esta especie registró los valores más altos de biomasa en la parte alta de la raíz, por encima $30,7 \pm 10,8 \text{ g m}^{-2}$ (Peña, 2008). La diferencia en la distribución vertical de las macroalgas epífitas y su relación

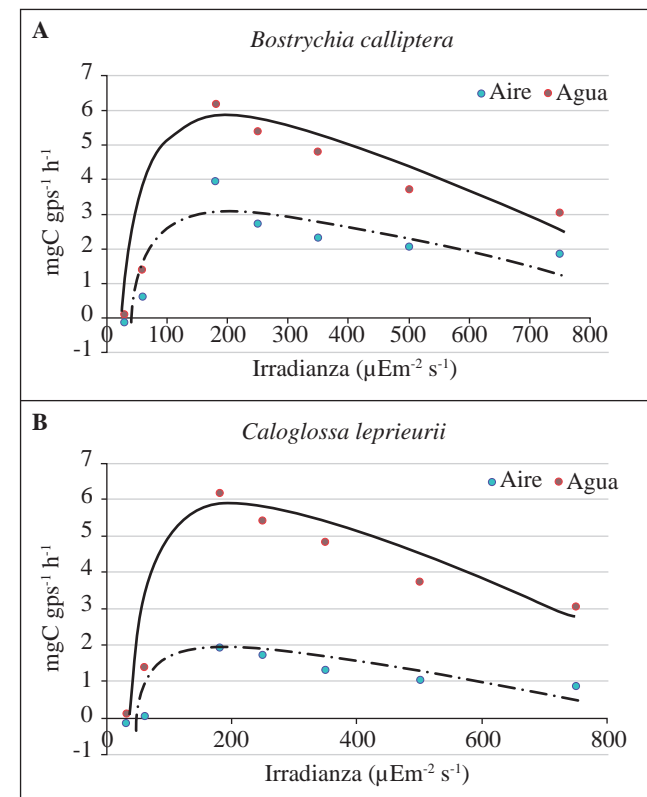


Figura 4. Curvas de fotosíntesis-irradiancia de: A) *Bostrychia calliptera* y B) *Caloglossa leprairiei* en agua y en aire. Los datos se ajustaron al modelo de fotoinhibición de Jasby & Platt (1980). Las barras verticales representan un error estándar de ± 1 ($n = 5$).

con la actividad fotosintética a lo largo de las raíces de *Rhizophora* y neumatóforos de *Avicennia* se ha observada en otros manglares (Tanaka & Chihara, 1987; Peña, 1998; Karsten, et al., 2000; Kim & Garbary, 2007). Se ha detectado la producción de compuestos peptídicos de la familia de la micosporina-glicina y de pigmentos específicos que absorben luz en especies como *B. radicans*, *C. impudica* y *C. leprieurii* (Karsten, et al., 1998, 2000). Este tipo de cromóforos son comunes en algas que colonizan ambientes con alta variabilidad lumínica, como el caso de las áreas de manglar, las zonas rocosas intermareales, y los planos de lodo del mesolitoral en zonas estuarinas, cuyas condiciones oceanográficas y biofísicas se han considerado ambientes “estresantes” para el ensamblaje de la flora algal asociada (Larcher, 1989; Skene, 2004). Las adaptaciones de ciertas especies de estos ensamblajes, como el caso de *B. calliptera*, se han estudiado ampliamente y se ha propuesto como planta modelo en estudios de estrés algal y por las propiedades de sus metabolitos (Zucarello & West, 2011). Yarish, et al. (2004) propusieron el uso de *Bostrychia* como alga modelo para estudios de bioacumulación de metales pesados. Peña, et al. (2011) examinaron la dinámica de acumulación del cromo en consorcios de algas y bacterias para procesos de asimilación y eliminación de metales. Estos resultados indican que las especies del género *Bostrychia* pueden ser usadas en procesos de biorremediación para la solución de problemas ambientales de contaminación marina.

Conclusiones

Mediante el estudio de los caracteres taxonómicos y los análisis morfológicos de las especies del complejo *Bostrychium* que habitan en el Pacífico colombiano se pudo confirmar la presencia de varios morfotipos, los cuales se resumen así: *B. calliptera* y *B. pinnata* (morfo 1), *B. moritziana* y *B. radicans* (morfo 2), *B. tenella* (morfo 3), *B. binderi* (morfo 4); *B. pinnata* se considera sinonimia de *B. calliptera*, en tanto que *Bostrychia moritziana* y *B. radicans* conforman un grupo con morfología similar. *Bostrychia tenella* y *Bostrychia binderi* se establecieron como dos especies diferenciadas.

En estudios recientes de evaluación de genes nucleares, plastídicos y mitocondriales, así como de descripción complementaria de los caracteres taxonómicos en *Bostrychia*, se ha determinado que el complejo no es monofilético, es taxonómicamente indistinguible y está compuesto por tres linajes evolutivos, considerándose *B. pinnata* como sinonimia de *B. calliptera*. Dada la gran diversidad morfológica de las especies de *Bostrychia* en la región del Pacífico colombiano, se ha considerado necesario considerar como especies crípticas a *B. calliptera*, *B. pinnata*, *B. radicans* y *B. moritziana* con base en los criterios taxonómicos clásicos y en las filogenias halladas en estudios recientes.

Las respuestas fisiológicas, como la actividad fotosintética frente a la desecación de las algas debida al ciclo mareal, son claves para explicar la distribución y la zonación

de las especies en la zona intermareal. En la costa pacífica colombiana estas especies son claves por su contribución a la productividad primaria de estos ecosistemas costeros.

A partir del análisis realizado se plantean nuevos desafíos de investigación orientados, por un lado, a aspectos de la sistemática molecular, como la complementación de la filogenia del género *Bostrychia* y la filogeografía de las poblaciones del ensamblaje algal presentes en otros ambientes intermareales costeros del Pacífico, y por otro lado, a esclarecer los mecanismos de la tolerancia de las especies al estrés ambiental y el uso potencial de sus compuestos con actividad biológica para la descontaminación y biotratamiento de cuerpos de agua marinos costeros.

Agradecimientos

A la Universidad del Valle por el apoyo en el desarrollo académico y científico de la línea de ficología y al grupo de investigación en biología de plantas y microorganismos adscritos al programa de Biología. A los muchos estudiantes de pregrado y postgrado por el trabajo de campo y de laboratorio realizado en el marco de la construcción del semillero de ficología y de la colección de algas del Herbario de la Universidad (CUV). A Diego Hernández por su apoyo decisivo en los experimentos de manipulación de ADN y en el tratamiento de los datos de biología molecular. A Elizabeth Patiño por su apoyo permanente y en la edición del documento final.

Conflicto de intereses

El autor declara no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Abe, S., Kurashima, A., Yokohama, Y., Tanaka, J. 2001. The cellular ability of desiccation tolerance in Japanese intertidal seaweeds. *Bot. Mar.* **44**: 125-131.
- Ansell, R. 2013. The coexistence of cryptic algal species. Thesis for Master of Science Part II. p. 3-101.
- Baos, R. Morales, S. 2007. Algas asociadas a un manglar en el Pacífico colombiano. Municipio de Buenaventura-Valle del Cauca. En: Facultad de Ciencias Agropecuarias. **5** (2): 84-89.
- Bula-Meyer, G. 1989. Altas temperaturas estacionales del agua como condición disturbadora de las macroalgas del Parque Nacional Tayrona, Caribe colombiano: una hipótesis. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Benín.* **19** (20): 9-21.
- Burkholder, P.R. L.R. Almodóvar. 1973. Studies on mangrove algal communities in Puerto Rico. *Florida Sci.* **36**: 50-66.
- Dawes, C. 1996. Macroalga diversity, standing stock and productivity in northern mangal on the west coast of Florida. *Nova Hedwigia, Beiheft.* **112**: 525-535.
- Dreckmann, K. Senties, A. Pedroche, F. Callejas, M. 2006. Diagnóstico florístico de la ficología marina bentónica en Chiapas. *Hidrobiol.* **16** (2): 147-158.
- Dinakar, C., Djilianov, D., Bartels, D. 2012. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: Energy metabolism and antioxidative stress defense. *Plant Sci.* **182**: 29-41.
- Futuyma, D. 2009. *Evolution*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. USA. p. 632.

- Gavio, B., Fredericq, S.** 2002. *Grateloupia turuturu* (Halymeniaceae, Rhodophyta) is the correct name of the nonnative species in the Atlantic known as *Grateloupia doryphora*. *Eur. J. Phycol.* **37**: 349-359.
- Gylle, A., C., Nygard, N.G., Ekelund.** 2009. Desiccation and salinity effects on marine and brackish *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae). *Phycologia.* **48**: 156-164.
- Gianoli, E.** 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Cabrera, H. 2004. Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas en estrés en los ecosistemas. Ed. Universitarias de Valparaíso (Chile). p. 13-26.
- Kamiya, M. West, J. A.** 2014. Cryptic diversity in the euryhaline red alga *Caloglossa ogasawaraensis* (Delesseriaceae, Ceramiales). *Phycologia.* **53** (4): 374-382.
- Kim, K.Y., D.J., Garbary.** 2007. Photosynthesis in *Codium fragile* (Chlorophyta) from a Nova Scotia estuary: Responses to desiccation and hyposalinity. *Mar. Biol.* **151**: 99-107.
- Karsten, U., T. Sawall, Wiencke, C.** 1998. A survey of the distribution of UV-absorbing substances in tropical macroalgae. *Phycol. Res.* **46**: 271-279.
- King, R. Puttock, C.** 1994. Macroalgae associated with mangroves in Australia: Rhodophyta. *Bot. Mar.* **37**: 181-191.
- Lee, R. E.** 2008. *Phycology*, 4th edition. University Press, Cambridge.
- Leprince, O., Buitink, J.** 2010. Desiccation tolerance: From genomics to the field. *Plant Sci.* **179**: 554-564.
- Lobban, Ch.S., Harrison, P.J.** 1994. *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press. p. 366.
- Markmann, M. Tautz, D.** 2005. Reverse taxonomy: An approach towards determining the diversity of meiobenthic organisms based on ribosomal RNA signature sequences. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **360**: 1917-1924.
- Moore, J.P., Le, N.T., Brandt, W.F., Driouch, A., Farrant.** 2009. Towards a systems-based understanding of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* **14**: 110-117.
- Muangmai, N. West, J.A. Zuccarello, G.C.** 2014. Evolution of four Southern Hemisphere *Bostrychia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) species: Phylogeny, species delimitation and divergence times. *Phycologia.* **53** (6): 593-601.
- Murillo, M. Peña-Salamanca, E.J.** 2013. Algas marinas bentónicas de la Isla Gorgona, costa pacífica colombiana. *Rev. Biol. Trop.* **62** (1): 27-41.
- Peña-Salamanca, E.J., Zingmark R., Nietch C.** 1999. Comparative photosynthesis of two species of intertidal epiphytic macroalgae on mangrove roots during submersion and emersion. *J. Phycol.* **35**: 1206-1214.
- Peña-Salamanca, E.J.** 2008. Dinámica espacial y temporal de la biomasa algal asociada a las raíces de mangle en la bahía de Buenaventura, costa pacífica de Colombia. *Bol. Invest. Mar. Cost.* **37** (2): 55-70.
- Peña-Salamanca, E.J., Cantera-Kintz, J., Silverstone-Sopkin, P.A.** 2014. Mangrove forests of the Pacific coast of Colombia. En: *Plants of the South American Pacific mangrove swamps: Colombia, Ecuador, Perú*. Cornejo, X. (editor). Publicaciones del Herbario GUAY, Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de Guayaquil. Guayaquil, Ecuador. p. 15-20.
- Peña-Salamanca, E.J. Marín-Salgado, H.** 2016. Ficológia aplicada: características, usos y cultivo de algas marinas. Colección: Ciencias Naturales y Exactas. Cali, Colombia. p. 13-153.
- Post, E.** 1936. Zur verbreitung y okologie der *Bostrychia-Caloglossa*-assoziation. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.* **48**: 47-152.
- Rambaut A.** 2009. FigTree v1.3.1: Tree figure drawing tool. Fecha de consulta: 4 de febrero, 2017. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rodríguez, C., Stoner, A.W.** 1990. The epiphyte community of mangrove roots in a tropical estuary: Distribution and biomass. *Aquat. Bot.* **36**: 117-126.
- Saengkaew, J., Muangmai, N., Zuccarello, G.C.** 2016b. Cryptic diversity of the mangrove-associated alga *Bostrychia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) from Thailand. *Botanica Marina.* **59**: 363-372.
- Saez, A.G., Lozano, E.** 2005. Body doubles. Cryptic species: As we discover more examples of species that are morphologically indistinguishable, we need to ask why and how they exist. *Nature.* **433**: 111.
- Skene, K.R.** 2004. Key differences in photosynthetic characteristics of nine species of intertidal macroalgae are related to their position on the shore. *Can. J. Bot.* **82**: 177-184.
- Schnetter, R., Bula-Meyer, G.** 1982. Marine algen der Pazifikküste von Kolumbien. Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae. *Bibliotheca. Phycol.* **60**: 1-287.
- Sherwood, A.R. Zuccarello, G.C.** 2016. Chapter 8. Phylogeography of Tropical Pacific marine algae. In: *Seaweed Phylogeography: Adaptation and evolution of seaweeds under environmental change*. Zi-Min Hu & Ceridwen Fraser (Ed). Springer Netherlands. p. 211-226.
- Tanaka, J. Chihara, M.** 1987. Species composition and vertical distribution of macroalgae in brackish waters of Japanese mangrove forest. *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. B.* **13**: 141-150.
- Yarish, C., Kraemer, G., Kim, J., Carmona, R., Neefus, C., Nardi, G., Curtis, J., Pereira, R., Rawson, M.** 2004. The bioremediation potential of economically important seaweed in integrated aquaculture systems with finfish. The 33rd UJNR aquaculture Panel Symposium: "Ecosystem and carrying capacity of aquaculture ground". Japan. NRIA, Hiroshima University, Kagishima University and SNFRI. p. 32-33.
- Yang, E., Boo, S., Bhattacharya, D., Saunders, G., Knoll, A., Frederiq, S., Yoon H.** 2016. Divergence time estimates and the evolution of major lineages in the florideophyte red algae. *Scientific reports.* **6**: 1-11.
- Zuccarello, G.C., J.A West, R., King.** 1999b. Evolutionary divergence in the *Bostrychia moritziana* / *B. radicans* complex (Rhodomelaceae, Rhodophyta): Molecular and hybridization data. *Phycologia.* **38** (3): 234-244.
- Zuccarello, G.C., J.A West.** 2002. Phylogeography of *Bostrychia calliptera* – *B. pinnata* complex (Rhodomelaceae, Rhodophyta) and divergence rates based on nuclear, mitochondrial and plastid DNA markers. *Phycologia.* **41**: 49-60.
- Zuccarello, G.C., J.A West.** 2003. Multiple cryptic species: Molecular diversity and reproductive isolation in the *Bostrychia radicans* / *B. moritziana* complex (Rhodomelaceae, Rhodophyta) with focus on North American isolates. *J. Phycol.* **39**: 948-59.
- Zuccarello, G.C. J.A. West.** 2011. Insights into evolution and speciation in the red alga *Bostrychia*: 15 years of research. *Algae.* **26** (1): 3-14.

Patterns in nature: more than an inspiring design

Horacio Serna, Daniel Barragán*

Grupo de Calorimetría y Termodinámica de Procesos Irreversibles
Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín

Abstract

At all scales and both in animate and inanimate systems, nature displays a wide variety of colors, rhythms, and forms. For decades, these natural patterns and rhythms have been studied and used as a source of inspiration for the technological development and well-being of human beings. Today we understand that the design of these patterns responds to principles of functionality and efficiency. This article focuses on physicochemical aspects to show how the study of spatiotemporal patterns became such an important area of interest and research for natural sciences. In particular, we address some systems in which the formation of patterns is explained by the coupling between chemical and transport processes, such as chemical gardens, periodic precipitation and Turing patterns. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Turing patterns; Morphogenesis; Periodic precipitation; Energy Economy; Bio-inspired processes.

Patrones en la naturaleza: más que un diseño inspirador

Resumen

En la naturaleza observamos una amplia variedad de colores, ritmos y formas, a toda escala y en sistemas animados e inanimados. Desde hace décadas los patrones y ritmos de la naturaleza han sido objeto de estudio y fuente de inspiración en el desarrollo tecnológico y en el bienestar del ser humano. Hoy entendemos que el diseño de los patrones de la naturaleza obedece a principios de funcionalidad y de eficiencia. En este artículo nos enfocamos en aspectos fisicoquímicos para mostrar cómo el estudio de los patrones espacio-temporales se convirtió en un área de gran interés e investigación en ciencias naturales. En particular, abordamos algunos sistemas donde la formación de patrones se explica mediante el acople entre procesos químicos y de transporte, tales como los jardines químicos, la precipitación periódica y los patrones de Turing. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Patrones de Turing; Morfogénesis; Precipitación periódica; Economía energética; Procesos bio-inspirados.

Introduction

We have all felt overwhelmed when looking at the forms, colors, rhythms, and designs nature exhibits in all kinds of ways such as in coral reefs, schools of fish, flocks of birds, insect and microorganism colonies, insect wings, animal and fish skins, spider webs and even vegetables. For a long time, nature has inspired human beings to find solutions to technological challenges ranging from the design of textiles (Bar-Cohen, 2006; Helms, Vattam, & Goel, 2009), materials (Bar-Cohen, 2006; Grzybowski, 2009), reactor processes (Coppens, 2012), electrochemical cells (Armand, *et al.*, 2009; Walish, *et al.*, 2009) to means of transportation. One of these examples is the design of the Japanese bullet train's nose, inspired by the kingfisher's beak (Figure 1a), which allows the bullet train to reach speeds of over 300 km/h, reduce environmental noise and increase energy efficiency, thanks to the aerodynamic design which decreases the pressure shock waves generated when the train undergoes air resistance changes, such as when entering tunnels (Bar-Cohen, 2006; McKeag, 2012).

The silent flight of predatory birds such as the owl has also inspired the design of new materials. This bird's wing configuration allows it to cushion the air turbulence generated during the flapping, thus reducing the propagation of high frequency sound waves. The wings have a soft cover that dissipate the air flow over the surface, so when it reaches the end, the noise generated is minimal (Tropea & Bleckmann, 2012) (Figure 1b). This natural design inspired the modification of cooling fans and turbines blades, helicopters and airplanes propellers, as well as many other blade-based rotors, so apart from the design changes, blades are covered with a material that helps reduce air friction and noise and increase energy efficiency without compromising aerodynamic performance (Clark, *et al.*, 2016; Tropea & Bleckmann, 2012; Xia & Jiang, 2008). Another example is

*Corresponding autor:

Daniel Barragán, dalbarraganr@unal.edu.co

Received: May 13, 2017

Accepted: September 24, 2017

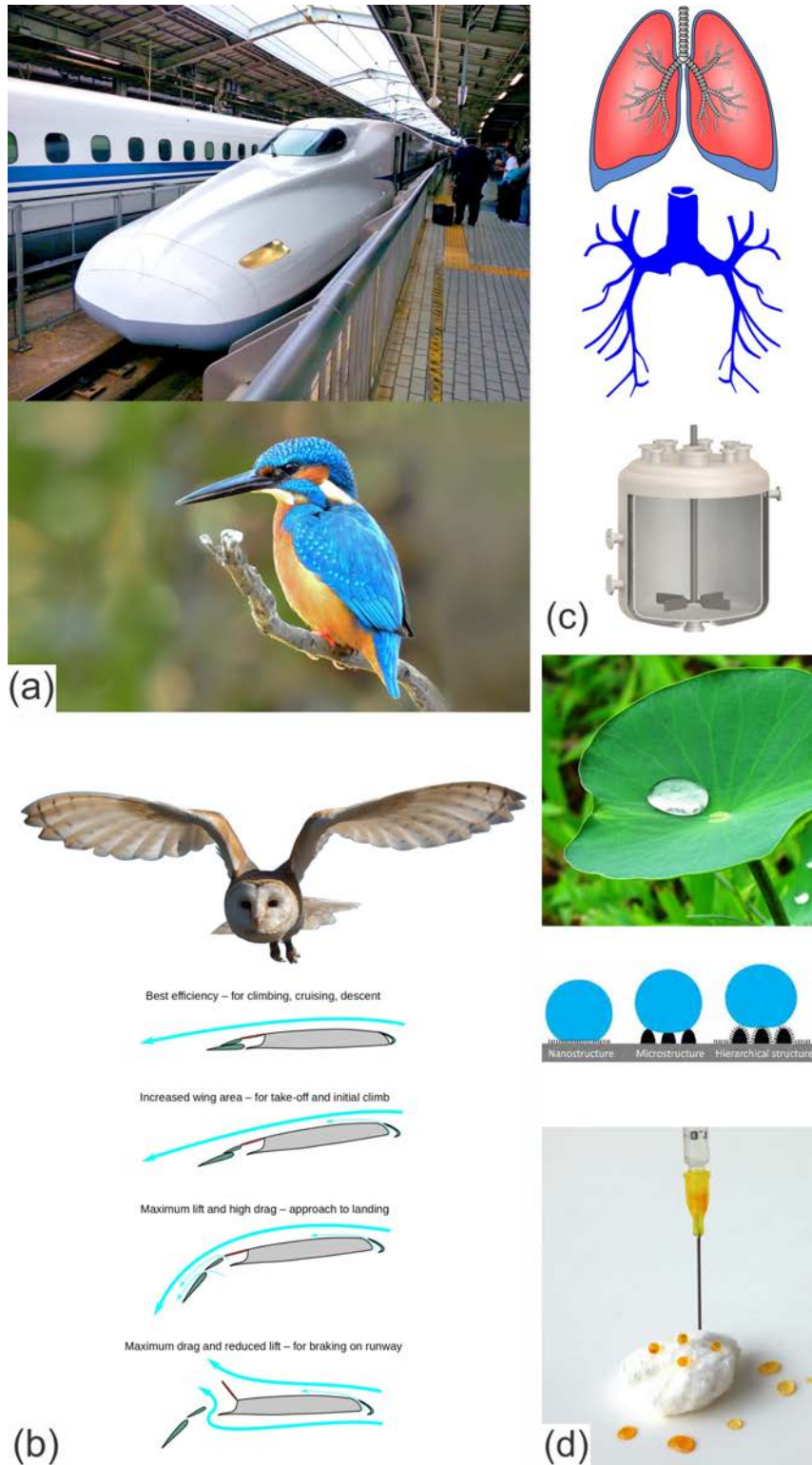


Figure 1. Examples of technologies inspired by nature. (a) Tokyo's Bullet Train inspired by the kingfisher's beak. Taken from flickr.com and commons.wikimedia.org with licenses CC BY 2.0 and CC BY-SA 4.0. (b) Hierarchical design with fractal distribution of the gas feeder (in blue color) to a catalytic reactor, inspired by the lung's bronchial structure. Taken from pixabay.com and commons.wikimedia.org with licenses CC0 and CC BY-SA 3.0. (c) Design of an artificial wing with efficient aerodynamics inspired by the owl. Taken from pixabay.com and commons.wikimedia.org with licenses CC0 and CC BY-SA 3.0. (d) Super hydrophobic material designed as a three-dimensional network of polymeric fibers with dispersed porous spheres, inspired by the hierarchical surface architecture of Lotus aquatic plant. Taken from pixabay.com, ca.wikipedia.org and flickr.com with licenses CC0 and CC BY 2.0.

the design of gas distribution systems inspired by the fractal geometry of the lung's bronchial tree, which improves mass transfer and increases the performance of industrial processes such as catalytic conversion of chemical substances into fluid bed reactors. The fractal distribution of gas in the medium not only ensures that the gas bubbles are small enough, but they are more likely to reach the places where they are most needed such as the interphase of the fluid-solid bi-phase, optimizing transfer and conversion processes (Coppens, 2012) (Figure 1c). There are other types of problems that have also benefited from natural inspiration, such as the design of super-hydrophobic and high adhesion surfaces (Xia & Jiang, 2008). The leaf of the lotus flower is well-known for its high hydrophobicity, which allows it to float and stay dry and clean. Recent studies have shown that this property comes from the organization of different structures ranging from the macro to the nanoscale: leaf-papillae-pores-cilia (Xia & Jiang, 2008). It is now known that there is a correlation between the properties exhibited by a material such as hydrophobicity and wettability, contact angle and roughness. This is how the natural design of the lotus flower's leaf inspired the synthesis of highly hydrophobic polymeric materials made up of porous microspheres dispersed in a three-dimensional network of nanofibers (Bar-Cohen, 2006; Xia & Jiang, 2008) (Figure 1d).

The previous examples illustrate how technological developments inspired by nature go beyond imitation and require discovering the fundamental principles that govern design's hidden efficiency. In the second law of thermodynamics we have a solid conceptual framework to evaluate the energy efficiency of a process, however, additional tools are required to connect form, patterns, geometry and design with the energy economy of processes (Magnanelli, *et al.*, 2016; Walsh, *et al.*, 2009).

Adrian Bejan's constructal theory (Bejan & Marden, 2006; Bejan, 1995, 1997; Bejan & Lorente, 2006; Reis, 2006) states that any animate or inanimate natural system (including artificial ones) lasting for some time at the expense of flows must undergo form, architecture, design or pattern modification to ensure easier access to the currents that flow through it. This theory also postulates that by involving the energy and entropy balances in the analysis of how the flows going through the system direct design, all the criteria of optimal performance underlie; principle of minimum entropy production (Prigogine, 1967), maximum entropy production (Dewar, 2005; Lucia, 2012) or minimal flow resistance (Bejan, 1997). Thus, constructal theory is a theory involving a system's design, morphology or configuration to describe the fundamental principles that govern its performance.

In this article we present some of the systems that have contributed to the understanding of the formation of morphological patterns in nature, emphasizing some physicochemical aspects that allow their evaluation beyond design, such as their potential use in technological applications.

Spatio-temporal structures and reaction-diffusion systems: first evidences

In 1896 the German chemist Raphael Liesegang found that a series of concentric rings defined a periodic precipitation pattern during the diffusion of a salt through a gel matrix with another saline substance dispersed in it (Figure 2a). Diffusion of a drop of silver nitrate solution, $AgNO_3$, through a gel matrix containing potassium dichromate, $K_2Cr_2O_7$, will lead to the periodic precipitation of silver dichromate, $Ag_2Cr_2O_7$ (Grzybowski, 2009; Liesegang, 1896). The initial explanation for this phenomenon was based on identifying two characteristics that the involved substances needed to satisfy: one of them is that the salt obtained as reaction product must have little solubility, that is to say, it must have a rather small ionic dissociation constant or solubility product constant (2.7×10^{-11} for silver dichromate, (Lexa & Holba, 1993), and the other one is that the salts' diffusion rates were different, $1.5 \times 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s}$ for dichromate (Rod & Vacek, 1986) and $1.5 \times 10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}$ for nitrate (Yeh & Wills, 1970), at concentrations of sodium salts close to 0.1M and at 25 °C). Although Liesegang understood the reaction mechanism and the diffusive transport conditions, this was not sufficient to explain the origin of periodic precipitation: Periodic precipitation or band formation in a precipitation reaction-diffusion system is known as Liesegang bands, in honor of its discoverer (Liesegang, 1896).

In 1911 French biologist and chemist Stéphane LeDuc published his book, *The Mechanism of Life*, inspired by his experiments on the osmotic growth of structures obtained from inorganic salt mixtures. Mixtures of different salts with different proportions gave rise to a diversity of structures resembling a flower garden (Figure 2b). A classic experiment for these chemical gardens involves a 10% by mass aqueous solution of sodium silicate, Na_2SiO_3 , to which ferric chloride, $FeCl_3$, is added and instantly coating with a reddish ferric silicate membrane, $Fe_2(SiO_3)_3$; this membrane allows the solvent to pass through it from a less concentrated medium, the outer sodium silicate solution, to a more concentrated medium, the inside of the iron chloride nuclei. This phenomenon is called osmosis and it causes the small nuclei to begin swelling and rapidly growing, imitating the growth of seedlings from seed germination (Barge, *et al.*, 2015; Leduc, 2010). The patterns discovered by LeDuc grow under non-equilibrium conditions, where the mechanism involves three essential characteristics: molecular diffusion, chemical reaction and osmosis. Once the system reaches chemical and osmotic equilibrium, the process stops and the structures deteriorate (Barge, *et al.*, 2015; Leduc, 2010).

By 1930, and based on his studies with algae, especially *Acetabularia* (Figure 2c), Danish-German biologist Joachim Hämmerling, proposed that the development of organisms is fully determined by DNA and that, additionally, there are certain substances responsible for defining an organism's form in its initial stages (Haemmerling, 1963). Hämmerling's work is considered the first to investigate on

the experimental basis of forms in living beings, thus creating a research area known as morphogenesis, which studies the forms of living beings also known as morphogenetic patterns (Turing, 1952).

In 1942, the Scottish biologist mathematician D'Arcy Thompson published the second edition of his book *On Growth and Form*. Thompson is credited for the creation of mathematical biology thanks to his efforts to explain

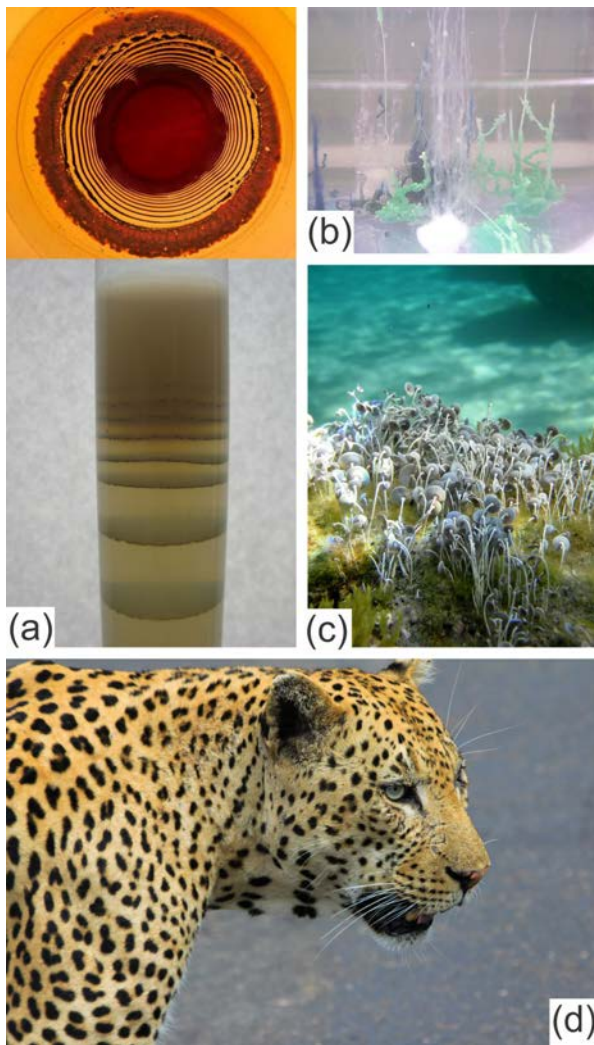


Figure 2. Examples of spatial distributed structures. (a) Liesegang Bands: one drop of a silver nitrate solution is added to a dry gel containing potassium dichromate to produce radial bands of silver dichromate and vertical bands of magnesium hydroxide. Taken from commons.wikimedia.org with licenses CC BY-SA 4.0 y CC BY-SA 3.0. (b) Osmotic growth in chemical garden experiments with carbonate, phosphate and silicate in basic medium. Given their characteristic form, they are called Leduc plants. Taken from commons.wikimedia.org with license CC 0 (c) *Acetabularia calyculus*, unicellular macroscopic algae; its peculiar umbrella shape has encouraged several studies on morphogenesis. Taken from commons.wikimedia.org with licenses CC BY-SA 3.0 (d) The leopard's dot pattern is an example of a naturally-occurring Turing pattern. Taken from pixabay.com with license CC 0.

morphogenesis in living beings. Thompson was emphatic in postulating that the origin of forms in living beings is guided by principles different from those directing forms in inanimate systems, such as those observed by Liesegang and LeDuc, and that therefore it is not possible to synthesize life, even if it is possible to imitate its forms (Barge, *et al.*, 2015; Belousov, 2012; Guiu-Souto, 2014; Maldonado, 2004).

During the first half of the twentieth century, plenty of experimental evidence was gathered regarding the formation of structures, patterns, forms, both in inorganic and biological systems, leading to a growing interest towards discovering the principles that govern their evolution and formation. The mechanisms proposed some of the essential characteristics that pattern-exhibiting systems needed to satisfy, but it had not been possible to explain their genesis. In 1952, British mathematician Alan Turing proposed a chemical reaction mechanism gathering most of the existing experimental evidence, especially on genetic basis, and expressed it in a system of partial differential equations coupling diffusive processes with the reaction mechanism. Turing's mathematical model is known as reaction-diffusion system (Turing, 1952). Although Turing argued that his work set the chemical basis for morphogenesis, the impact of his work was more tangible in the second half of the twentieth century during the development of nonlinear chemical dynamics (Belousov, 1959; Zhabotinsky & Zaikin, 1970); a discipline dealing with the study of rhythms and patterns, so to say, their spatial-temporal dynamics. Turing established the conditions under which a system broke spatial symmetry giving rise to patterns; the reaction system is controlled by a positive feedback loop, where one of the species acts as a process activator and another species as an inhibitor; in addition, these species' specific diffusion rate must satisfy a certain mutual relationship (Hoang & Hwang, 2013; Peña Pellicer, 2002; Turing, 1952). In essence, Turing demonstrated that the system loses stability as a consequence of the free diffusion of the species involved in the reaction's positive feedback loop. In Turing's honor, static morphogenetic patterns, ie, those that continue to exist in time and space in open systems, such as zebra stripes and leopard spots (Figure 2d), are called Turing patterns (Ledesma Durán, 2012; R. Nagao & Varela, 2016; Peña Pellicer, 2002; Turing, 1952).

Pattern formation at all scales: main features

Turing Patterns: Turing patterns are static and stationary spatiotemporal structures that appear as a consequence of diffusive instabilities in reaction-diffusion systems (Murray, 2003b; Peña Pellicer, 2002; Turing, 1952). Alan Turing demonstrated that these structures can be described by the following mathematical model:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u, v) + D_u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = g(u, v) + D_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \quad (2)$$

where u is an inhibitor and v an activator, f and g are the net change rates of these chemical substances and, D_u and D_v are the respective diffusion coefficients. Turing patterns appear when one of the solutions of the dynamic system, corresponding to a stable fixed point with no diffusivity, is unstable in the presence of diffusive processes (Nagao & Varela, 2016; Peña Pellicer, 2002). It is necessary to solve the following equations to find the system's solutions: $f(u,v)=0$ and $g(u,v)=0$. The solutions or fixed points are evaluated in the following homogeneous Jacobian matrix,

$$J_0 = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{bmatrix} \quad (3)$$

to determine which ones correspond to stable solutions, that is, those that cause J_0 to have all its eigenvalues with negative real part. Subsequently, the Jacobian matrix is constructed with diffusive terms,

$$J_D = J_0 + Dk^2 \quad (4)$$

where D is the diagonal matrix with the diffusion coefficients of the substances and k is the wave number. Finally, we verified which solutions grant that at least one eigenvalue is positive for all $k \neq 0$, that is, that the solution corresponds to an unstable fixed point (Peña Pellicer, 2002; Serna, 2016).

Turing patterns have been extensively studied from a theoretical point of view and in terms of numerical simulations; models like the Oregonator (Pullela, et al., 2009), cubic autocatalysis (Gray & Scott, 1983; Sel'kov, 1968) cubic autocatalytic reaction ($A + 2B \rightarrow 3B$ and FitzHugh-Nagumo (Murray, 2003a) have proven to be versatile systems for the study of pattern formation. Thus, it has been studied how the morphology of patterns depends on system parameters, such as kinetic constants, feed flows and system temperature (Gray & Scott, 1984, 1983; R. Nagao, et al., 2008; Nogueira, et al., 2014; Pearson, 1993; Simakov & Pérez-Mercader, 2013). In a recent work, we incorporated the energy balance into a reaction-diffusion system with cubic autocatalysis to study how the morphology of the pattern and its energy economy correlate under strictly non-isothermal conditions (Serna, 2016; Serna, et al., 2017).

An interesting attribute of Turing patterns is that the wavelength remains unchanged regardless of the size of the domain (Murray, 2003b); this is important for the design of structured surfaces, such as with Turing patterns, in materials of different sizes (Grzybowski, 2009). Another interesting attribute of Turing patterns is that they can be obtained on a wide variety of scales ranging from the nanoscale to the macroscopic scale. Patterns can be observed in leaves of plants and nano-Turing patterns were recently observed in the corneas of different arthropods (Blagodatski, et al., 2015), Figure 3a; microscopic analysis of corneas from different insect families showed that there is a certain correlation

between families with similar evolutionary origins and the morphology of the observed pattern, enabling entomology to consider a new taxonomic criterion.

Experimental studies with Turing patterns dated from 1990, when De Kepper, et al. obtained specific patterns with the halogenation and oxidation reaction of malonic acid: chlorite (ClO_2), iodide (I^-) and malonic acid ($CH_2(COOH)_2$). CIMA (chlorite-iodide-malonic acid) reaction was studied at $5^\circ C$ in a setup including a flat gel film to which reactants were fed from its opposite sides, and then diffused at different rates into the gel forming static concentration patterns. Spatial periodicity of the first laboratory-obtained Turing patterns was of about 0.3 millimeters (Castets, et al., 1990; Lengyel & Epstein, 1992)intrinsic wavelength(Figures 3b and 3c).

Periodic precipitation: Periodic precipitation is a current research topic motivated basically by three aspects: discovery of the mechanism (Müller & Ross, 2003), process control and scaling, in search of potential technological applications (Henisch, 1991; Jiang & Sakurai, 2016; Lagzi, 2012; Walliser, et al., 2015) and synthesis of monodisperse particles of materials (Badr & Epstein, 2017; Walliser, et al., 2015). Periodic precipitation experiments have not undergone big changes since the discoveries made by R. Liesegang. The reaction-diffusion process leading to periodic precipitation is caused by the chemical reaction between an electrolyte diffusing through a porous medium (gel), containing another dispersed electrolyte.

Factors such as temperature, the gel's three-dimensional network and the distribution and size of the pores, the nature and concentration of the electrolytes, are decisive in the occurrence and structure of periodic precipitations (Figure 2a). Two experimental parameters govern the behavior of

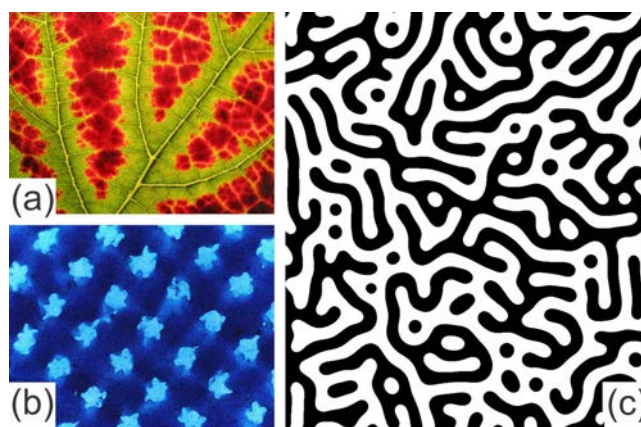


Figure 3. Examples of natural and laboratory patterns. (a) Autumn leaf red-green patterns observed in many plants. Taken from en.wikipedia.org with licenses CC BY-SA 2.0. (b) Micro-pattern exhibited by an optical disk while recording. Taken from commons.wikimedia.org with licenses CC BY-SA 3.0. (c) Simulated relaxed Turing pattern observed in CIMA reaction. Taken from flickr.com with license CC BY 2.0.

reaction-diffusion systems with precipitation; one of them is the system's supersaturation index, s , $s = [A^{m+}]^a [B^{n-}]^b / k_{ps}$, which is a measure of how far the system is from heterogeneous thermodynamic equilibrium, and the other one is the stoichiometric difference in initial concentrations between the gel-dispersed electrolyte and the diffusing electrolyte, $\Delta = \frac{1}{b} [B^{n-}] - \frac{1}{a} [A^{m+}]$. Parameters s and Δ define the metrics to understand the system's dynamics (Müller & Ross, 2003), from very low values for both parameters, to very high values. At its lower ends, the chemical reaction between A and B produces local changes in electrolyte concentration, accompanied by a slow diffusive process during which particles, A^{m+} , B^{n-} , grow and mature in the presence of local concentration gradients according to the size of the colloidal particles, so the presence of a precipitate is explained by the autocatalytic competition between colloidal particles of different sizes, which can be understood as a Turing type spatio-temporal instability. At high values of s and Δ , the system is in the domain of periodic precipitations of Liesegang rings: both the position in time and space and the structure of the rings depend on the specific system that produces the precipitate and on s and Δ values. Experiments show that colloidal particles form continuously and that the process of particle maturation and growth and the formation of the rings can be explained by a Turing type autocatalytic instability, so larger particles grow faster at the expense of their smaller-sized neighbors (George & Varghese, 2002; Henisch, 1991; Lebedeva, *et al.*, 2004; Nakouzi & Steinbock, 2016).

As for the scaling of the process, another question regarding the study of periodic precipitations is the gel's limit thickness in the formation of periodic precipitations.

It has been recently demonstrated (Jiang & Sakurai, 2016) that a gel film with a thickness of a few tenths of a nanometer allowed the formation of micrometer-scale bandwidth Liesegang rings. At this scale, it is already feasible to consider potential applications for periodic precipitations in terms of nanotechnological developments as it is possible to synthesize materials with different physical properties through reaction-diffusion processes (Lagzi, 2012; Walliser, *et al.*, 2015).

Another interesting aspect of Liesegang rings or bands is the synthesis of monodisperse nanomaterials (Lagzi, 2012; Walliser, *et al.*, 2015). It was experimentally demonstrated that Liesegang's periodic precipitation system, with a structure of rings that are spatially separated in a sequence determined by x_{n+1}/x_n , has also a local structure in each band at a micro-nano-metric scale. Each band is made up of a series of monodisperse particles, with diameters established according to the band's appearing sequence (Badr & Epstein, 2017; Walliser, *et al.*, 2015).

These findings are of great interest for the synthesis of nanomaterials, since at this scale, most properties are clearly associated with the size of the particles, which is a critical control factor in synthesis processes.

Morphogenesis. Since Hämmerling and Turing, there has been a large number of research aimed at explaining patterns in living beings (Brachet, *et al.*, 1964; Haemmerling, 1963; Hunding, *et al.*, 1990; Needham, 1935). Bacterial dendritic growth is a good example of patterns in living beings - *morphogenesis*; the fractal geometry of patterns maximizes contact area between bacteria and the culture medium in order to optimize substrate uptake for the colony. These dendrites have sizes ranging from just a few micrometers to several millimeters (Figure 4a). The mechanisms of morphogenesis have been widely studied along the years. Self-assembly and reaction-diffusion are the most accepted mechanisms by the scientific community. The first one states that there are many fundamental parts, i.e. molecules, which have the sufficient information in the way they interact each other (potential energy) to determine the structure they generate at the steady state or at the thermodynamic equilibrium (Davies, 2013). The second approach explains the emergence of the shapes as a consequence of dynamical instabilities due to diffusional effects (Belousov, 2012; Gierer & Meinhardt, 1972) starting from almost homogeneous tissue. It will be shown that relatively simple molecular mechanisms based on auto- and cross catalysis can account for a primary pattern of morphogens to determine pattern formation of the tissue. The theory is based on short range activation, long range inhibition, and a distinction between activator and inhibitor concentrations on one hand, and the densities of their sources on the other. While source density is expected to change slowly, e.g. as an effect of cell differentiation, the concentration of activators and inhibitors can change rapidly to establish the primary pattern; this results from auto- and

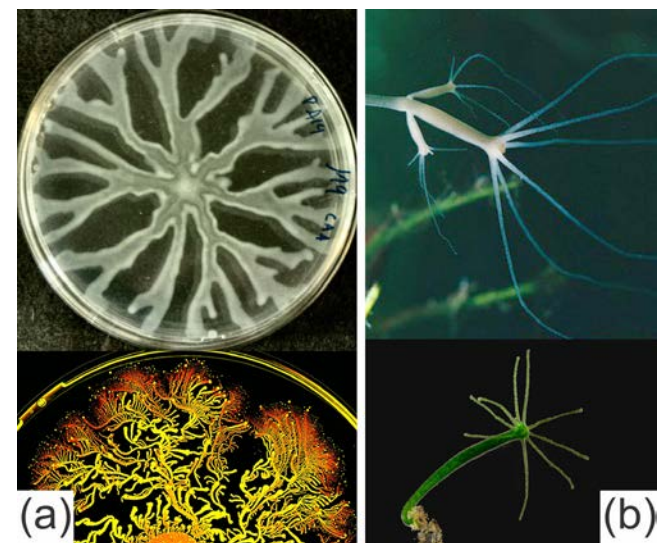


Figure 4. (a) *Pseudomonas* motility and bacterial dendritic growth with different length scales. Taken from commons.wikimedia.org and en.wikipedia.org with licenses CC BY-SA 3.0. (b) Detail on the hydra's tentacles. Taken from commons.wikimedia.org with licenses CC BY-SA 3.0 and CC BY-SA 3.0-D.E.

cross catalytic effects on the sources, spreading by diffusion or other mechanisms, and degradation. Employing an approximative equation, a criterium is derived for models, which lead to a striking pattern, starting from an even distribution of morphogens, and assuming a shallow source gradient. The polarity of the pattern depends on the direction of the source gradient, but can be rather independent of other features of source distribution. Models are proposed which explain size regulation (constant proportion of the parts of the pattern irrespective of total size. The latter is going to be detailed in this paper.

In 1969, Brian Goodwin and Morrel Cohen made a significant contribution to developmental biology (**Goodwin & Cohen, 1969**), by proposing a mathematical model to describe cellular-scale morphogen concentration profiles for pattern formation. The model suggests the wave-like propagation of morphogen concentrations in a three-stage scheme arranged in spatial order: a) a propagation frequency gradient establishes the location of early- development areas and the direction of propagation, b.) a slow propagation stage results in local pattern formation, and c.) a pattern regulation step leads to independently sized structures. In their works, and based on this model, Goodwin & Cohen study: a) the development and regeneration of hydra, an animal with small tentacles ranging from 10mm to 17mm in length (**Solomon, et al., 2013**) (Figure 4b), positioning in the early amphibian embryo, which has a development rate ranging from just a few millimeters to 6 cm (**Solomon, et al., 2013**), and c.) the development of the amphibian visual system, which has an average size of around 0.7cm (**Solomon, et al., 2013**).

In 1972, Gierer and Meinhardt evaluate the subject in order to formulate a general theory on the formation of spatial patterns in tissues of living beings. Their main goal was to model the process of cellular differentiation, in which a type of cells, stem cells, adopt different forms and functions resulting in entirely spatially self-organized tissue, (**Gierer & Meinhardt, 1972**). The generalized cellular differentiation model is based on the interaction of two substances, an activator and an inhibitor, and on quadratic-order rate laws, so depending on the initial conditions and the values of the model parameters, the system may have different stable stationary states corresponding to different states of cellular differentiation.

In 1974 Gunther Werz preformed a detailed analysis to understand morphogenesis of *Acetabularia* (**Werz, 1974**). Werz concluded that in addition to DNA-contained morphogenetic information, the apical region of the algae carries sufficient information for the development of the cap (umbrella); he also described some precise aspects regarding its morphology, especially the nucleus and the chloroplasts. *Acetabularia* is a giant unicellular green algae; its 0.5cm to 10cm in length (**Solomon, et al., 2013**). Its peculiar umbrella shape (Figure 2c) was, and still is one of the greatest challenges in the mathematical modeling of morphogenesis (**Goodwin & Pateromichelakis, 1979**; **Sandakhchiev, et al., 1972**).

In 1975, Rommelare and Hiernaux proposed a mathematical model for the positional differentiation of the cap in *Acetabularia*, which considered the algae to be a one-dimensional domain with one end representing the nucleus and the other end representing the apical region (**Rommelare & Hiernaux, 1975**). The model includes three fundamental elements: 1.) a linear mRNA gradient that increases from the nucleus to the apical region and codes for a lytic enzyme that initiates the cap formation process, 2.) the presence of another substance which acts as an unmasking factor and which is in its active and inactive forms, and 3.) an inhibitor that originates in the nucleus and inactivates the unmasking factor. The four-stage mechanism leads to the following equations:

$$\frac{\partial D_a(x)}{\partial t} = -k_1 D_a(x) I^n(x) + k_2 D_i(x) \quad (5)$$

$$\frac{\partial I(x)}{\partial t} = -nk_1 D_a(x) I^n(x) + nk_2 D_i(x) - k_3 I(x) + \Delta_I \frac{\partial^2 I(x)}{\partial x^2} \quad (6)$$

$$\frac{\partial E(x)}{\partial t} = -ck_4 (mARN)_M^x D_a^v(x) a - k_5 E(x) \quad (7)$$

where D_a is the unmasking factor concentration, I is the inhibitor concentration, E is the lytic enzyme concentration, $D_a + D_i = D_0$, where D_a and D_i are the unmasking factor active and inactive form concentrations and D_0 is the total concentration, which remains constant. k_1, k_2, k_3, k_4 and k_5 are kinetic constants, Δ_I is the inhibitor diffusion coefficient, a is an enzyme precursor, $(mARN)_M^x = ax + b$ represents mRNA's increasing profile, with a , for the initial nucleus concentration and, b a model adjustment parameter. Finally, n and v are adjustable stoichiometric coefficients. With this model, it was possible to understand morphogen's spatio-temporal dynamics and stationary concentration profiles during the process of cap formation from a semi-quantitative point of view. Later, Goodwin and Pateromichelakis studied the fundamental role of electric fields and ions in morphogenesis of *Acetabularia*, and concluded that ions Mg^{+2} and Ca^{+2} reversibly inhibit the formation of the cap without compromising the longitudinal growth of the algae (**Goodwin & Pateromichelakis, 1979**).

In 1985 Goodwin and Brière proposed a viscoelastic model for the cytoplasmic medium with the purpose of explaining *Acetabularia*'s mechanical properties (**B C Goodwin & Briere, 1994**). The model includes the cytoskeleton coupled with the evolution of ion concentration and its inhibitory effect on the cap formation (**Davies, 2013**; **Goodwin & Trainor, 1985**) we investigate the nature of the spatial ordering which arises from Ca^{2+} regulation of the viscoelastic properties of the cell cortex. From a survey of the empirical information available on the effect of free Ca^{2+} on the elastic and viscous properties of the cell cortex, and on the mechanisms of strain-induced Ca^{2+} release, we derive a set of coupled, non-linear equations using first order theory of elastic and viscous response to stress fields, in effect extending previous work of **Odell, et al. (1981)**. Later, in the 1990s, this complex model could be solved using the finite element method with remarkable results (**Goodwin & Briere, 1994**).

Finally, a very recent approach of biochemical and mechanical coupling has been proposed in the last decade. A nice example of this coupling can be found in the biochemical regulation of cytoskeletal mechanics. The actin or tubulin polymerization is joined to the motor protein activity in order to influence the mechanics of the cellular tissue due to an advective-mechanic transport of the regulating components, which creates a feedback loop between the chemical reactions of intracellular regulation and the internal movement of microtubules (Davies, 2013; Heisenberg & Bellaiche, 2013; Howard, *et al.*, 2011).

Dynamic and thermodynamic considerations of space-time self-organization

At all scales, nature displays a great variety of structures such as the crystalline structure of minerals, the geometric form of some rocks carved by water currents, the sinuous bed of rivers, the mountain formations, etc. All of the above are examples of equilibrium structures resulting from matter and energy dissipative processes which ultimately become independent. Classical thermodynamics describes equilibrium structures by evaluating the change in thermodynamic potentials up to the equilibrium state throughout all the process coordinates, for example $\frac{\partial G_{\text{tot}}}{\partial r} \leq 0$ (Adrian Bejan, 1997; Callen, 1985). However, the network of filaments that form some fungi, the color maps on butterfly wings, the skin's network of cellular tissues and even the cellular membrane, are examples of non-equilibrium structures that originated and sustained at the expense of matter and energy dissipative processes (Nicolis & Prigogine, 1977). When a system in equilibrium is subjected to forces or gradients that move it away from its original state, resulting flows and currents carry the system to non-equilibrium states.

Depending on the nature of the dynamics, some chemical, physical or mixed instabilities may take place within the system (Guiu-Souto, *et al.*, 2013; Nagao & Varela, 2016; Nicolis & Prigogine, 1977; Satnoianu, *et al.*, 2010; Schwarzenberger, *et al.*, 2014; Strogatz, 2001), and as a result, state-specific fluctuations are amplified resulting in a breaking of spatial symmetry and thus leading to the occurrence of structures and patterns. Non-equilibrium processes and states are studied through the formalism of non-equilibrium thermodynamic or thermodynamics of irreversible processes, either to determine transport coefficients described by the flows or to evaluate entropy generation through coordinates $\frac{\partial \sigma}{\partial r} > 0$ (De Groot & Mazur, 1984; Eu, 2016; Kjelstrup & Bedeaux, 2008; Nicolis & Prigogine, 1977).

The theory of non-linear dynamical systems (Murray, 2003b; Strogatz, 2001) allows us to study the nature of instabilities (chemical, thermal, transport, hydrodynamic, etc.) and to model the systems' spatial-temporal evolution. When studying Turing patterns, nonlinear dynamics allows to establish the restrictions that must be imposed on the system in order to generate morphogenetic patterns and provides us

with evaluation tools. On the other hand, non-equilibrium thermodynamics allows to evaluate the dissipative nature of processes, determine transport coefficients, quantify energy efficiency and to perform a general analysis of evolutionary aspects (Al-Ghoul & Eu, 1996; Eu, 2016). However, there is still no unified theory accounting for both the dynamic, kinetic, and thermodynamic aspects of processes and non-equilibrium states. In this sense, it is worth mentioning the valuable contributions of the school of Ilya Prigogine, Lars Onsager, Adrian Bejan, Byung Chan Eu, John Ross, Dick Bedeaux, Signe Kjelstrup, Miguel Rubí, among others (Bejan, 1995; Eu, 2016; Kjelstrup & Bedeaux, 2008; Nicolis & Prigogine, 1977; Onsager, 1931).

What advantages do static patterns bring to the system?

From a morphological point of view, Turing patterns can be classified into four types of structures: 1.) Hexagonal (direct) (Figure 5a), 2.) Striped (direct) (Figure 5b), 3.) Striped (inverse) (Figure 5c), 4.) Hexagonal (inverse) (Figure 5d), (Guiu-Souto, *et al.*, 2012). Likewise, it is possible to estimate the dissipation cost that each pattern requires to sustain itself in relation to matter and energy flows; for this reason, it is possible to achieve a complete morphological and thermodynamic characterization of the patterns (Serna, *et al.*, 2017).

One of the most promising aspects of Turing patterns is the study of the transitions between different structures, for example, from an inverse striped pattern to a direct hexagonal pattern. These morphological transitions can be experimentally achieved by adjusting control parameters, but we have recently shown that it is possible to induce these transitions under non-isothermal conditions by adjusting ambient temperature. Something interesting about these thermally induced transitions is that non-equilibrium thermodynamics shows that they occur at a lower energy cost (Serna, *et al.*, 2017).

It seems clear that there is a correlation between the patterns and the energy performance of a system, as shown by some applications where the energy efficiency and productivity of a process are improved by imposing spatio-temporal structures on physical-chemical processes (Coppens, 2012; Coppens & Froment, 1996; Nagao, *et al.*, 2013).

Nature seems to provide some evidence for the above. Figure 6 shows a chameleon in two well-differentiated moods: a state of calmness and a state of euphoria. This color change can be understood as a morphological phase transition between a direct striped pattern and a reverse striped pattern. These morphological transitions, which do not involve abrupt changes in the structure of the pattern, are more favorable for the energy economy of the system (Serna, *et al.*, 2017). For the chameleon, this correlation between morphology and energy economy must be somewhat favorable; the mood change prior to a fight against another individual, whether for territorial defense or mating, must take place under the most favorable energy conditions.

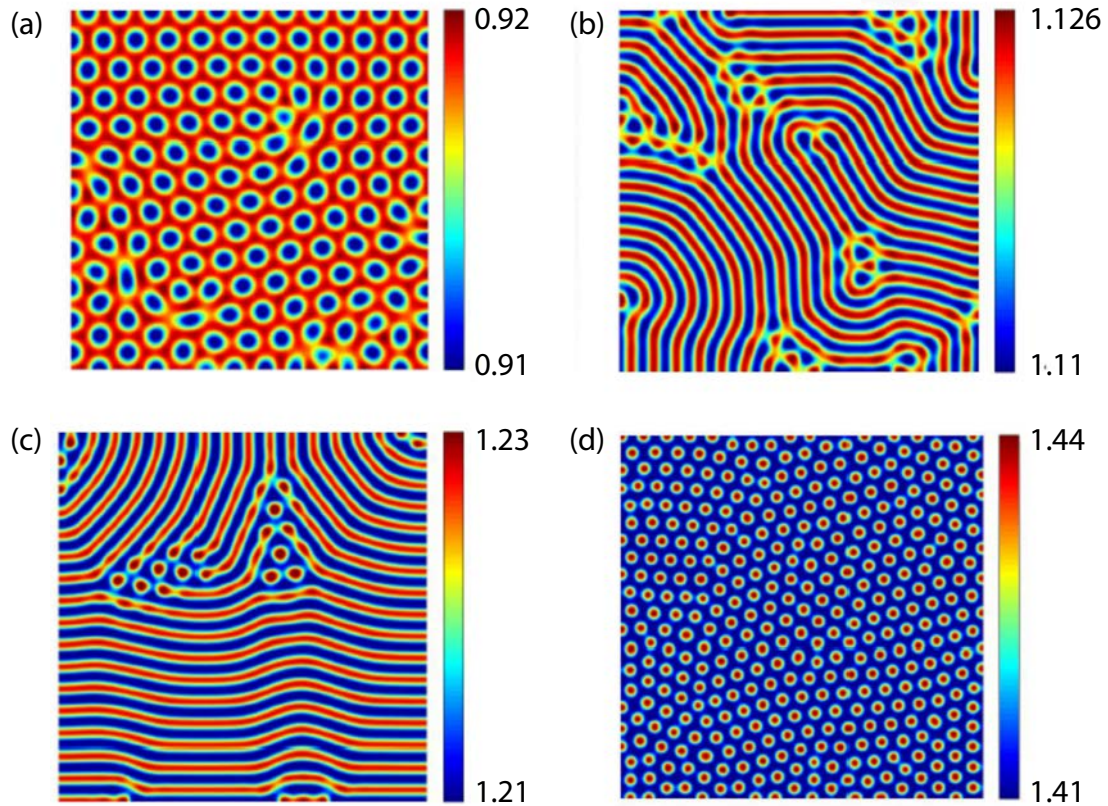


Figure 5. Turing's thermal patterns obtained by computational simulation. (a) Hexagonal (direct) pattern. (b) Striped (direct) pattern. (c) Striped (inverse) pattern. (d) Hexagonal (inverse) pattern. (Serna, 2016)

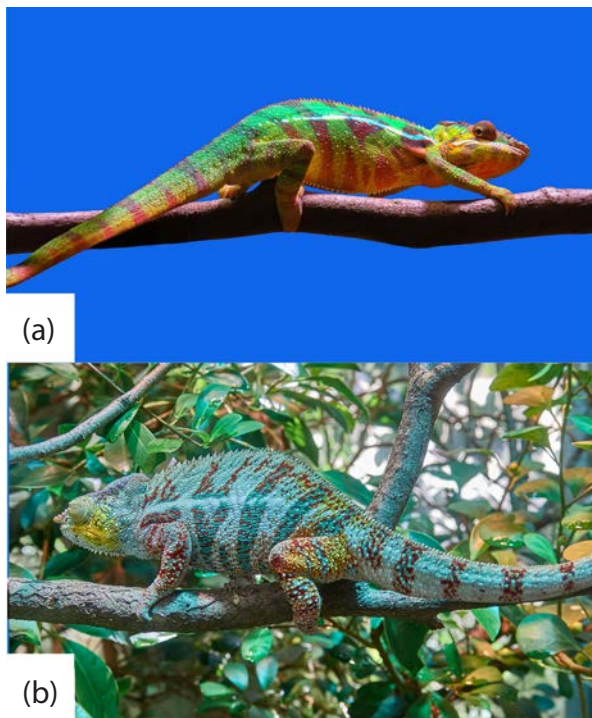


Figure 6. Chameleon's mood-induced color changes understood as a direct-to-inverse pattern morphology change. Taken from pixabay.com and pxhere.com with licenses CC 0.

In addition to the above observation, recent studies on the chameleon's color change mechanism reveal some closely related thermal regulation processes (Chou, *et al.*, 2015; Ohtsuka, *et al.*, 2015; Teyssier, *et al.*, 2015; Walton & Bennet, 1993), which in a way allows us to accept the fact that it is more favorable to induce morphological changes through temperature variations.

Thus, the presence of patterns in living beings can be indicators of their evolutionary history and their adaptability, as suggested by some recent studies (Blagodatski, *et al.*, 2015). Regarding inert systems, pattern formation results in the design of efficient bio-inspired technologies, in particular the design of structured-surface solids with appropriate patterns for specific applications (Bensemann, *et al.*, 2005) and the design of chemical processes that emulate organic systems of living beings, such as the respiratory and circulatory systems (Coppens, 2012)

Conclusions

Evolution has led natural systems to adopt forms that guarantee optimal process efficiency according to environment conditions. In this critical review on the subject, we show how the study of forms, structures and patterns first started in laboratories; this is the case for some of the most studied systems such as chemical gardens, periodic precipitations and Turing patterns. We have shown the main

physical-chemical aspects that characterize these system's dynamics and how research reveals their potential application in technological developments.

Our main objective was to draw attention on the fact that it is possible to establish a correlation between patterns seen in nature and the energy efficiency of systems, and that for these correlations to be more evident. It is necessary to understand all the biological, chemical and physical aspects involved in pattern design.

Author contributions

H. S. and D. B. conceived of the presented and discussed ideas. H. S. designed the figures and performed the computational simulations to obtain Turing patterns in Figure 5. H.S. and D. B. wrote the manuscript.

Conflicts of interest

We have no conflict of interest to declare.

References

- Al-Ghoul, M., & Eu, B. C.** (1996). Hyperbolic reaction-diffusion equations and irreversible thermodynamics. *Physica*. **90**: 119-153. [https://doi.org/10.1016/0167-2789\(95\)00231-6](https://doi.org/10.1016/0167-2789(95)00231-6)
- Armand, M., Endres, F., MacFarlane, D. R., Ohno, H., & Scrosati, B.** (2009). Ionic-liquid materials for the electrochemical challenges of the future. *Nature Materials*. **8**: 621-629. <https://doi.org/10.1038/nmat2448>
- Badr, L., & Epstein, I. R.** (2017). Size-controlled synthesis of Cu₂O nanoparticles via reaction-diffusion. *Chemical Physics Letters*. **669**: 17-21. <https://doi.org/10.1016/j.cplett.2016.11.050>
- Bar-Cohen, Y.** (2006). Biomimetics--using nature to inspire human innovation. *Bioinspiration & Biomimetics*. **1**: 1-12. <https://doi.org/10.1088/1748-3182/1/1/P01>
- Barge, L. M., Cardoso, S. S. S., Cartwright, J. H. E., Cooper, G. J. T., Cronin, L., De Wit, A., Thomas, N. L.** (2015). From chemical gardens to chemobionics. *Chemical Reviews*. **115**: 8652-8703. <https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.5b00014>
- Bejan, A.** (1995). *Entropy Generation Minimization*. New York: CRC Press.
- Bejan, A.** (1997). *Advanced Engineering Thermodynamics*. New York: John Wiley & Sons.
- Bejan, A., & Lorente, S.** (2006). Constructal theory of generation of configuration in nature and engineering. *Journal of Applied Physics*. **100**: 1-27. <https://doi.org/10.1063/1.2221896>
- Bejan, A., & Marden, J. H.** (2006). Unifying constructal theory for scale effects in running, swimming and flying. *Journal of Experimental Biology*. **209**: 238-248. <https://doi.org/10.1242/jeb.01974>
- Belousov, B. P.** (1959). A periodic reaction and its mechanism. *Compilation of Abstracts on Radiation Medicine*. **147**: 1-3.
- Belousov, L. V.** (2012). Morphogenesis as a macroscopic self-organizing process. *BioSystems*. **109**: 262-279. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2012.05.003>
- Bensemann, I. T., Fialkowski, M., & Grzybowski, B. A.** (2005). Wet Stamping of Microscale Periodic Precipitation Patterns. *Journal of Physical Chemistry*. **7**: 2774-2778. <https://doi.org/10.1021/jp047885b>
- Blagodatski, A., Sergeev, A., Kryuchkov, M., Lopatina, Y., & Katanaev, V. L.** (2015). Diverse set of Turing nano-patterns coat corneae across insect lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **112**: 10750-10755. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505748112>
- Brachet, J., Denis, H., & Vitry, F. D.** (1964). The effects of Actinomycin D. and Puromycin on morphogenesis in amphibian eggs and *Acetabularia mediterranea*. *Developmental Biology*. **9**: 398-434. <https://doi.org/10.1038/199714a0>
- Callen, H. B.** (1985). *Thermodynamics and an Introduction to Thermostatistics* (2nd ed.). New York: John Wiley & Sons.
- Castets, V., Dulos, E., Boissonade, J., & De Kepper, P.** (1990). Experimental evidence of a sustained standing Turing-type nonequilibrium chemical pattern. *Physical Review Letters*. **64**: 2953-2956. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.64.2953>
- Chou, H. H., Nguyen, A., Chortos, A., To, J. W., Lu, C., Mei, J., Bao, Z.** (2015). A chameleon-inspired stretchable electronic skin with interactive colour changing controlled by tactile sensing. *Nature Communications*. **6**: 1-10.
- Clark, I. A., Daly, C. A., Devenport, W., Alexander, W. N., Peake, N., Jaworski, J. W., & Glegg, S.** (2016). Bio-inspired canopies for the reduction of roughness noise. *Journal of Sound and Vibration*. **385**: 33-54. <https://doi.org/10.1016/j.jsv.2016.08.027>
- Coppens, M.O.** (2012). A nature-inspired approach to reactor and catalysis engineering. *Current Opinion in Chemical Engineering*. **1**: 281-289. <https://doi.org/10.1016/j.coche.2012.03.002>
- Coppens, M.-O., & Froment, G. F.** (1996). Catalyst design accounting for the fractal surface morphology. *The Chemical Engineering Journal and the Biochemical Engineering Journal*. **64**: 69-76. [https://doi.org/10.1016/S0923-0467\(96\)03105-3](https://doi.org/10.1016/S0923-0467(96)03105-3)
- Davies, J.** (2013). *Mechanisms of Morphogenesis*. Edinburgh: Academic Press Inc.
- De Groot, S. R., & Mazur, P.** (1984). *Non-Equilibrium Thermodynamics*. New York: Dover Publications.
- Dewar, R. C.** (2005). Maximum entropy production and the fluctuation theorem. *J Phys A: Math Gen*. **38**: 371-381. <https://doi.org/10.1088/0305-4470/38/21/L01>
- Eu, B. C.** (2016). *Kinetic Theory of Nonequilibrium Ensembles, Irreversible Thermodynamics, and Generalized Hydrodynamics* (Vol. 2). Montreal: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-41147-7>
- George, J., & Varghese, G.** (2002). Liesegang patterns: Estimation of diffusion coefficient and a plausible justification for colloid explanation. *Colloid and Polymer Science*. **280**: 1131-1136. <https://doi.org/10.1007/s00396-002-0738-4>
- Gierer, A., & Meinhardt, H.** (1972). A theory of biological pattern formation. *Kybernetik*. **12**: 30-39. <https://doi.org/10.1007/BF00289234>
- Goodwin, B. C., & Briere, C.** (1994). Mechanics of the cytoskeleton and morphogenesis of acetabularia. *International Review of Cytology*. **150**: 225-242. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)61543-0](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)61543-0)
- Goodwin, B. C., & Cohen, M. H.** (1969). A phase-shift model for the spatial and temporal organization of developing systems. *Journal of Theoretical Biology*. **25**: 49-107. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(69\)80017-2](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(69)80017-2)

- Goodwin, B. C., & Pateromichelakis, S.** (1979). The role of electrical fields, ions, and cortex in the morphogenesis of *Acetabularia*. *Planta*. **145**: 427-435.
- Goodwin, B. C., & Trainor, L. E. H.** (1985). Tip and whorl morphogenesis in *Acetabularia* by calcium-regulated strain fields. *Journal of Theoretical Biology*. **117**: 79-106. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(85\)80165-X](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(85)80165-X)
- Gray, P., & Scott, K.** (1984). Autocatalytic in the Isothermal, Continuous Stirred Tank Reactor Oscillations and Instabilities. *Chemical Engineering Science*. **39**: 1087-1097. [https://doi.org/10.1016/0009-2509\(84\)87017-7](https://doi.org/10.1016/0009-2509(84)87017-7)
- Gray, P., & Scott, S. K.** (1983). Autocatalytic reactions in the isothermal, continuous stirred tank reactor Isolates and other forms of multistability. *Chemical Engineering Science*. **39**: 1087-1097. [https://doi.org/10.1016/0009-2509\(84\)87017-7](https://doi.org/10.1016/0009-2509(84)87017-7)
- Grzybowski, B. A.** (2009). *Chemistry in Motion: Reaction-Diffusion Systems for Micro- and Nanotechnology*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Guiu-Souto, J.** (2014). Autoorganización de Estructuras de Turing en Presencia de Campos Externos. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Guiu-Souto, J., Carballido-Landeira, J., & Muñuzuri, A. P.** (2012). Characterizing topological transitions in a Turing-pattern-forming reaction-diffusion system. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*. **85**: 1-8. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.85.056205>
- Guiu-Souto, J., Escala, D. M., Carballido-Landeira, J., Muñuzuri, A. P., & Martín-Ortega, E.** (2012). Viscous Fingering Instabilities in Reactive Miscible Media. *Numerical Methods for Hyperbolic Equations*. 409.
- Haemmerling, J.** (1963). Nucleo-Cytoplasmic Interactions in *Acetabularia* and other Cells. *Annual Review of Plant Physiology*. **14**: 65-92. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.14.060163.000433>
- Heisenberg, C., & Bellaiche, Y.** (2013). Review Forces in Tissue Morphogenesis and Patterning. *Cell*. **153** (5): 948-962. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.05.008>
- Helms, M., Vattam, S. S., & Goel, A. K.** (2009). Biologically inspired design: process and products. *Design Studies*. **30**: 606-622. <https://doi.org/10.1016/j.destud.2009.04.003>
- Henisch, H.** (1991). *Periodic Precipitation: A Microcomputer Analysis of Transport and Reaction Processes in Diffusion Media, with Software Development*. Oxford: Pergamon Press.
- Hoang, T., & Hwang, H. J.** (2013). Turing instability in a general system. *Nonlinear Analysis, Theory, Methods and Applications*. **91**: 93-113. <https://doi.org/10.1016/j.na.2013.06.010>
- Howard, J., Grill, S. W., & Bois, J. S.** (2011). Turing's next steps: the mechanochemical basis of morphogenesis. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. **12**: 392-398.
- Hunding, A., Kauffman, S. A., & Goodwin, B. C.** (1990). *Drosophila* segmentation: Supercomputer simulation of prepattern hierarchy. *Journal of Theoretical Biology*. **145**: 369-384. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80116-X](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80116-X)
- Jiang, J., & Sakurai, K.** (2016). Formation of Ultrathin Liesegang Patterns. *Langmuir*. **32**: 9126-9134. <https://doi.org/10.1021/acs.langmuir.6b02148>
- Kjelstrup, S., & Bedeaux, D.** (2008). *Non-Equilibrium Thermodynamics of Heterogeneous Systems*. Londres: World Scientific.
- Lagzi, I.** (2012). Controlling and engineering precipitation patterns. *Langmuir*. **28**: 3350-3354. <https://doi.org/10.1021/la2049025>
- Lebedeva, M. I., Vlachos, D. G., & Tsapatsis, M.** (2004). Bifurcation analysis of Liesegang ring pattern formation. *Physical Review Letters*. **92**: 88301. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.92.088301>
- Ledesma Durán, A.** (2012). *Patrones de turing en sistemas biológicos*. Universidad Autónoma Metropolitana, México D. F.
- Leduc, S.** (2010). *The Mechanism of Life*. New York: Rebman Company. Retrieved from <http://www.gutenberg.org/files/33862/33862-h/33862-h.htm#page123>
- Lengyel, I., & Epstein, I. R.** (1992). A chemical approach to designing Turing patterns in reaction-diffusion systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **89**: 3977-3979. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.9.3977>
- Lexa, D., & Holba, V.** (1993). Periodic precipitation of silver chromate/dichromate in gelatin. *Colloid and Polymer Science*. **9**: 884-890.
- Liesegang, R.** (1896). Ueber einige Eigenschaften von Gallerten. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, **10**: 353-362.
- Lucia, U.** (2012). Maximum or minimum entropy generation for open systems? *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, **391**: 3392-3398. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2012.01.055>
- Magnanelli, E., Wilhelmsen, Ø., Acquarone, M., Folkow, L. P., & Kjelstrup, S.** (2016). The Nasal Geometry of the Reindeer Gives Energy-Efficient Respiration. *Journal of Non-Equilibrium Thermodynamics*, <https://doi.org/10.1515/jnet-2016-0038>
- Maldonado, C. E.** (2004). *Ciencias de la complejidad: Ciencias de los cambios súbitos*. Bogotá D. C.
- McKeag, T.** (2012). GreenBiz. Retrieved November 14, 2016, from <https://www.greenbiz.com/blog/2012/10/19/how-one-engineers-birdwatching-made-japans-bullet-train-better>
- Müller, S. C., & Ross, J.** (2003). Spatial structure formation in precipitation reactions. *Journal of Physical Chemistry A*. **107**: 7997-8008. <https://doi.org/10.1021/jp030364o>
- Murray, J. D.** (2003a). *Mathematical Biology I: An introduction* (3rd edición). Berlin: Springer-Verlag.
- Murray, J. D.** (2003b). *Mathematical Biology II: Spatial models and biomedical applications* (3rd edición). Berlin: Springer-Verlag.
- Nagao, R., Epstein, I., Gonzalez, E. R., & Varela, H.** (2008). Temperature (over) compensation in an oscillatory surface reaction. *The Journal of Physical Chemistry A*. **20**: 4617-4624. <http://doi.org/10.1021/jp801361j>
- Nagao, R., Epstein, I. R., & Dolnik, M.** (2013). Forcing of Turing Patterns in the Chlorine Dioxide – Iodine – Malonic Acid Reaction with Strong Visible Light. *The Journal of Physical Chemistry*. **117**: 9120-9126. <https://doi.org/10.1021/jp4073069>
- Nagao, R., & Varela, H.** (2016). Turing patterns in chemical systems. *Química Nova*, **4**: 474-485. <https://doi.org/10.5935/0100-4042.20160026>
- Nakouzi, E., & Steinbock, O.** (2016). Self-organization in precipitation reactions far from the equilibrium. *Science Advances*, **2** (8): e1601144-e1601144. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601144>
- Needham, J.** (1935). *Chemical Embryology*. *Annuals Reviews of Biochemistry*. **4**: 449-469.

- Nicolis, G., & Prigogine, I.** (1977). *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems*. New York: John Wiley & Sons.
- Nogueira, P. A., Batista, B. C., Faria, R. B., & Varela, H.** (2014). The effect of temperature on the dynamics of a homogeneous oscillatory system operated in batch and under flow. *RSC Advances*, **4**: 30412-30421. <https://doi.org/10.1039/C4RA03539A>
- Ohtsuka, Y., Seki, T., & Takeoka, Y.** (2015). Thermally Tunable Hydrogels Displaying Angle-Independent Structural Colors. *Angewandte Chemie*, **127**: 15588-15593. <https://doi.org/10.1002/ange.201507503>
- Onsager, L.** (1931). Reciprocal relations in irreversible processes I. *Physical Review*, **37**: 405-426.
- Pearson, J. E.** (1993). Complex patterns in a simple system. *Science (New York, N.Y.)*, **261**: 189-92. <https://doi.org/10.1126/science.261.5118.189>
- Peña Pellicer, B.** (2002). Inestabilidades de Turing en Sistemas de Reacción-Difusión. Universidad de Navarra, Pamplona.
- Prigogine, I.** (1967). *Thermodynamics of irreversible processes*. Nueva York: John Wiley & Sons.
- Pullela, S. R., Cristancho, D., He, P., Luo, D., Hall, K. R., & Cheng, Z.** (2009). Temperature dependence of the Oregonator model for the Belousov-Zhabotinsky reaction. *Physical Chemistry Chemical Physics : PCCP*, **11**: 4236-4243. <https://doi.org/10.1039/b820464k>
- Reis, A. H.** (2006). Constructal Theory: From Engineering to Physics, and How Flow Systems Develop Shape and Structure. *Applied Mechanics Reviews*, **59**: 269. <https://doi.org/10.1115/1.2204075>
- Rod, V., & Vacek, V.** (1986). Diffusion coefficients of potassium chromate and dichromate in water at 25°C. *Collection of Czechoslovak Chemical Communications*, **7**: 1403-1406. <https://doi.org/10.1135/cccc19861403>
- Rommelaere, J., & Hiernaux, J.** (1975). Model for the positional differentiation of the cap in *Acetabularia*. *BioSystems*, **7**: 250-258. [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(75\)90032-5](https://doi.org/10.1016/0303-2647(75)90032-5)
- Sandakhchiev, L. S., Puchkova, L. I., Pikalov, A. V., Khristolubova, N. B., & Kiseleva, E. V.** (1972). Subcellular Localization of Morphogenetic Factors in Anucleate *Acetabularia* At the Stages of Genetic Information Transfer and Expression. *Biology and Radiobiology of Anucleate Systems*, 297-320. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-115002-0.50019-1>
- Satnoianu, R. A., Menzinger, M., & Maini, P. K.** (2010). Turing instabilities in general systems. *Journal of Mathematical Biology*, **41**: 493-512. <https://doi.org/10.1007/s002850000056>
- Schwarzenberger, K., Köllner, T., Linde, H., Boeck, T., Odenbach, S., & Eckert, K.** (2014). Pattern formation and mass transfer under stationary solutal Marangoni instability. *Advances in Colloid and Interface Science*, **206**: 344-71. <https://doi.org/10.1016/j.cis.2013.10.003>
- Sel'kov, E. E.** (1968). Self-Oscillations in Glycolysis I. A Simple Kinetic Model. *European Journal of Biochemistry*, **4**: 79-86. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1968.tb00175.x>
- Serna, H.** (2016). Evaluación termodinámica de patrones morfológicos estacionarios en sistemas de reacción-difusión no isotérmicos. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Serna, H., Muñuzuri, A. P., & Barragán, D.** (2017). Thermodynamic and morphological characterization of Turing patterns in non-isothermal reaction-diffusion systems. *Phys. Chem. Chem. Phys.* **19**: 14401-14411 <https://doi.org/10.1039/C7CP00543A>
- Simakov, D. S. A., & Pérez-Mercader, J.** (2013). Noise induced oscillations and coherence resonance in a generic model of the nonisothermal chemical oscillator. *Scientific Reports*, **3** (2404): 1-10. <https://doi.org/10.1038/srep02404>
- Solomon, E. P., Berg, L. R., & Martin, D. W.** (2013). *Biología*. México D. F.: Cengage Learning.
- Strogatz, S. H.** (2001). *Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications To Physics, Biology, Chemistry, And Engineering*. Westview Press.
- Teyssier, J., Saenko, S. V., Van der Marel, D., & Milinkovitch, M. C.** (2015). Photonic crystals cause active colour change in chameleons. *Nature Communications*, **6** (6368): 1-7. <https://doi.org/10.1038/ncomms7368>
- Tropea, C., & Bleckmann, H.** (2012). Nature-Inspired Fluid Mechanics. In *Nature-Inspired Fluid Mechanics: Results of the DFG Priority Programme 1207* (p. 101). Springer Science & Business Media.
- Turing, A.** (1952). The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **237**: 37-72.
- Walish, J. J., Kang, Y., Mickiewicz, R. A., & Thomas, E. L.** (2009). Bioinspired electrochemically tunable block copolymer full color pixels. *Advanced Materials*, **21**: 3078-3081. <https://doi.org/10.1002/adma.200900067>
- Walliser, R. M., Boudoire, F., Orosz, E., Tóth, R., Braun, A., Constable, E. C., ... Lagzi, I.** (2015). Growth of nanoparticles and microparticles by controlled reaction-diffusion processes. *Langmuir*, **31**: 828-1834. <https://doi.org/10.1021/la504123k>
- Walton, B. M., & Bennet, A. F.** (1993). Temperature-dependent color change in Kenyan chameleons. *Physiological Zoology*, **66**: 270-287. <https://doi.org/10.1086/physzool.66.2.30163690>
- Werz, G.** (1974). Fine-structural aspects of morphogenesis in *Acetabularia*. *International Review of Cytology*, **38**: 319-367. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)60929-8](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)60929-8)
- Xia, F., & Jiang, L.** (2008). Bio-inspired, smart, multiscale interfacial materials. *Advanced Materials*, **20**: 2842-2858. <https://doi.org/10.1002/adma.200800836>
- Yeh, H., & Wills, G. B.** (1970). Diffusion coefficient of sodium nitrate in aqueous solution at 25°C as a function of concentration from 0.1 to 1.0M. *Journal of Chemical and Engineering*, **1**: 187-189. <https://doi.org/10.1021/jc60044a025>
- Zhabotinsky, A. M., & Zaikin, A. N.** (1970). Concentration Wave Propagation in Two-dimensional Liquid-phase Self-oscillating System. *Nature*, **225**: 535-537.

Effect of particle size and oxidant concentration in the yield of humic acids from mineral coal using response surface methodology

Adolfo A. Pájaro-Payares¹, Eduardo A. Espinosa-Fuentes², Fredy Colpas-Castillo¹, Johana Rodríguez-Ruiz³,
Roberto Fernández-Maestre¹, Edgardo Meza-Fuentes^{1,*}

¹ Universidad de Cartagena, Campus San Pablo, Cartagena, Colombia

² Corporación Universidad de la Costa, Barranquilla, Colombia

³ SENA-Centro para la Industria Petroquímica, Cartagena, Colombia

Abstract

Humic acids are produced by decomposition of organic soil material and from oxidation of mineral coals. In this study, the effect of oxidation and the yield of humic acids extracted from a sample of Colombian mineral coal were studied by response surface methodology (RSM). The variables used were: particle size (0.063, 0.106 and 0.150 mm), concentration of the oxidizing agent (KMnO₄: 0.010, 0.020 and 0.050 M) and oxidation time (30, 60 and 90 minutes). The degree of oxidation was verified by infrared spectroscopy. Oxidation increased oxygen groups in the carbonaceous matrix, mainly due to oxidation of aliphatic components. Extraction yields above 24% were obtained with 0.063 mm particle size and 0.020 M KMnO₄. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: bituminous coal; humic acids; oxidation process; surface response; factorial design.

Efecto del tamaño de partícula y la concentración del oxidante en el rendimiento de ácidos húmicos obtenidos de carbón mineral proveniente de Colombia usando la metodología de superficie de respuesta

Resumen

Los ácidos húmicos se producen por la descomposición de la materia orgánica de los suelos y por la oxidación de carbones minerales. En este estudio se analizó mediante superficies de respuesta el efecto de la oxidación en la extracción de ácidos húmicos de un carbón colombiano. Las variables de oxidación estudiadas fueron las siguientes: tamaño de partícula (0,063, 0,106 y 0,150 mm), concentración del agente oxidante (permanganato de potasio (KMnO₄): 0,010, 0,020 y 0,050 M) y tiempo de oxidación (30, 60 and 90 minutos). El grado de oxidación se verificó con espectroscopia infrarroja. La oxidación incrementó los grupos oxigenados en la matriz carbonácea debido, principalmente, a la oxidación de componentes alifáticos. Se obtuvieron porcentajes de extracción superiores a 24 % al usar partículas de 0,063 mm y KMnO₄ con 0,020 M. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: carbon bituminoso; ácidos húmicos; oxidación; superficie de respuesta; diseño factorial.

Introduction

Humic substances are essential components of soil and natural waters produced by chemical and biological decomposition of animal and vegetal materials. These compounds are widely distributed in soils in the form of amorphous and colloidal solids in combination with the rest of the organic matter, and in water sources forming micelles due to their amphiphilic character (Maccarthy, 2001; Gomes, *et al.*, 2016; Zhang, *et al.*, 2017, Klučáková & Věžníková, 2017).

The main humic substances can be classified as fulvic acids, humic acids and humins. Separation methods of humic compounds depend on their solubility in acid or basic media. Humic acids are insoluble in acids and soluble at neutral and alkaline pH, fulvic acids are soluble at any pH and in water, and humins are insoluble in any medium. Humic acids are traditionally described as aggregates of macromolecules

with high molecular weight (1,500 to 500,000 Da) (Gomes, *et al.*, 2016; Raposo, *et al.*, 2017). They have several oxygenated functionalities as carboxylic, phenolic, enolic, hydroxyl, quinone, sugars and peptide groups (Jones & Bryan, 1998; Kumada, 1987; Kawasaki, *et al.*, 2008; Yang, *et al.*, 2015), which give them a hydrophilic character, and aliphatic and aromatic groups that confer them hydrophobic characteristics (Gomes, *et al.*, 2016). Recent studies indicate that humic acids are constituted by supramolecular clusters formed by the assembly of bio-molecules through chemical bonds such as hydrogen bonds, and hydrophobic and Van der Waals interactions (Nebbio & Piccolo, 2012).

*Corresponding autor:

Edgardo Meza-Fuentes, emezaf@unicartagena.edu.co

Received: May 8, 2017

Accepted: August 31, 2017

The amount and type of chemical functionalities of humic substances depend on the genesis conditions: weather, time of formation, the starting material and biological conditions (Stevenson, 1994). The structure of humic acids obtained from coals depends markedly on the geological formation process and the region of the coal reservoir. The chemical properties of humic acids depend mainly on the carboxylic and phenolic groups, which are deprotonated in alkaline medium. This deprotonation generates negative charges that increase the repulsion between charged groups, stretch the molecular aggregates and increase the solubility of the humic acids due to the increase of their polar character, which also improves the exchange capacity of the groups on the surface of the macromolecules with cations of the medium (Gomes, *et al.*, 2016).

Humic acids are important for the nutrition of plants because they contribute to retention of nutrients and water, they are a growth medium of microorganisms, and slowly release the main elements for the nutrition of plants. Among the most outstanding applications of humic acids are fertilization, retention of metals, pollution remediation by removal of toxic substances from aqueous effluents, and applications in the medical, pharmaceutical and cosmetics areas (Simeoni, *et al.*, 2003; Klučáková & Kalina, 2015; Liang, *et al.*, 2011; Shaker & Albishri, 2014; Martínez-Fernández, *et al.*, 2014; Tejada-Agredano, *et al.*, 2104; Tang, *et al.*, 2017; Saldaña, *et al.*, 2017; Rashid, *et al.*, 2017).

A great source of humic compounds are low rank mineral coals (lignites) and oxidized bituminous coals (Espinosa-Fuentes, *et al.*, 2017). The structure of this type of compounds consists of polycondensed aromatic rings linked through bridges of the alkylene-, ether- or ester-like bonds. These aromatic structures are also linked to carboxylic and phenolic groups and to aliphatic chains (Kurková, *et al.*, 2004). Due to environmental problems of the energy applications of coal it is important to find alternative uses for low-grade coals, such as production of activated carbon, building materials, carbon fibers and humic acids for soil fertilization and remediation (Kwiatkowska, *et al.*, 2008).

When fossil coals are subjected to mild oxidation reactions a partial degradation of the organic matter occurs, leading to an increasing number of functionalities containing oxygen, such as phenolic and carboxylic groups (Van Krevelen, 1993; Taraba, 1990). This increases the yield of humic acids in the coals, also leading to higher extraction yields of these materials (Skybová, *et al.*, 2007; Lobartini, *et al.*, 1992). Coal oxidation processes are usually carried out with air at moderate temperatures or dilute solutions of H₂O₂, HNO₃ or KMnO₄, in order to maximize the degree of formation of carboxylic and phenolic groups and minimize the decomposition of the organic matter to CO₂.

In this work, we used coal from El Cerrejón mine in Colombia. This mine produces about 32 MT of coal annually and generates more than 12,000 jobs, and it is one of the largest and most important companies in the country.

Most of this coal is for energy production, which generates large emissions of polluting gases such as carbon dioxide and sulfur compounds. For this reason, it is important to give this mineral an alternative use as a source of humic acids for the nutrient enrichment of soils and the production of CO₂-collecting biomass. To achieve this objective first it was necessary to know the effect of the concentration of KMnO₄ and particle size on the oxidation and yield of humic substances. KMnO₄ is a low cost and easy to handle oxidant and the particle size can be quickly obtained with easily accessible instruments such as ball or screw mills. The experiments were planned with a type 3³⁻¹ fractional factorial design and RSM to minimize the number of experiments and the cost of the research (Anillo-Correa, *et al.*, 2013; Calemma, *et al.*, 1994; Barros, *et al.*, 1996; Morgenthaler & Schumacher, 1999).

Materials and methods

A sample of coal (200 g) was demineralized with 0.5 M hydrochloric acid, and then it was washed with deionized water up to a conductivity value of 0.05 σ S/cm⁻¹. Samples were stored in portions of 5 g. To increase the humic acids content, the demineralized sample was oxidized with aqueous solutions of KMnO₄ at room temperature using 100 mL of solution for each 5 g of coal. The coal samples were extracted from El Cerrejón mine, Colombia.

To optimize and minimize the number of experiments, a fractional factorial design 3³⁻¹ was used (Table 1). The experimental variables and ranges used were particle size (0.063, 0.106 and 0.150 mm), concentration of the oxidizing agent (0.01, 0.02 and 0.05 M) and oxidation time (30, 60 and 90 minutes).

Humic substances were separated from the reaction mixture using a 0.1 M solution of potassium hydroxide, 160 mL per each 5 g of sample; the extractions were performed with portions of 20 mL of KOH solution for 30 minutes at 200 rpm and the resulting solutions were then filtered to remove coal residues. To precipitate humic acids, an excess of 0.2 M

Table 1. Fractional factorial design 3³⁻¹ and values of experimental variables used for the oxidation of coal

Experiment	Particle size		Concentration		Time (min)	
	(mm)		(M)			
1	-1	0.063	-1	0.01	-1	30
2	-1	0.063	0	0.02	1	90
3	-1	0.063	1	0.05	0	60
4	0	0.106	-1	0.01	1	90
5	0	0.106	0	0.02	0	60
6	0	0.106	1	0.05	-1	30
7	1	0.150	-1	0.01	0	60
8	1	0.150	0	0.02	-1	30
9	1	0.150	1	0.05	1	90

HCl solution was added. The product was filtered after 24 hours and washed with distilled water. These products were dried at 40 °C for 24 hours and then weighed, in order to calculate the extraction yield of humic acids. The process was performed in triplicate.

The Colombian coal sample was characterized by elemental analysis (carbon, nitrogen, hydrogen, sulfur and oxygen), thermogravimetric analysis (TGA), differential scanning calorimetry (DSC) and Fourier transform infrared spectroscopy (FTIR). The humic acid samples were characterized by FTIR to study the effect of the oxidation on the chemical characteristics of coal under different conditions. Elemental analysis was performed on a LECO Model 200CS instrument. For this analysis, 300 mg of sample were submitted to a combustion process in oxygen atmosphere at 1,350 °C and the resulting gases were analyzed with an infrared detector. TGA and DSC were performed on a TA instrument Model Q600 SDT in the 50-1,000 °C range under an air flow of 50 mL min⁻¹. DTG profile was obtained from the derivative of the TGA curve as a function of temperature. Infrared spectra were performed on a Shimadzu spectrometer, IR-Affinity model. For IR analyses, samples were dispersed in potassium bromide and subsequently pressed into tablets that were analyzed in the 4000- 400 cm⁻¹ region. The yield of humic acids (Equation 1) was calculated from the mass extracted (HA mass) and initial mass of coal (OC mass).

$$[\text{HA mass/OC mass}] \times 100 \quad (\text{Equation 1})$$

The aliphatic/aromatic (Al/Ar), carbonyl/aliphatic (C=O/Al) and carbonyl/aromatic components (C=O/Ar) ratios observed by infrared spectroscopy were calculated using the ratios of integrated areas of the deconvoluted bands (Butozova, *et al.*, 1998; Rios, *et al.*, 2017), allocated to the aliphatic (3000-2800 cm⁻¹), carbonyl (1700 cm⁻¹) and aromatic (1600 cm⁻¹) components using Lorentzian functions in the QtiPlot software. The influence of the independent experimental variables in the Al/Ar, C=O/Al, and C=O/Ar ratios in oxidized coal and humic acids, as well as the extraction yields of humic acid, were observed through response surface plots in terms of particle size, concentration of oxidizing agent and oxidation time. In this study, the response surfaces were generated from a data matrix obtained with Renka-Cline algorithms (Renka & Cline, 1984) using the regular values of two independent variables (x, y) related to the dependent variable or response (z) of the factorial design, in this case, Al/Ar, C=O/Al, and C=O/Ar ratios, and the yield of humic acids.

Samples were coded according to the number assigned to the experiments generated by the 3³⁻¹ factorial design; the

coal oxidized in different conditions was designated by OCY where Y is the condition of the experiment number shown in table 1. The humic acid code used was HAY, where Y corresponds to the conditions used in the oxidation of coal from which the respective humic acids were extracted, except for AH-0.063, AH-0.106 and AH-0.150 samples, which were extracted from unoxidized coal samples, previously ground and sieved to particle sizes of 0.063, 0.106 and 0.150 mm.

Results and discussion

The elemental analysis of the coal (Table 2) showed a high content of carbon (76.1%), characteristic of a bituminous coal (Wood, *et al.*, 1983). The coal also had a low amount of sulfur (0.46%), which makes it optimal for different applications such as energy generation (Gonsalvesh, *et al.*, 2012; Wijaya & Zhang, 2012). The coal oxygen content (16.9%) was low, which is related to the bituminous rank of the coal.

The TGA and DTG curves shown in figure 1 provide information on the degree of oxidation of coal. An initial mass loss was observed at 100-200 °C due to the evaporation of water physisorbed in the coal surface. A thermodynamic change was also observed in the DTG curve at 161°C, where a phenolic decomposition occurred (Versan-Kok, 2001; 2012). The second mass loss was observed at around 466 °C, where the carbonization started due to the release of carbon dioxide and water, combustion products of the carbonaceous material. At 550 °C, the main mass loss began, observed in the DTG at 582 °C. This significant mass loss occurs due to various chemical reactions, including formation of liquid and gaseous products, volatilization and combustion of fixed carbon. In this region, methane, carbon monoxide, carbon dioxide, aromatic compounds and other aliphatic compounds with low molecular mass are formed (Versan-Kok, 2012).

The DSC curve showed peaks related to coal combustion and other coal reactions; peaks related to water loss were not observed. The first peak, at approximately 459 °C, represented an exothermic change and emitted 1833 J g⁻¹, while in the second reaction zone, at 611 °C, it emitted 11301 J g⁻¹. The endothermic peak appearing above 1,000 °C was due to the fusion of ash from coal combustion.

In the FTIR spectrum of coal bituminous (Figure 2), a band at 1.600 cm⁻¹ related to the stretching vibration of C=C aromatic bond was observed (Skybová, *et al.*, 2007; Lobartini, *et al.*, 1992). Although coals have aromatic rings in the chemical structure, the band at 3,040 cm⁻¹ was not present, which indicated that aromatic structures in the coal had a high degree of condensation and substitutions. The

Table 2. Characteristics of the unoxidized coal

Sample	C (%)	H (%)	O (%)	N (%)	S (%)	Moisture (%)	Ash (%)	Volatile matter (%)
Unoxidized coal	76.1	4.4	16.9	2.1	0.46	8.8	2.3	35.9

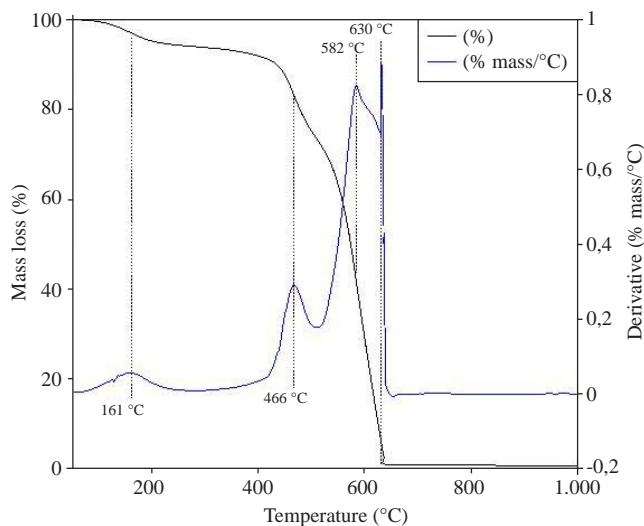


Figure 1. Mass loss and derivative curves of coal from El Cerrejón mine, Colombia

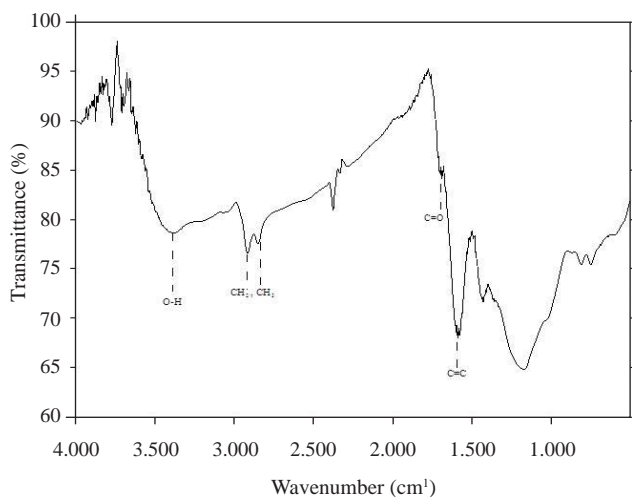


Figure 2. FT infrared spectrum of bituminous coal from El Cerrejón mine, Colombia

C-H stretching bands of aliphatic groups (CH_2 , CH_3) were observed at 2,846 and 2,920 cm^{-1} , due to terminal or internal aliphatic chains in the condensed aromatic structures.

In the FTIR spectrum, a carbonyl band with low intensity (1,700 cm^{-1}) was also observed, as well as a broad band centered at 3,400 cm^{-1} , corresponding to O-H stretches of carboxyl and/or phenol groups, and another at 3,700 cm^{-1} for the amide group (Brunetti, et al., 2007).

Oxidized Coal. In the spectra of the oxidized coals (Figure 3), we observed a wide band centered at 3,400 cm^{-1} due to stretching vibrations of OH groups in physisorbed water and carboxylic and phenolic groups. In addition, other bands centered at 2,914 and 2,838 cm^{-1} were caused by stretching of aliphatic groups (CH_2 , CH_3). In the case of bands associated with aliphatic groups, the intensity

decreased after oxidation, which indicates that these groups were altered during coal oxidation, favoring the formation of oxygenated groups.

The comparison of the spectra of oxidized and unoxidized coal showed an increase of the C=O stretching band (1,700 cm^{-1}) with respect to the band assigned to C=C (1,600 cm^{-1}), indicating that the oxidation process favored the formation of carboxyl and/or ketone groups in the carbonaceous matrix.

Table 3 shows the ratios of the peak areas of the aliphatic/aromatic groups (3,000-2,800/1,600 cm^{-1}), carbonyl/aliphatic groups (1,700/3,000-2,800 cm^{-1}) and carbonyl/aromatic groups (1,700/1,600 cm^{-1}), calculated from the deconvolution of the bands corresponding to these groups. As an illustration example, figure 4 contains the peaks resulting from the deconvolution of the bands of the functional groups under study for the CO1 oxidized coal.

Most of the Al/Ar values in the oxidized coals were larger than those of the unoxidized coal, suggesting that the oxidation process leads to a higher decomposition/oxidation of the aliphatic coal structure, as it is less affected by the aromatic structures.

The influence of the experimental variables in the C=O/Al ratio is shown in figure 5. In this case, the highest values of the ratio were obtained at intermediate particle size and oxidizing agent concentration (0.106 mm, 0.02 and 0.05M KMnO_4), without a clear dependence on oxidation time. Comparing with the original coal (0.267), an increase of the C=O/Al ratio was observed in all cases, suggesting that oxidation favored the formation of oxygenated groups, which can be formed from the partial oxidation of aliphatic chains or branches in the coal structure.

The effect of oxidation in the aromatic structure of coal determined by the C=O/Ar ratio is shown in figure 6. In this case, an increase in this ratio occurred in most oxidized products, indicating that part of the aromatic structure was oxidized, with formation of oxygenated groups. In this respect, the oxidation with the highest concentration of the oxidizing agent (0.05 M) was favored, suggesting that the harshest conditions are needed to induce oxidation reactions in the aromatic structure of coal.

With respect to the oxidation time, the greatest oxidation of aromatic components occurred in 60 minutes, showing a decrease of the C=O/Ar ratio when time further increased, which suggests that the process may be leading to a greater oxidation, with decomposition of oxygenated groups and CO_2 production, and a lower yield of humic acids.

Humic acids. The FTIR spectra of the humic acids extracted from unoxidized coal at different particle sizes showed the same bands in the region ranging from 4,000 to 2,400 cm^{-1} attributed to OH stretching of phenolic and acid groups (3,400 cm^{-1}), and CH stretching of aliphatic chains or branches (2,914, 2,838 cm^{-1}) (Kwiatkowska, et al., 2008; Calemma, et al., 1994). The coal with 0.063-mm particle size yielded a greater humic acid yield (Table 4) and humic

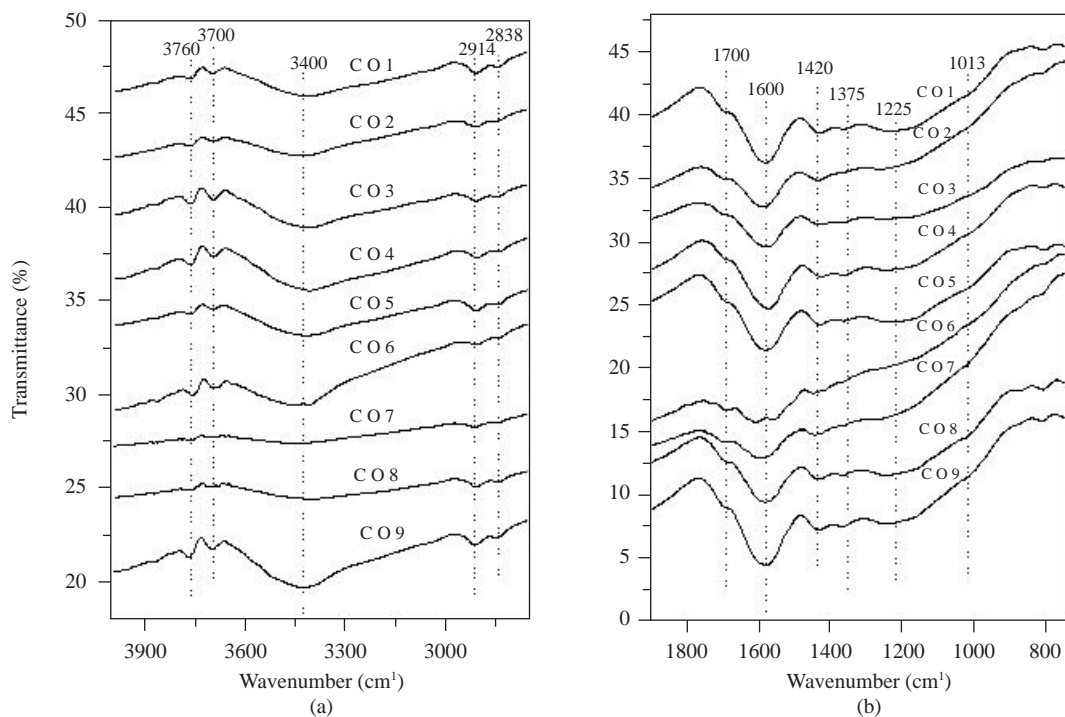


Figure 3. FTIR spectra of oxidized coal at different conditions: (a) in the 4,000-2,750 cm^{-1} and (b) 1,900-7,50 cm^{-1} ranges

Table 3. Ratios of the peak areas of the aliphatic/aromatic (Al/Ar), carbonyl/aliphatic (C=O/Al) and carbonyl/aromatic (C=O/Ar) groups in oxidized coals

Sample	Al/Ar ratio	C=O/Al ratio	C=O/Ar ratio
Unoxidized coal	0.434	0.276	0.120
CO1	0.062	0.610	0.038
CO2	0.035	4.041	0.141
CO3	0.205	1.702	0.235
CO4	0.044	2.887	0.126
CO5	0.030	4.829	0.146
CO6	0.026	5.011	0.130
CO7	0.034	3.941	0.134
CO8	0.042	3.024	0.126
CO9	0.032	3.586	0.116

acids with a larger OH stretching/CH stretching bands ratio when compared to coals with larger particle sizes. The C=O stretching band in the humic acids from unoxidized coal with particle size of 0.106 mm was more symmetric and pronounced. However, the deconvolution of the aromatic, carbonyl and aliphatic bands suggests that a smaller particle size (0.063 mm) favored the formation of humic acids with greater C=O/Ar ratio, while the greater C=O/Al ratio in the extracted humic acids occurred in the coal with intermediate particle size, similarly to that observed in the samples of oxidized coal. This may be related to the specific

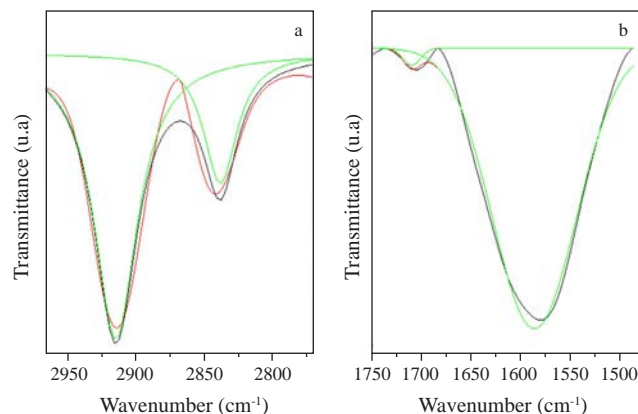


Figure 4. FTIR spectra of CO1 oxidized coal (black line): (a) In the 2,980-2,780 cm^{-1} , and (b) 1,750-1,450 cm^{-1} ranges. The dotted lines correspond to the bands obtained by deconvolution for the carbonyl and aromatic groups. The solid line is the total result of the deconvolution.

surface area which increases with decreasing particle size contributing to oxidation reactions with atmospheric air of the aliphatic component on the surface. The greater surface area exposed by the solid with smallest particles (AH-0.063) also increased the degree of contact between the alkaline solution used to extract the humic acids from coal, which favored the yield of humic acids (Table 4).

Figure 7 shows that the different types of humic acids obtained from coal oxidation originated very similar FTIR spectra, with bands of the carboxylic and phenolic OH

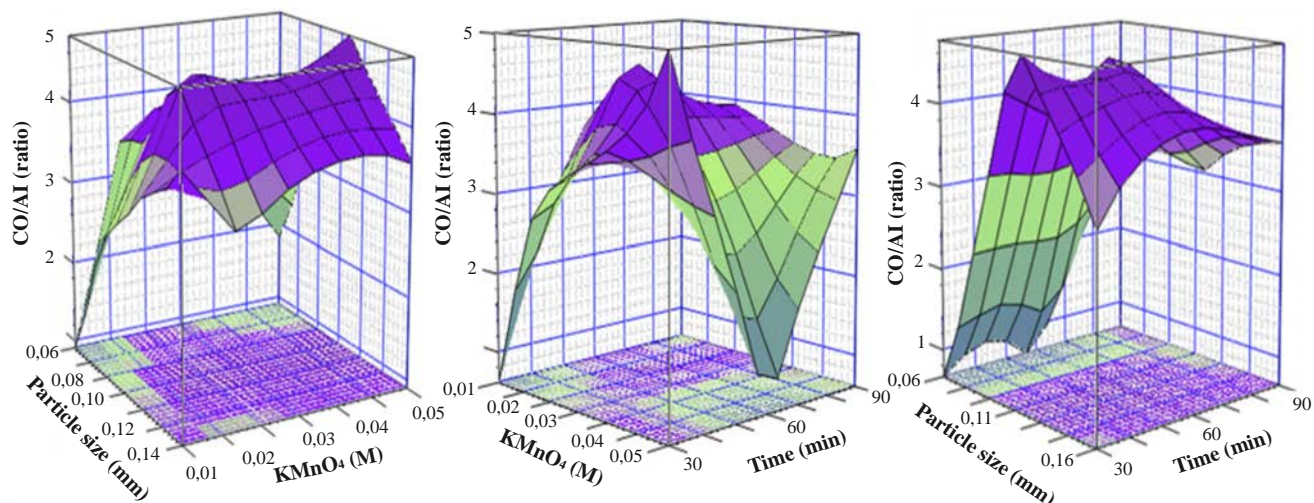


Figure 5. C=O/Al ratio in oxidized coals as a function of the experimental variables used during the oxidation process

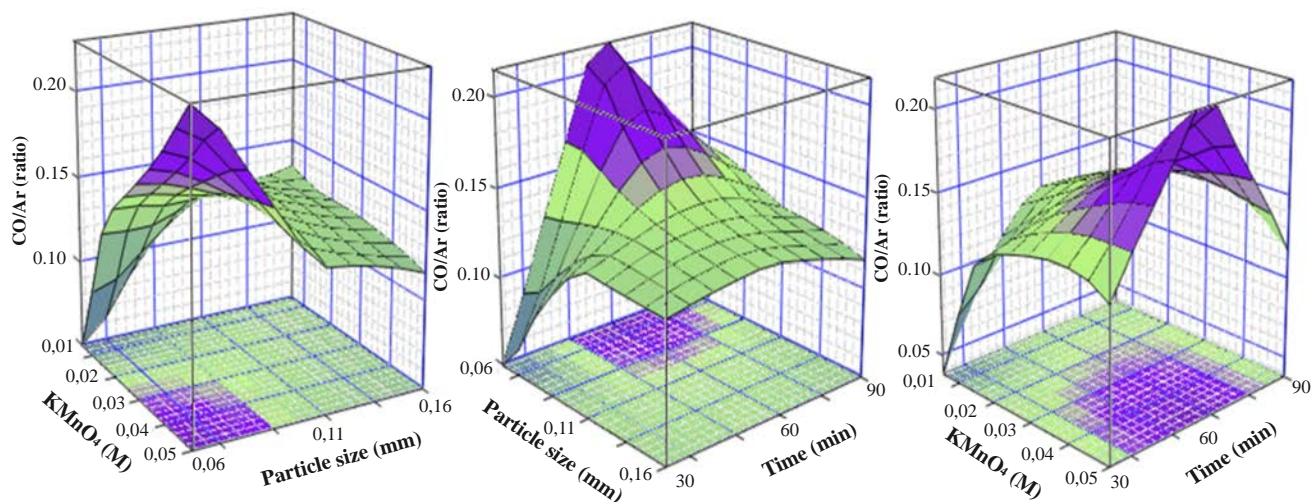


Figure 6. C=O/Ar ratio in oxidized coals as a function of the experimental variables used during the oxidation process

groups at $3,400\text{ cm}^{-1}$, aliphatic CH stretching bands at $2,853$ and $2,923\text{ cm}^{-1}$, as well as other bands attributed to carbonyl groups (carboxylic and/or ketone; $1,700\text{ cm}^{-1}$), aromatic ether (Ar-OR; $1,250\text{-}1,210\text{ cm}^{-1}$), ether (ROR; $1,300\text{-}1,000\text{ cm}^{-1}$) and aromatic stretching bands ($\text{C}=\text{C}$, $1,600\text{ cm}^{-1}$) (Simeoni, *et al.*, 2003; Kurková, *et al.*, 2004; Brunetti, *et al.*, 2007).

Regarding the bands allocated to the aliphatic chains, substantial changes occurred in their shape and intensity, depending on the oxidation conditions used, with a significant reduction in their intensity with oxidation time. According to literature, this is due to oxidation reactions in the aliphatic chains that act as bridges between aromatic structures, giving rise to diverse functional groups (Simeoni, *et al.*, 2003; Brunetti, *et al.*, 2007).

In the case of the Al/Ar ratio (Table 4), the lowest values, which imply plenty aromatic components, were observed in humic acids obtained by reaction in the intermediate

oxidizing agent concentration (0.02 M). The highest C=O/Al and C=O/Ar ratios occurred in the humic acids extracted from coals oxidized at the highest KMnO_4 concentration (0.05 M) indicating a greater amount of oxygenated groups in these products, which makes them more suitable to be used as fertilizers or for removal of heavy metals in water treatment. As shown in table 3, the increase of the C=O/Ar ratio was not as pronounced as that observed in the C=O/Al ratio, suggesting that the samples of oxidized coal with high aromatic content have less humic material.

The response surface in figure 8 shows that the highest yields of humic acids were obtained by oxidation of the samples with smaller particle size (0.063 mm), in the intermediate time (60 min) and the intermediate concentration of the oxidizing agent (0.02 M). The most important factors to increase the content of humic acids by coal oxidation were the contact area between particles (particle size) and the oxidizing solution concentration, achieving extraction yields

Table 4. Ratios of the peak areas of the aliphatic/aromatic (Al/Ar), carbonyl/aliphatic (C=O/Al) and carbonyl/aromatic (C=O/Ar) groups in humic acids extracted and extraction yield from oxidized coals

Sample	Al/Ar ratio	C=O/Al ratio	C=O/Ar ratio	Humic acids ^a
AH-0.063	0.186	8.053	1.500	5.8±0.1
AH-0.106	0.074	16.770	1.233	5.2±0.1
AH-0.150	0.056	18.306	1.095	4.6±0.1
AH1	0.291	3.348	0.973	11.2±0.2
AH2	0.060	15.545	0.937	24.4±0.3
AH3	0.094	17.536	1.642	24.0±0.3
AH4	0.076	12.460	0.947	5.9±0.1
AH5	0.085	15.651	1.335	8.3±0.1
AH6	0.081	20.267	1.647	7.4±0.2
AH7	0.223	6.111	1.362	7.4±0.1
AH8	0.093	9.650	0.898	8.0±0.2
AH9	0.111	16.600	1.835	7.0±0.1

^a: Extraction (%)

above 24% for the 0.063-mm particle size coal. These results are close to those obtained by **Zhiyuan, et al.** (2012) using HNO₃ as an oxidizing agent in the presence of catalysts, and higher than those obtained by **Skybová, et al.** (2017), who used mechanochemical activation of brown coals. Previous studies carried out in our laboratory (**Anillo-Correa, et al.**, 2013) on lignite-type coals allowed to obtain yields higher

than 80%, which was attributed to previous oxidation with air at different temperatures, followed by oxidation with HNO₃ or H₂O₂. In this case, the lowest extraction yield was attributed to the higher degree of maturation of the coal (76.1% of carbon), which has lower content of oxygenated groups than brown coal and lignites.

The extraction yields of humic acids indicate that when the reaction was performed with the largest time (90 minutes) and particle sizes (0.106 and 0.150 mm) the content of humic acids decreased. This may be due to a longer time of interaction between the KMnO₄ solution and the coal, which led to decomposition of the oxygenated groups previously formed. This effect was also evident for all the concentrations of KMnO₄.

Oxidation at intermediate concentrations of KMnO₄ (0.02 M) and smaller and intermediate particle sizes favored the production of carbonyl groups in the structure of humic acids, which increased their extraction yield.

Conclusions

The oxidation process led to increased decomposition and/or oxidation of the aliphatic coal structure; in this case, the bands associated with aliphatic groups decreased after coal oxidation, which indicates that the aliphatic chains or branches were altered, favoring the formation of oxygenated groups. The aromatic structures were less affected and the oxidation with the highest concentration of the oxidizing agent was favored, suggesting that the harshest conditions are needed to induce oxidation reactions in the aromatic structure of coal.

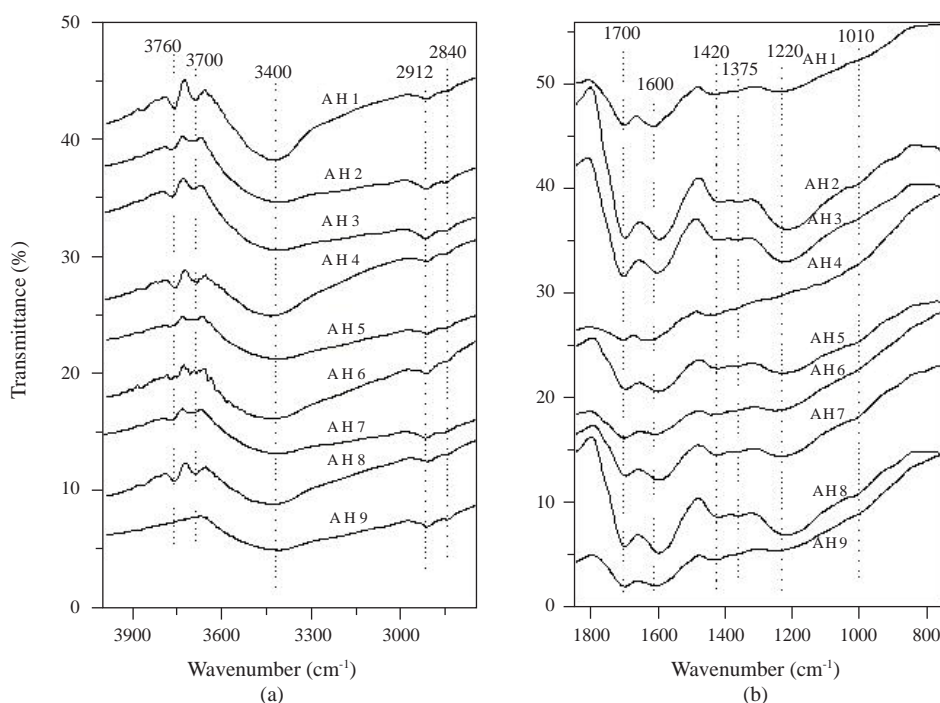


Figure 7. FTIR spectra of humic acids extracted form oxidized coals in the 4,000-2,750 cm⁻¹ (a) and 1,900-750 cm⁻¹ (b) ranges

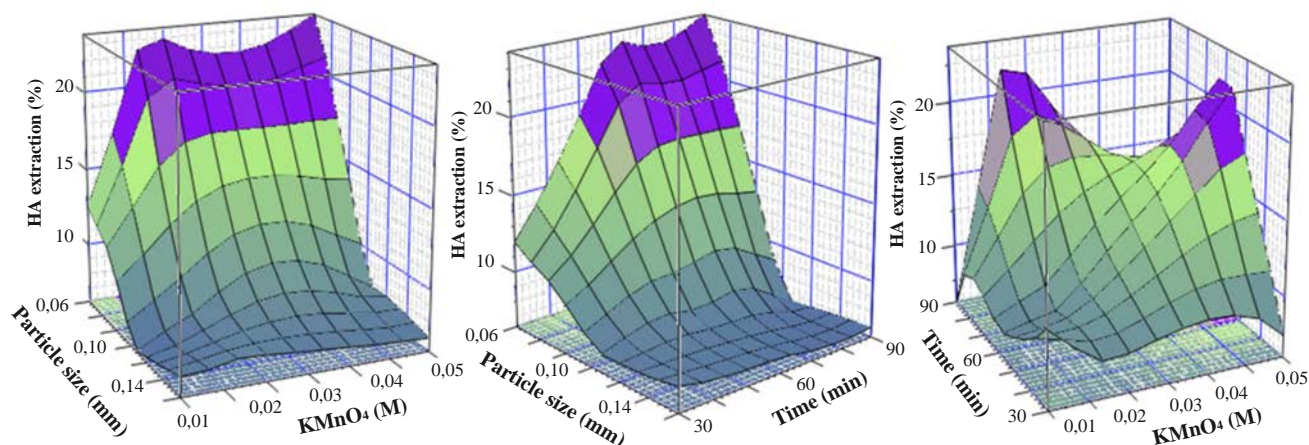


Figure 8. Extraction yield of humic acids form oxidized coals as a function of the experimental variables used during the oxidation process

The humic acids obtained from coal oxidized at different conditions originated FTIR spectra with substantial changes in the shape and intensity of bands allocated to the aliphatic structure due to oxidation reactions in the aliphatic chains that act as bridges between aromatic structures, giving rise to diverse functional groups.

The highest yields of humic acids were obtained by oxidation of the samples with small particle size, and in the intermediate time and concentration of the oxidizing agent (60 min and 0.02 M, respectively). The most important factors to increase the content of humic acids by coal oxidation were the contact area between particles (particle size) and the oxidizing solution concentration, achieving extraction yields above 24% for 0.063-mm particle-size coal. These results are close to those obtained using brown coals and lignite, which suggests that bituminous coals with high carbon content can be used to obtain humic materials using moderate oxidation conditions and easy manipulation, with diluted concentrations of KMnO_4 (0.02 M) and short time periods (60 min).

Contribución de los autores

APP, realizó los experimentos relacionados con la oxidación del carbón, extracción, cuantificación y caracterización de los ácidos húmicos y el análisis de los resultados obtenidos. EEF, asesoró el proyecto y realizó el análisis de los grupos funcionales por espectroscopia infrarroja. FCC, analizó los resultados relacionados con la caracterización del carbón y de los ácidos húmicos obtenidos, participó en la redacción y revisión del artículo. JRR, caracterizó los materiales por las técnicas FTIR, TGA y DSC, elaboró el diseño factorial y la interpretación de las superficies de respuesta. RFL, analizó e interpretó estadísticamente los resultados, participó en la redacción y corrección del artículo. EMF, autor del proyecto de investigación, participó en la interpretación de los resultados y en la elaboración de las superficies de respuesta y en la redacción y revisión del artículo.

Acknowledgments

Universidad de Cartagena and SENA-Centro para la Industria Petroquímica.

Conflict of interest

The authors declares no conflict of interests.

References

- Anillo-Correa, R., Colpas-Castillo, F., Meza-Fuentes, E. (2013). Aumento del contenido de ácidos húmicos en un carbón de bajo rango a través de la oxidación con aire y con peróxido de hidrogeno o ácido nítrico. *Quim. Nova* 2013. **36**: 387-392.
- Barros, B., Scarminio, I., Bruns, E (1996). *Planejamento e Otimização de Experimentos* (Second edition). Edit. Unicamp, Campinas, Brasil. p. 149-296.
- Brunetti, G., Plaza, C., Clapp, C., Senesi, N. (2007). Compositional and functional features of humic acids from organic amendments and amended soils in Minnesota, USA. *Soil. Biol. Biochem.* **39**: 1355-1365.
- Butuzova, L., Krzton, A., Bazarova, O. (1998). Structure and properties of humic acids obtained from thermo-oxidised brown coal. *Fuel*. **77**: 581-584.
- Calemma, V., Iwanski, P., Rausa, R., Girardi, E. (1994). Changes in coal structure accompanying the formation of regenerated humic acids during air oxidation. *Fuel*. **73**: 700-707.
- Espinosa-Fuentes, E., Colpas-Castillo, F., Meza-Fuentes, E. (2017). Estudio teórico de las interacciones de dos modelos de ácidos húmicos con los cationes Al^{3+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Zn^{2+} , K^+ y NH_4^+ a un nivel de cálculo dft y un modelo de solvatación PCM. *Quim. Nova*. **40**: 299-304.
- Gomes de Melo, B., Lopes, F., Andrade, M. (2016). Humic acids: Structural properties and multiple functionalities for novel technological developments. *Mater. Sci. Eng. C*. **62**: 967-974.
- Gonsalvesh, L., Marinov, S., Stefanova, M., Carleer, R., Yperman, J. (2012). Organic sulphur alterations in biodesulphurized low rank coals. *Fuel*. **97**: 489-503.
- Jones, M. & Bryan N. (1998). Colloidal properties of humic substances. *Adv. Colloid. Interface Sci.* **78**: 1-48.

- Kawasaki, S., Maie, N., Kitamura, S., Watanabe, A.** (2008). Effect of organic amendment on amount and chemical characteristics of humic acids in upland field soils. *Eur. J. Soil Sci.* **59**: 1027-1037.
- Klučáková, M. & Kalina, M.** (2015). Diffusivity of Cu(II) ions in humic gels—influence of reactive functional groups of humic acids. *Colloids. Surf., A: Physicochem. Eng. Aspects.* **483**: 162-170.
- Klučáková, M. & Věžníková, K.** (2017). Micro-organization of humic acids in aqueous solutions. *J. Mol. Struct.* **1144**: 30-40.
- Kumada, K.** (1987). *Chemistry of Soil Organic Matter. Developments. Soil. Sci.* **17**: 17-33.
- Kurková, M., Klika, Z., Kliková, C., Havel, J.** (2004). Humic acids from oxidized coals I. Elemental composition, titration curves, heavy metals in HA samples, nuclear magnetic resonance spectra of HAs and infrared spectroscopy. *Chemosphere.* **54**: 1237-1245.
- Kwiatkowska, J., Provenzano, M., Senesi, N.** (2008). Long term effects of a brown coal-based amendment on the properties of soil humic acids. *Geoderma.* **148**: 200-205.
- Liang, L., Lv, J., Luo, L., Zhang, J., Zhang, S.** (2011). Influences of surface-coated fulvic and humic acids on the adsorption of metal cations to SiO₂ nanoparticles. *Colloids. Surf., A: Physicochem. Eng. Aspects.* **389**: 27-32.
- Lobartini, J., Gingle, A., Pape, C., Himmelsbach, D.** (1992). The geochemical nature and agricultural importance of commercial humic matter. *Sci. Total. Environ.* **113**: 1-15.
- MacCarthy, P.** (2001) The principles of humic substances. *Soil Sci.* **166**: 738-751.
- Martínez-Fernández, D., Arco-Lázaro, E., Bernal, M., Clemente, R.** (2014). Comparison of compost and humic fertiliser effects on growth and trace elements accumulation of native plant species in a mine soil phytoremediation experiment. *Ecol. Eng.* **73**: 588-597.
- Morgenthaler, S., Schumacher, M.** (1999). Robust analysis of a response surface design. *Chemometr. Intell. Lab.* **47**: 127-141.
- Nebbioso, A., Piccolo, A.** (2012). Advances in humeomics: Enhanced structural identification of humic molecules after size fractionation of a soil humic acid. *Anal. Chim. Acta.* **720**: 77-90.
- Raposo, J., Villanueva, U., Olivares, M., Madariaga, J.** (2016). Determination of humic substances in sediments by focused ultrasound extraction and ultraviolet visible spectroscopy. *Microchem. J.* **128**: 26-33.
- Rashid, M., Price, N., Gracia, M., O'Shea K.** (2016). Effective removal of phosphate from aqueous solution using humic acid coated magnetite nanoparticles. *Water Res.* **123**: 153-160.
- Renka, R. & Cline, K.** (1984). A triangle-based C¹ interpolation method. *J. Math.* **14**: 223-238.
- Ríos-León, I., Solano-Polo, C., Rodríguez-Ruiz, J., Espinosa-Fuentes, E., Meza Fuentes, E.** (2017). Estudio a través de espectroscopia infrarroja y termogravimetría del efecto de la temperatura en hidrotalcitas de níquel y aluminio. *Dyna.* **84**: 9-16.
- Saldaña-Robles, A. Saldaña-Robles, N. Saldaña-Robles, A.L., Damián-Ascencio, C. Rangel-Hernández, V.H. Guerra-Sánchez, R.** (2017). Arsenic removal from aqueous solutions and the impact of humic and fulvic acids. *J. Clean. Prod.* **159**: 425-431.
- Shaker, M. & Albishri H.** (2014). Dynamics and thermodynamics of toxic metals adsorption onto soil-extracted humic acid. *Chemosphere.* **111**: 587-595.
- Simeoni, M., Batts, B., McRae, C.** (2003). Effect of groundwater fulvic acid on the adsorption of arsenate by ferrihydrite and gibbsite. *Appl. Geochem.* **18**: 1507-1515.
- Skybová, M., Turčániová, L., Čuvanová, S., Zubrik, A., Hredzák, S., Hudymáčová, E.** (2007). Mechanochemical activation of humic acids in the brown coal. *J. Alloy. Compd.* **434**: 842-845.
- Stevenson, F.** (1994). *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions.* First edition. New York: John Wiley & Sons, United States. p. 1-19.
- Tang, K., Escola M., Ooi G., Kaarsholm K., Bester K., Andersen H.** (2017). Influence of humic acid addition on the degradation of pharmaceuticals by biofilms in effluent wastewater. *Int J Hyg Envir Heal.* **220**: 604-610.
- Taraba, B.** (1990). Reversible and irreversible interaction of oxygen with coal using pulse flow calorimetry. *Fuel.* **69**: 1191-1199.
- Tejeda-Agredano, M., Mayer, P., Ortega-Calvo, J.** (2014). The effect of humic acids on biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons depends on the exposure regime. *Environ. Pollut.* **184**: 435-442.
- Van Krevelen D.W.** (1993). *Coal: Typology–Physics–Chemistry–Constitution.* Edit. Elsevier, Amsterdam. p. 249-292.
- Versan-Kok, M.** (2001). An Investigation into the combustion curves of lignites. *J. Thermal. Anal. Calorimetry.* **64**: 1319-1323.
- Versan-Kok, M.** (2012). Simultaneous thermogravimetry–calorimetry study on the combustion of coal samples: Effect of heating rate. *Energy. Convers. Manage.* **53**: 40-44.
- Wijaya, N. & Zhang, L.** (2012). Generation of ultra-clean fuel from Victorian brown coal–Synchrotron XANES study on the evolution of sulphur in Victorian brown coal upon hydrothermal upgrading treatment and thermal pyrolysis. *Fuel.* **99**: 217-225.
- Wood, G., Kehn, T., Carter, M., Culbertson, W.** (1983). *Coal Resource Classification System of the U.S. Geological Survey, Geological Survey: Denver, United States.*
- Yang, K., Miao, G., Wu, W., Lin, D., Pan, B., Wu, F., Xing, B.** (2015). Sorption of Cu²⁺ on humic acids sequentially extracted from a sediment. *Chemosphere.* **138**: 657-663.
- Zhang, S., Yuan, L., Li, W., Lin, Z., Li, Y., Hu, S., Zhao B.** (2017). Characterization of pH-fractionated humic acids derived from Chinese weathered coal. *Chemosphere.* **166**: 334-342.
- Zhiyuan, Y., Liang, G., Pan, R.** (2012). Preparation of nitric humic acid by catalytic oxidation from Guizhou coal with catalysts. *Int. J. Mining. Sci. Tech.* **22**: 75-78.

Los inicios de la meteorología de Gustav Hellmann

Aura Lucía Prieto-Wilches, Sergio Bolaños-Cuéllar, Joaquín Pelkowski*

Facultad de Ciencias Humanas, Departamento de Lenguas Extranjeras y Facultad de Ciencias,
Departamento de Geociencias Universidad Nacional de Colombia

Resumen

Son muy escasas, por no decir inexistentes, las exposiciones en castellano del desarrollo histórico de la meteorología como saber milenario acerca de los procesos que tienen lugar „en lo alto“ (ta meteora). Ni siquiera se dispone de traducciones de las mejores sinopsis que se han escrito en otros idiomas. El padre de la historiografía de la meteorología, Gustav Hellmann, entre sus varias contribuciones imperecederas a la historia de la meteorología, publicó un ensayo en inglés, y luego en alemán, de cómo evolucionó el saber meteorológico en su fase precientífica. Ofrecemos al lector hispanohablante la traducción, con algunas notas, de ese ensayo clásico sobre el desarrollo de la meteorología, desde las épocas babilónicas hasta el comienzo de la Revolución Científica, cuando se crearon los medios instrumentales para cuantificar los procesos atmosféricos. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras clave: Historia de la meteorología; Parapegmas; Astrometeorología; Proverbios meteorológicos.

The dawn of meteorology

Abstract

Very little has been written in Spanish about the evolution of meteorology as a corpus of knowledge about the processes taking place „aloft“. Not even the few good historical surveys in other languages have found translators into Spanish. The father of meteorological historiography, Gustav Hellmann, among his many lasting contributions to the history of meteorology, published, first in English, then in German, an essay about how the wisdom of meteorological ideas evolved in the prescientific phase. We offer the Spanish-speaking reader a translation, with a few notes, of that classic essay on how meteorology came to be developed, from Babilonian times to the Scientific Revolution, when instruments were devised that allowed quantification of atmospheric processes. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: History of meteorology; Parapegmata; Astrometeorology; Weather proverbs.

Introducción

La meteorología es un cuerpo de conocimientos sobre los procesos atmosféricos. Como tal, tiene una historia cuyos remotos inicios se desdibujan en la penumbra del nacimiento de las antiguas culturas del mundo. Su larga historia ha sido esbozada en algunas pocas obras, no más de media docena, sobre todo en alemán e inglés (una siendo una traducción del ruso), con sendas obras panorámicas en francés e italiano. En español no conozco ninguna, ni siquiera traducida. Claro está que las hay, aquellas obras monográficas sobre ciertos temas limitados con relación a la meteorología (por ejemplo, los graniceros mexicanos, y la meteorología chibcha). Pero en términos generales, es notable el hecho de que, comparada con otras ciencias, la meteorología no disponga de una nutrida selección de historias como es el caso en física y matemáticas, o química e hidrología.

El ensayo sobre el desarrollo de la meteorología hasta la invención de los instrumentos meteorológicos en el siglo XVII que ofrecemos al lector de habla hispana a continuación,

en su primera traducción al castellano, pese a que ya tiene más de un siglo de existencia, no ha perdido su actualidad. Al contrario, Las publicaciones sobre la meteorología antigua y medieval no han hecho sino multiplicarse en las últimas décadas.

A iniciativa de Aura Lucía Prieto, en búsqueda de un tema meteorológico para una traducción como tesis de grado, propuse el ensayo de Hellmann que se ofrece a continuación, por ser de interés para una comunidad creciente de meteorólogos hispanohablantes.

Como la información sobre la vida y obra de Gustav Hellmann es escasa en cualquier idioma, no estará de más anteponer una semblanza de uno de los primeros meteorólogos de “pura cepa”.

*Correspondencia:

Joaquín Pelkowski, jo-ellen.pelkowski@t-online.de

Recibido: 21 de septiembre de 2017

Aceptado: 30 de septiembre de 2017

Gustav Hellmann nace en 1854, en la ciudad de Löwen, Silesia, en una provincia que en ese entonces era prusiana y hoy es una región al oeste de Polonia. Cursa sus estudios en la capital de Silesia, Breslavia, en Berlín y Gotinga. Tenía el don de las lenguas, y si no se decantó por la filología clásica, en boga en esa época y esa zona, fue gracias a unas conferencias públicas, pronunciadas regularmente en Berlín por el físico-meteorólogo Heinrich Wilhelm Dove (1803-1879), quien fuera elogiado a su muerte por algunos colegas y diarios como el padre de la meteorología moderna. Su “ley de la tempestad” era bien conocida por los meteorólogos decimonónicos. A diferencia de los físicos o químicos que se dedicaban a la meteorología, y en una época en que no existía la meteorología como rama independiente de las ciencias, Hellmann siempre se sintió como un meteorólogo de incontaminada vocación. Una vez graduado, emprende una gira de formación profesional en distintos países, incluyendo España. En San Petersburgo, en el renombrado observatorio geofísico central, colabora, sin remuneración, con el climatólogo y diseñador de instrumentos suizo Heinrich Wild (1833-1902), gran aficionado a la precisión de las medidas e instrumentos meteorológicos. Se convirtió en el modelo cuyo ejemplo Hellmann buscaba emular en adelante.

Entra a trabajar como asistente en el Instituto Prusiano de Meteorología en 1879. Tras la muerte del director Dove, y la muerte prematura del sucesor, Hellmann es nombrado director provisional en 1882, cargo que desempeñó con destreza hasta 1885, cuando el físico Wilhelm von Bezold (1837-1907) es nombrado oficialmente director. Von Bezold era físico, volcado a regañadientes hacia la meteorología. En su capacidad de meteorólogo funda la termodinámica atmosférica como la conocemos hoy. Sus publicaciones acusan un carácter netamente teórico. Introdujo el término de temperatura potencial, y los conceptos de humedad específica y razón de mezcla, por ejemplo, o de la luz purpúrea del crepúsculo, además de las isobrontas, o líneas de percepción simultánea del trueno en superficie. El instituto es sometido a una reorganización sustancial, quedando Hellmann a cargo del departamento de climatología y meteorología general, así como de la biblioteca. Se encarga de la red de estaciones pluviométricas en tierras prusianas, de mejorar los hábitos de observación, y de desarrollar instrucciones para los observadores. Estima de suma importancia el carácter de un observador metódico y concienzudo, buscando siempre el contacto con éste. En 1929 se acuña una medalla en su honor, para honrar a los observadores sobresalientes y dedicados, pero hasta su discontinuación en 1944 no fueron muchos los recipientes beneméritos. Hellmann diseña un nuevo pluviómetro, entre otros aparatos afines y autorregistradores, aún utilizado en Alemania y en otros países. En 1883 publica un valiosísimo repertorio de la meteorología alemana, un volumen que contiene las contribuciones a la meteorología en países de habla germana, muy útil para el historiador de la meteorología en general.

En el segundo Congreso Meteorológico Internacional de 1879, celebrado en Roma, Hellmann propone a los representantes de varias naciones la elaboración de una bibliografía, por países, con el objetivo de componer una bibliografía universal de la meteorología. Es aprobada la propuesta, pero el plan fracasa, debido a la falta de presupuestos para ello. Sin embargo, Hellmann no se descorazona y decide proceder con la publicación de la ya mencionada bibliografía. En España e Italia también se procede a la creación de bibliografías nacionales, pero solamente en Estados Unidos se publican, con mínimos recursos, cuatro tomos deleznable que han servido de base a una bibliografía reciente, editada en inglés.

En 1883 Hellmann hace parte del comité fundador de la sociedad alemana de meteorología, de la cual fue presidente entre 1907 y 1923. Su charla de inauguración en la presidencia, sobre los inicios de la meteorología –la que ofrecemos a continuación– se publica el año de 1908, en alemán e inglés.

La revista de la sociedad meteorológica alemana, que arranca en 1884, fusiona a los dos años de su existencia con la de la sociedad austriaca de meteorología, que había sido creada en 1866. Hasta el fin de la segunda guerra mundial, la *Meteorologische Zeitschrift* fue una de las más prestigiosas revistas de meteorología. Hellmann fue coeditor, junto con Julius von Hann (1839-1921), el más ilustre meteorólogo de Austria en su época, desde 1892 hasta 1907, cuando sucede a von Bezold como director del instituto real prusiano de meteorología, siendo nombrado al mismo tiempo profesor titular de meteorología en la universidad de Berlín. Hellmann reorienta el instituto para servir a los sectores sociales con intereses prácticos. A diferencia de otros servicios meteorológicos, y en concordancia con la política de v. Bezold, no fomentó el servicio de pronosticar el tiempo, pese a la creciente demanda del sector público. Es anecdótico apuntar que compartía la ética del canciller Otto von Bismarck (1815-1898), unificador de Alemania, quien opinaba que una institución estatal no podía quedar en ridículo. En Inglaterra, por ejemplo, FitzRoy (1805-1865), el capitán que timoneó a Charles Darwin en sus periplos científicos se arrojó a realizar pronósticos y alertas de temporales en los años 1859-1865, convencido de la utilidad de tales presagios, actividad que se discontinuó temporalmente tras su suicidio.

Hellmann comienza su larga lista de publicaciones poco antes de 1875. Hasta su jubilación (forzada) casi no hay fascículo de la *Meteorologische Zeitschrift* sin una contribución suya. A partir de su nombramiento en 1912 como miembro de la Academia Prusiana de Ciencias, también publica regularmente en las actas de ésta.

Como climatólogo-geógrafo que era, preparó con sus colaboradores del instituto, extensas obras de climatología, entre las que cabe citar la distribución de las precipitaciones por provincias alemanas, que culmina, en 1906, con tres enjundiosos tomos sobre la lluvia en las llanuras de la

Alemania septentrional. Una extraordinaria creciente del Óder, importante río en Europa Central, en 1888 y 1903, con precipitaciones cataclísmicas, lanza una investigación dirigida por Hellmann sobre la situación meteorológica que acompañó a la segunda, y en 1911 publica con Elsner una magnífica obra detallada sobre la cuestión, con un atlas en folio doble marquilla de mapas sinópticos, y un tomo de texto. Publica memorias sobre varios meteoros, sus distribuciones y explicaciones, así como una clasificación de hidrometeoros, el *Nuevo sistema de hidrometeoros*, en 1915, en gran parte adoptado por la comunidad meteorológica. Ya en 1893 Hellmann había publicado una joya bibliófila, acerca de los „cristales de hielo“, con microfotografías tomadas por Neuhaus, que revelan por primera vez en público la belleza y los detalles de los cristales de hielo, así como el hecho de que ostentan una estructura interna. Es el primer libro sobre el tema, aunque ya había aficionados dedicados a las microfotografías de cristales níveos. Es también muy valiosa por su revisión histórica de aquellos que anteriormente habían observado y dibujado cristales o copos de nieve, que va desde el siglo XV hasta finales del XIX.

Para dar una idea del carácter de los trabajos de Hellmann, nada mejor que darle la palabra a Max Planck (1858-1947), premio Nobel de física por haber establecido la ley de radiación que lleva su nombre, y de paso haber creado la física cuántica. En su función de secretario de la clase fisicomatemática de la Academia Prusiana de Ciencias, comenta en su réplica al discurso de posesión de Hellmann, que las investigaciones de éste "no son realizadas desde un punto de vista dinámico, sino estadístico", añadiendo sagazmente que "sería equivocado pensar que el método estadístico pueda llevarse a un enfrentamiento con el método físico. Más aún, si los indicios no nos engañan, el desarrollo de la rama más reciente de la física —física molecular y atómica— está pujando hacia una concepción estadística, que aspira a entender el nexo causal de los procesos elementales en virtud de la acumulación de fluctuaciones irregulares de sendos eventos". Tras señalar que no había diferencias esenciales de método debidas a las distintas escalas, hace la concesión de que el meteorólogo se encuentra en desventaja con respecto al físico, ya que aquél no puede controlar las condiciones del fenómeno bajo estudio, recalando que, por otro lado, "el meteorólogo se encontraba en la posición venturosa de conocer con todo el detalle posible las leyes elementales que subyacen a los procesos atmosféricos: movimientos del aire, cambios de presión y de temperatura, formación de la precipitación." Sin duda Planck compartía el entusiasmo y optimismo de Vilhelm Bjerknes (1862-1951), padre de la predicción fisicomatemática del tiempo, cuando añadía: "Sin duda es prematuro esperar que algún día se logre, gracias a una combinación de los métodos estadístico y dinámico, en el sentido de los esfuerzos de Vilhelm Bjerknes, el acercamiento al objetivo final de toda investigación meteorológica: el pronóstico del tiempo. Mientras tanto, y durante mucho tiempo más, la meteorología práctica ha de recabar y comparar datos; en este sentido ha sido usted más que nadie, quien ha sentado las bases,

mediante su extenso trabajo sobre las precipitaciones en provincias prusianas, de una climatología ejemplar, incluso para otros países." En cuanto al pronóstico del tiempo, ya hicimos notar que Hellmann lo rechazaba por 'inexacto' y por ser susceptible de seria atención solamente por caracteres "románticos" como Bjerknes.

Planck asimismo hace hincapié en sus habilidades como diseñador o perfeccionador de aparatos autorregistradores, exaltando el incansable y versátil organizador de todo trabajo científico, quien domina con mano firme la maquinaria de su instituto, amén de fijarse en las actividades de otras instituciones extranjeras, que conoció en sus numerosos viajes.

Finalmente pasa a mencionar un aspecto distinto de la labor de Hellmann, que ya de por sí abarcaba tanto, llamando la atención a los trabajos de éste como historiador de la meteorología y del geomagnetismo: "La Academia no solo lo conoce como un investigador circunspecto, y como alguien que elabora el material disponible con imaginación y agudeza, sino que valora altamente el consumado experto bibliográfico, quien, en medio de sus absorbedoras tareas profesionales, aún encuentra tiempo de ocio para sumirse en los registros de épocas poco familiares, e incluso para hacerlos asequibles a través de reproducciones facsimilares."

De sus aportaciones a la historia de la meteorología, publica un último tomo en 1922. Jubilado en 1923, sigue publicando artículos sobre climatología e historia de la meteorología. Pero no realiza su sueño de juventud, cual era redactar una historia de la meteorología, pese a las reiteradas súplicas de muchos colegas que conocían sus numerosos ensayos sobre temas históricos.

No es este el lugar para evocar con justicia al gran historiador de la meteorología. Queda aún por demostrar que Hellmann merece el epíteto de padre de la historiografía meteorológica. Mi impresión es que hoy en día tanto historiadores como filólogos citan al historiógrafo, mientras que los numerosos trabajos del meteorólogo y climatólogo, si no están completamente relegados al olvido, han sido asimilados por fríos y secos registros de un servicio meteorológico. Su labor como procurador industrioso de libros le valió convertirse en epónimo sonoro de la biblioteca del Servicio de Meteorología Alemán, una de las más grandes del mundo en materia de meteorología.

Octogenario, su salud se deteriora, y Hellmann fallece a principios de 1939, antes del gran cataclismo que acabaría con la clásica erudición prusiana.

Los inicios de la meteorología, por Gustav Hellmann¹

La meteorología como ciencia es joven, pero como rama del saber es muy antigua, quizá tan antigua como la humanidad.

¹Conferencia dictada por Gustav Hellmann como recién elegido presidente de la Deutsche Meteorologische Gesellschaft (sociedad alemana de meteorología) en 1907, y publicada un año después en la entonces prestigiosa revista de dicha sociedad. Hellmann fue invitado por la Royal Meteorological Society a pronunciar la misma conferencia, lo cual hizo en un impecable inglés. La revista de esta sociedad publicó la versión, ligeramente modificada, también en 1908, bajo el título *The dawn of meteorology*.

De hecho, los inicios de la meteorología deben buscarse desde el momento en que la cultura humana empezó a existir. En aquellos tiempos lejanos, el hombre, cuya ocupación era la agricultura y la caza, dependía más del clima que nosotros en la actualidad y esto hizo que con frecuencia prestara atención a los fenómenos atmosféricos. Desde luego no lo hizo porque sí, ni mucho menos para indagar las leyes que rigen los fenómenos atmosféricos, sino para sacar ventaja de ellos. Quería aprender a protegerse de las inclemencias del clima, a detectar el tiempo más favorable para realizar sus actividades y a encontrar las condiciones atmosféricas más adecuadas para el éxito de su cosecha.

Las experiencias vividas al respecto se heredaron y se multiplicaron de generación en generación, conformando desde el principio una base sólida del saber popular. Se trata de la sabiduría tradicional acerca del clima, la cual pervive hoy en día y perdurará para siempre. Esta se ha expresado y todavía se expresa en forma de proverbios y reglas absolutas, pues así se graban mejor en la memoria. Una gran parte de estas sentencias sobre el tiempo se basaba, en realidad, en la observación de los fenómenos climáticos naturales, tales como los vientos, las nubes y fenómenos luminosos en el cielo. Sin embargo, estas aseveraciones provenían a menudo de conclusiones y asociaciones de ideas erróneas y correspondían al bajo nivel intelectual de la formación escolar, al que se le sumaban también ideas supersticiosas.

Por lo tanto, no debemos creer que la rica variedad de proverbios o refranes respecto del tiempo que se encuentran, por ejemplo, en la Biblia, principalmente en el libro de Job, en Homero y en Hesíodo, escritores del siglo VIII a.C. se hubieran originado en esa época en Palestina o en Grecia. La familiaridad del pueblo con estas sentencias y reglas del tiempo, y el uso informal de ellas por parte de los escritores lo que nos muestra, más bien, es que ya debían ser vistas como un acervo ancestral de la cultura de entonces. Ciertamente tenemos una buena razón para creer que parte de la sabiduría tradicional y de las supersticiones acerca del tiempo provienen incluso de la cuna del indoeuropeo.

En dos casos he podido probar claramente que las creencias modernas populares acerca del tiempo son muy antiguas. Se trata precisamente de supersticiones sobre el tiempo en ambos casos, puesto que nada se arraiga tan firmemente en la imaginación popular como lo hace la superstición misma.

En toda Europa, como es sabido, se atribuye especial significado de pronóstico a las doce noches, o los doce días de comienzo de año, conocidas como cabañuelas, que después, bajo la influencia de la iglesia cristiana, se contaron a partir de Navidad. La temperie en estas noches o días había de coincidir con las de los doce meses del año que iniciaba. Además de la tradición que aún hoy en día se conoce popularmente, esta creencia se puede rastrear en la literatura hasta el siglo XV; incluso antes es posible encontrarla en numerosos manuscritos del siglo IX. Además, no era desconocida al padre de la iglesia escocés, Beda el

Venerable², en el siglo VIII. Asimismo, la recopilación greco-bizantina sobre la agricultura, *La Geopónica*³, escrita en el siglo VI, nos enseña que Demócrito en el siglo V a. C., ya la conocía de una forma un tanto diferente. Si además nos enteramos, a través de los sanscritistas, que los textos védicos también conocen “las doce noches”, entendiéndolas como una alegoría del año venidero, parece muy probable que esta superstición relativa al tiempo atmosférico tenga un origen indoeuropeo antiguo. Los pueblos europeos trajeron esta superstición desde el lugar de origen que compartían. No solo se extendió esta creencia desde la India hacia el occidente, donde fue difundida y conservada por los indoeuropeos, sino que también se desplazó hacia el oriente. Así, aún hoy en día se celebra en China una tradición en la noche de año nuevo que corresponde del todo con la concepción indoeuropea del significado de pronóstico que tiene el comienzo de año para el tiempo del año que inicia.

Otra superstición respecto del tiempo nos lleva a la Antigua Babilonia como lugar de origen. En muchas obras antiguas de la literatura europea popular y en el libro de feria *Sibyllae Prophetia*, que aún se imprime en Suecia, se encuentran pronósticos de la temperie y la fertilidad para todo el año, a partir de los truenos que se oían en cada mes. Estos signos del trueno (“signa tonitru”) se pueden rastrear hasta muy entrada la Edad Media en manuscritos en todos los idiomas de Europa occidental, y sin duda se remontan ante todo a la rica literatura sobre los “almanaques cerámicos” o “brontologías”⁴, en cuya redacción participaron los propios

²Beda (673-735), apodado «el Venerable» por los medievales, es la figura más destacada del monaquismo anglosajón. Monje en el monasterio de San Pablo en Jarrow, Inglaterra, historiador consagrado al estudio de la Biblia, escribió la famosa *Historia eclesiástica de la nación inglesa* y una obra muy leída en el medioevo, su *De rerum natura*, basada en el modelo de la enciclopedia de Isidoro de Sevilla (véase la nota 20). Borges, en su deleitable obra sobre la literatura germánica, juzga que las obras de Beda son “estudiosos epítomes, de gran erudición, de escasa originalidad, pero saturados de claridad y mansedumbre”. Cf. Borges, Jorge Luis, 1978: *Literaturas germánicas medievales*. Con la colaboración de María Esther Vázquez. Emecé editores, Buenos Aires.

³La *Geopónica* es el nombre de una colección de veinte libros sobre agronomía y agricultura escrita en griego y compilada durante el siglo X en Constantinopla por el emperador bizantino Constantino VII. La palabra griega *geoponica* (γεωπονικά) significa “empresas agrícolas” en su sentido más amplio. La obra abarca todo tipo de información agraria, incluida la meteorología celeste y terrestre. Se ha atribuido erróneamente al autor del siglo VII Casiano Baso. Hellmann probablemente consultó a Henricus Beekh, quien edita en 1895 el texto de *Geoponica sive Cassiani Bassi scholastici de re rustica eclogae*, lo que explicaría la fecha errada que indica. (Tomado de Wikipedia.)

⁴Un ejemplo de brontología se encuentra en el libro reciente *The Religion of the Etruscans*, editado por Nancy Thomson de Grummond y Erika Simon, por la University of Texas Press, 2006. Algunas apódisis son condiciones de tiempo de toda clase (v.g., gran calor, nubosidad, lluvia), pero la mayoría son consecuencias no en sí meteorológicas sino dependientes del tiempo (enfermedades, buenas cosechas, pesca maluca; ejemplo: el 12 de noviembre, si truena, muchos hombres padecerán insomnio) y algunas no tienen conexión con el tiempo (discordia civil, por ejemplo). En otra parte nos dice que generalmente soñar con un relámpago es una señal desfavorable, para algunos es buena suerte.

emperadores bizantinos de los siglos IV y V y que debieron haber tenido una extraordinaria difusión. En un capítulo similar de la ya mencionada *Geopónica* se le atribuye este saber a Zoroastro. Si bien es posible que no sea el autor de esta doctrina, su nombre señala aproximadamente a la esfera espiritual de la cual procede, concretamente, del antiguo Oriente. Y, de hecho, encontré en los escritos de dos asiriólogos, Sayce en Oxford y Lénormant en París, la prueba de que esta superstición relacionada con tormentas eléctricas es de origen caldeo.

Con esto llegamos a un periodo históricamente mejor avalado, a la época de la cultura sumerio-babilónica. El estado de la meteorología como una rama del saber tuvo en ella, es decir, aproximadamente de 2 a 3 milenios a. C., un carácter fundamentalmente diferente al que tenía en los primitivos tiempos antes aludidos, en los que se originaron los primeros proverbios del tiempo.

Después de haberse dado una incipiente erudición en las castas sacerdotales, y que la observación de la bóveda celeste permitió constatar ciertas regularidades, se conectaron causalmente los fenómenos atmosféricos y las constelaciones de los astros, creándose así un sistema de consecuencias y combinaciones bastante complicado, que significó el origen de la astrometeorología. Esta constituyó verdaderamente una parte integrante de la religión asirio-babilónica y más tarde desempeñó un papel decisivo en todo el campo cultural europeo-asiático hasta el siglo XVII, e incluso hoy en día no ha desaparecido del todo⁵.

Gracias a los memorables descubrimientos de la Biblioteca Astrológica de escritos cuneiformes de Asurbanipal por parte de Sir Henry Rawlinson, escritos que se conservan en estos momentos en el Museo Británico y que habían sido en gran parte descifrados recientemente por R. Campbell Thompson y Franz K. Kugler, hemos podido conocer por primera vez más ampliamente el sistema astrometeorológico de los habitantes de Mesopotamia, cuya existencia fue aludida muchas veces por los escritores de la Antigüedad en Grecia y Roma, pero que nunca lograron explicar con precisión.

Los registros meteorológicos de los caldeos eran completamente de naturaleza selectiva y se relacionaban, en primer lugar, con manifestaciones luminosas, en especial con los halos, de los cuales sabían distinguir el pequeño de 22° (“tarbasu”) del grande de 45° (“supuru”). A continuación, se prestó mucha atención a las nubes, a los vientos, a las tempestades y a las tormentas. Al parecer, estas observaciones servían poco para realizar propiamente pronósticos meteorológicos en el estable clima de Babilonia, donde no hacían mucha falta; servían más bien para profetizar

todo tipo de cosas buenas y malas. Los pronósticos y las profecías estaban dirigidos siempre al soberano de la nación y registraban al final, por lo general, a quien pronosticaba, es decir, la fuente en la que se apoyaba la previsión. He aquí algunos ejemplos meteorológicos:

(Thompson Nr. 137) Si un halo rodea el sol, caerá lluvia. Según Irassi.ilu.

(Thompson Nr. 248) Si una nube en el cielo se vuelve negra, soplará el viento.

Según Nabi-ahi-iriba.

(Thompson Nr.261) Si truena en Sebat, habrá una plaga de langostas....etc.

Estos son, en parte, pronósticos en el sentido de los “omina” y “portenta” romanos tardíos, que, a través de acciones sacras de los *pontífices*, debían ser expiados. No debo dejar de resaltar que en los antiguos textos védicos se encuentran interpretaciones de procesos meteorológicos muy parecidos, para los cuales también se precisaban los sacrificios exigidos.

Así, por ejemplo, en un comentario (*Adbhutabrahmana*) de Samaveda, según la traducción de A. Weber, se lee: “Después de que el aire regresa, cuando soplan los vientos en exceso, cuando se forman en las nubes rostros deformes..., cuando desde arriba se vierte lluvia de polvo, de carne, de huesos, de sangre..., cuando de noche el hombre ve un arcoiris..., los árboles transpiran sangre, en el aire aparece el palacio de un rey (probablemente, una fata morgana) y similares. Todas estas señales están consagradas a Vayu. Con la frase ‘el viento trae la cura hacia aquí’ que presente una ofrenda cocinada en una olla...” etc.

En las inscripciones cuneiformes, de las cuales solo se ha recuperado una parte relativamente pequeña y de las cuales muy pocas se han podido descifrar, no se ha podido encontrar hasta ahora alusión alguna a la existencia de teorías meteorológicas. Sin embargo, me parece un hecho destacable que los babilonios efectivamente utilizaran la rosa de los vientos octopartita, creada de la manera más simple a partir de la combinación de cuatro direcciones principales, en tanto que generalmente se suponía hasta ahora que solo en el círculo de Carlomagno, tal vez por iniciativa del monje Alcuino⁶, proveniente de York en Inglaterra, se logró el progreso en cuanto a que se usaron los nombres de las cuatro direcciones principales: norte, sur, oriente y occidente, combinadas de modo que se pudieran designar todas las direcciones del viento. En cambio, los griegos y los romanos tenían un nombre especial para cada viento, como sigue siendo la costumbre de los marineros italianos del Mediterráneo que conservan hasta hoy en día estas designaciones. Las direcciones principales babilónicas se presentan en el siguiente orden: sur, norte, oriente, occidente y se llaman *šutu*, *iltanū*, *šadu*, *amurra*. Al unir estos nombres

⁵La astrometeorología tiene una larga historia, que aún continúa, con asociaciones institucionales fundadas con cierta persistencia. Véase Hellmann, *Die Wettervorhersage im ausgehenden Mittelalter* (La predicción del tiempo en el Medioevo tardío, del siglo XI al XV), *Beiträge zur Geschichte der Meteorologie*, Nr. 8, 1917; Stuart Jenks, 1983, *Astrometeorology in the Middle Ages*, Isis, Vol. 74, No. 2, pp. 185-210; Julio Samsó, *Astrometeorología y Astrología Medievales*. Publicacions i Edicions de la Universitat de Barcelona. Barcelona, 2008.

⁶Alcuino de York (730-804) se formó en la escuela episcopal de Jarrow, que había sido fundada por Beda el Venerable. Fue director de la escuela palatina de Carlomagno y consejero del rey en cuestiones relacionadas con la docencia, instrucción y el culto.

con la conjunción copulativa “y” (en babilonio *u*) aparecerán las cuatro direcciones secundarias, por ejemplo: *šutu u šadu* = sudeste, *iltanu u amarru* = noroeste, etc.

Los escritos de la Antigüedad hablaban de la influencia que había tenido la astronomía babilónica sobre la griega. Sin embargo, en las concepciones meteorológicas que hallamos en la literatura griega no se hace evidente dicha influencia. Si bien es cierto que en Hesíodo se presentan diversas reglas astrometeorológicas que en parte pueden provenir del Oriente, ya desde el siglo VI a.C. los griegos parecen haber realizado observaciones meteorológicas con regularidad, y casi un siglo antes hallamos los inicios de una teoría meteorológica, resultado, ante todo, del elevado espíritu científico de los griegos.

Además de que Teofrasto (372-287 a.C.)⁷ hace referencia explícita a varios hombres que hicieron observaciones astronómicas y meteorológicas en diferentes ciudades de Asia Menor y Grecia, debemos deducir de la existencia de tales registros el establecimiento de aquellos *parapegmata* o calendarios “móviles” (de “clavija”) de naturaleza peculiar, que desde los tiempos de Metón se instalaban en columnas en lugares públicos para la instrucción general del pueblo.⁸ Estos, al igual que los calendarios del tiempo modernos, contenían datos meteorológicos promedio para días concretos o periodos de tiempo cuya fijación temporal se obtenía a través de la salida y puesta de las estrellas. En vista de que estos *parapegmata* eran diferentes en cada lugar, se deduce claramente que se basaban en observaciones particulares.

En la Figura 1 se muestra la imagen de fragmentos de dos *parapegmata* encontrados en Mileto, que se conservan hoy en día en el Museo de Berlín.

A continuación, se presentan algunos ejemplos de un *parapegma* que se atribuye al famoso astrónomo Gémino⁹:

31 de agosto. Para Eudoxo, sopla un gran viento y trueno. Para Calipo, realizan su orto los hombros de la Virgen; cesan los etesios.

5 de septiembre. Para Euctemón, es visible el Heraldo de la Vendimia; sale la estrella Arturo y se pone la Flecha al amanecer; tempestad en el mar; vientos del sur: Para Eudoxo, lluvia y truenos.



Figura 1. Fragmentos de dos *parapegmata*. En estas piedras de mármol se ven agujeros destinados a sostener clavijas, para fijar el principio del año y los días, que es lo que les dio su nombre, derivado del verbo griego *παραπηγνύναι* = enclavijar, fijar dentro.

12 de septiembre. Para Calipo, pronostica cuando la Virgen está a medio salir; Arturo realiza su orto aparente. El tiempo tiende a cambiar.

14 de septiembre. Para Eudoxo, Arturo realiza su orto matutino; soplan vientos durante los 7 días siguientes; buen tiempo en general; al finalizar este período hay viento del este.

En estos *parapegmata* preponderan las observaciones de los vientos, lo cual no nos debe sorprender, pues los requerimientos prácticos de la navegación las exigían, en tanto que el sentido especulativo de los griegos se ha ocupado desde tiempos inmemoriales del origen de los vientos. Si bien en tiempos de Homero se entendían los vientos como seres independientes, como deidades, en el siglo V, el filósofo natural jónico Anaximandro¹⁰ presentó por primera vez una definición científica del viento, que todavía tiene validez hoy en día: “el viento es un flujo de aire”.

Así se explica el hecho de que los griegos hayan tenido veletas desde una época temprana, que representan el instrumento meteorológico más antiguo y de las que

⁷Teofrasto, discípulo de Aristóteles y sucesor de éste en el Liceo. Una edición y traducción reciente de la obra que Hellmann menciona es: Theophrastus of Eresos, 2007: *On Weather Signs*. Edited by David Sider & Carl Wolfram Brunschön, Brill, Leiden.

⁸Véase Lehoux, Daryn, 2007: *Astronomy, Weather, and Calendars in the Ancient World. Parapegmata and Related Texts in Classical and Near-Eastern Societies*. Cambridge University Press, New York. Igualmente se puede consultar sobre los *parapegmata* la obra de Taub, Liba, 2003: *Ancient Meteorology*. Routledge, London.

⁹Para una versión castellana, véase la edición conjunta de dos escritos: Arato, 1993, Fenómenos. Géminos: *Introducción a los fenómenos*. Introducciones, traducciones y notas de Esteban Calderón Dorda. Biblioteca Clásica Gredos, 178. Editorial Gredos, Madrid.

¹⁰Anaximandro de Mileto, fl. 580 a. C., discípulo de Tales. Cabe citar uno o dos fragmentos, uno de Aecio:» Anaximandro dice que el viento es una corriente de aire en la cual las partículas más livianas y húmedas son movidas o consumidas por el sol «, y el otro de Hipólito: «Los vientos se generan al separarse del aire los vapores más livianos y cuando, al moverse, se concentran.» Véase *Los filósofos presocráticos*, 1978, Tomo I. Introducción general por Conrado Eggers Lan. Introducciones, traducciones y notas por Conrado Eggers Lan y Victoria E. Juliá. Biblioteca Clásica Gredos, 12. Editorial Gredos, Madrid.

nos quedó, en parte, un ejemplo arquitectónico interesante en la llamada “Torre del Viento” en Atenas. Sin embargo, no quisiera creer que el fin último de esta construcción de Andrónico de Cirrestes era determinar la dirección del viento. Esta torre se encuentra en la plaza de mercado ubicada en lo hondo (*agorá*), directamente por debajo de la elevada Acrópolis, que por eso mismo es poco adecuada para la observación de la verdadera dirección de los vientos. Más bien parece ser que el reloj de agua o clepsidra, emplazado en el edificio, alimentado por una fuente cercana del mismo nombre, estaba destinado ante todo a indicar el tiempo (cronológico) en la muy frecuentada plaza de mercado, pero el constructor, por razones arquitectónicas y estéticas, ideó una torre de viento octogonal. Mi opinión está respaldada por el hecho de que, de acuerdo con el testimonio de Teofrasto, los astrónomos y meteorólogos de Atenas preferían realizar las observaciones no en la poco elevada ciudad, sino más bien desde la despejada colina Himeto, fuera de ella.

En aquella época, es decir, aproximadamente en el primer siglo a.C., el uso de las veletas debió haberse expandido y perfeccionado ampliamente, pues el escritor romano Terencio Varrón¹¹, escribiendo sobre la agricultura, cuenta que ya había las llamadas “veletas continuas” en casas de campo romanas, de modo que la dirección del viento se podía observar desde las habitaciones. Siendo esto así, siempre me ha parecido muy curioso que, a pesar de ello, no conozcamos ninguna palabra griega o latina para veleta.

Las observaciones meteorológicas cuantitativas más antiguas, al parecer se realizaron en el primer siglo de la cronología cristiana en Palestina precisamente durante el periodo de lluvias, cuya medición temprana en pleno clima mediterráneo tenía importancia crucial para el éxito de la cosecha.

Al comparar en la Mishná, una recopilación de escritos judíos de aquella época, las magnitudes normales de pluviosidad para una buena cosecha con las medidas modernas en Jerusalén, se constata que concuerdan en gran medida, por lo cual se puede concluir que, desde entonces el clima de Palestina no pudo haber sufrido ningún cambio considerable en este respecto. Es bien sabido que hace aproximadamente 70 años Arago¹², aduciendo razones fenológicas o fitogeográficas, llegó a la misma conclusión.

Pero también le debemos a la Antigüedad clásica los fundamentos de la invención de uno de los más importantes instrumentos meteorológicos: el termómetro. Algunos lectores pueden sorprenderse, pues incluso en la actualidad en los círculos de especialistas en ciencias naturales, todavía

persiste la idea de que en la Antigüedad no se produjeron instrumentos ni se realizaron experimentos. Cuanto más conozcamos la literatura científica y técnica de los griegos y romanos, gracias a la investigación filológica moderna, que se dedica al estudio de las prácticas y no solo a la bella literatura, tanto más debemos convencernos de que la Antigüedad en este respecto ofrece diversos y muy respetables resultados.

Entre las obras físico-técnicas de Filón de Bizancio, quien probablemente vivió en el siglo III a.C. y de Herón de Alejandría en el siglo I d.C. encontramos dos aparatos a los que debemos referirnos como prototipos del termoscopio. La descripción de Filón en su obra “*De ingeniis spiritualibus*” (De las máquinas neumáticas, o a presión de aire), cuya copia original en griego se perdió y de la que solo se tienen traducciones en árabe y latín, dice así en (en nuestra traducción al castellano de una traducción al alemán): «Se fabrica una esfera de plomo (*eolipila*) de tamaño moderado, vacía y espaciosa por dentro. No deberá ser muy delgada para que no estalle inmediatamente; ni tampoco muy pesada, pero debe estar totalmente seca para que mejor se logre su propósito. Después perforése en la parte superior, y colóquesele un sifón que llegue casi hasta el fondo. Del mismo modo se coloca el otro extremo encorvado en otro recipiente, lleno de agua, el cual, al igual que en el primer recipiente, llegue casi hasta el fondo, para así facilitar el desagüe del agua. Afirmo que cuando se pone la esfera al sol, gracias al calentamiento parte del aire que estaba en el tubo saldrá. Esto se podrá observar porque el aire del tubo fluye hacia el agua, la pone en movimiento y provoca burbujas, una tras otra. Por el contrario, si la esfera se ubica bajo la sombra o en algún otro lugar en el cual no penetren los rayos del sol, el agua subirá a través del tubo hasta alcanzar el fondo de la esfera de plomo. Si se vuelve a poner al sol, el agua fluirá de nuevo en aquel recipiente... Y todas las veces que se repita el proceso se podrá observar este fenómeno. Incluso si se calienta la esfera con fuego o si se riega con agua caliente, se obtendrá el mismo resultado...» (Cf. Fig. 2.)

El aparato análogo de Herón, al que nombra *λιβάς* (gotera) es un poco más complicado. Gotea al estar expuesto al sol.

El tratado de Herón de las fuerzas de presión (neumática), que parece haber tenido una gran difusión manuscrita en la Antigüedad y a comienzos de la Edad Media, apareció no menos de dos veces traducido al latín y no menos de tres veces traducido al italiano, en el lapso de 18 años entre 1575 hasta 1592¹³, y probablemente inspiró, casi simultáneamente, la construcción del termoscopio por tres eruditos de aquel entonces, concretamente, Galileo, Porta y Drebbel, quienes alrededor de 1600 se esforzaron por construir dicho

¹¹Varrón, siglo I a.C., autor de una obra sobre los vientos. Junto con ésta aparece el «calendario rústico» descrito por en el *De re rustica*, según el cual los “días” 23 de Acuario, Tauro, Leo y Scorpio marcan respectivamente los límites de la primavera, verano, otoño e invierno.

¹²François Arago (1786-1853), físico, astrónomo y meteorólogo francés. No apoyaba la predicción del tiempo rutinaria, por considerarla inmadura en su época.

¹³Hoy disponemos de traducciones a lenguas modernas. Ignoro si existe una versión en castellano, pero conozco una francesa y otra en inglés. Ésta contiene dibujos de los aparatos y de la gotera que Hellmann menciona. Se trata de *The Pneumatics of Hero of Alexandria*. Introduced by Marie Boas Hall, Macdonald, London & American Elsevier, New York, 1971.

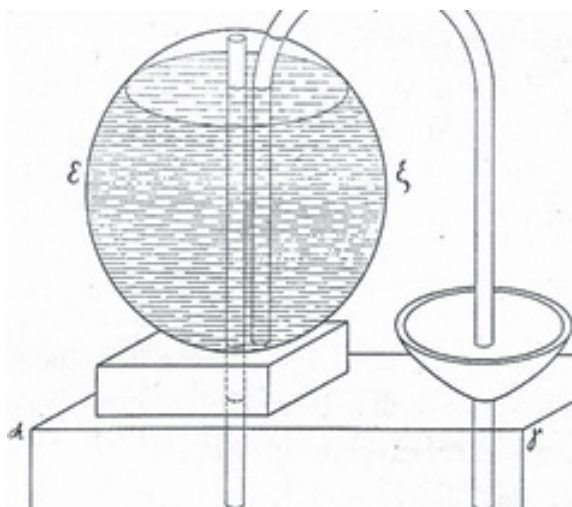


Figura 2. La “gotera” de Filón de Bizancio, prototipo de los primeros termoscopios, ancestros del termómetro.

aparato. Así se observa una relación interesante entre los logros en la física de dos periodos separados por alrededor de 1800 años.

Como mencioné anteriormente, los griegos fueron también los primeros en intentar explicar científicamente los fenómenos atmosféricos y en formular teorías meteorológicas. De hecho, desde la más antigua escuela de los filósofos jónicos, hay pocos filósofos griegos que no se hayan ocupado de alguna rama de la meteorología. Sin embargo, hay que tener presente que esta disciplina abarcaba en aquel entonces un área mucho más amplia que ahora, pues comprendía, además de la meteorología en el sentido moderno, una gran parte de la geografía física y de la astronomía. Los objetos de investigación preferidos de la meteorología eran las precipitaciones, incluidas las periódicas inundaciones del río Nilo, así como la teoría del arcoiris y el origen de los vientos. Pero los meteorólogos también se entregaban a menudo a especulaciones cosmológicas generales que frecuentemente carecían de un fundamento adecuado, resultando ser fantasiosas, fuera de parecer inútiles, si se las juzgaba desde un punto de vista puramente práctico. Este afán por teorizar llegó tan lejos que en los tiempos de Sócrates la meteorología estaba completamente desacreditada. En Atenas se acuñó una nueva palabra *-μετεωρολόσχης* en lugar de *μετερόλογος* -, para denominar a alguien que parlotea sobre temas elevados. La comedia de Aristófanes “Las nubes” parece haber sido escrita expresamente como burla a estos teóricos.¹⁴

¹⁴Aristófanes, *Las nubes*: Estrepsíades preguntando a Sócrates: Pero dime: ¿quién es el que lanza esos truenos que hacen que me dé el tembleque? Sócrates: Son ellas [las nubes] las que truenan al dar vueltas y más vueltas. Estrepsíades: ¿No te arredras ante nada! ¿Y cómo es eso? Sócrates: Cuando están cargadas de agua en cantidad, rebosantes de lluvia, entonces chocan entre sí pesadamente, se desgarran y explotan con estruendo. Estrepsíades: ¿Y quién es que las fuerza a moverse? ¿No es Zeus? Sócrates: Ni mucho menos: un torbellino etéreo.

El azote a los ‘forjadores’ de hipótesis tuvo un efecto beneficioso, pues se empezó a prestar más atención a los hechos, de modo que un siglo después la investigación meteorológica alcanzó tal nivel que Aristóteles pudo crear por primera vez un cuerpo sistemático de la meteorología cuya autoridad se mantuvo por casi dos milenios.

Desde luego que, si se juzga desde una perspectiva moderna, la meteorología aristotélica se ha tornado hace tiempo obsoleta e inútil. Pero cuando nos trasladamos al espíritu de esa época y se considera el estado general de las ciencias en aquel entonces, se tendrá que admitir que, entre los numerosos escritos de Aristóteles, justo su meteorología representa uno de los trabajos más sobresalientes dignos del más grande pensador sistemático de todos los tiempos¹⁵.

Me alejaría demasiado del tema, si me dedicara aquí a analizar las ventajas y flaquezas de la meteorología aristotélica. Baste notar que sus eminentes sucesores, como Teofrasto y Posidonio, apenas aportaron al mejoramiento de su sistema teórico, y éste dio más bien pie a innumerables comentarios y paráfrasis. Todos los libros sobre la meteorología que aparecieron hasta el final del siglo XVII e incluso algunos posteriores se basan casi exclusivamente en la concepción aristotélica.

La meteorología tuvo un progreso limitado por parte de los romanos, tal como sucedió con todas las ramas del saber que carecen de valor práctico inmediato. Plinio, Séneca y Lucrecio¹⁶ aportan pocas cosas nuevas al saber meteorológico

¹⁵Afortunadamente contamos con dos modernas traducciones al español. 1) Aristóteles, 1996: *Los meteorológicos*. Introducción, traducción y notas de José Luis Calvo Martínez. Alianza Editorial, Madrid. 2) Aristóteles, 1996: *Acerca del cielo. Meteorológicos*. Introducción, traducción y notas de Miguel Candel. Biblioteca Clásica Gredos, 229. Editorial Gredos, Madrid.

¹⁶Cayo Plinio Segundo, llamado Plinio el Viejo (23/24-79 d. C.), escritor de obras históricas y la famosa enciclopedia en 37 libros, que reuniera «todo lo que, según los griegos, pertenece a la cultura enciclopédica», incluyendo meteorología y predicción del tiempo, en “oscura mezcla de datos matemáticos y de teorías astrológicas en lo que se refiere a...la meteorología” (véase la edición de Gredos citada a continuación), pero es reacio a aceptar la influencia de los astros sobre la conducta humana. Murió durante la erupción del Vesubio, víctima de éste y su curiosidad científica. Poco sabemos a ciencia cierta de la vida del poeta y filósofo romano Tito Lucrecio Caro (ca. 99-55 a. C), defensor de la doctrina atómica de Epicuro y autor del mejor ejemplo de poesía científica y didáctica de la Antigüedad, el *De rerum natura*. En cuanto a Séneca (4 a. C.– 65 d. C), en materia de “geofísica” nos legó los ocho libros sobre *Cuestiones naturales*, en los que consagra todos sus esfuerzos a descubrir las causas de diversos fenómenos naturales que habían sido tratados por Aristóteles en su meteorología: crecida del Nilo, vientos, nieve, granizo, terremotos, rayos y truenos etc. Séneca admite la acción de los planetas sobre nuestro destino. En castellano, disponemos afortunadamente de excelentes traducciones modernas de las obras citadas, a saber: Plinio el Viejo, 1995: *Historia natural*. Libros I-II. Introducción general de Guy Serbat. Traducción y notas de Antonio Fontán, Ana M^a Moure Casas y otros. Biblioteca Clásica Gredos, 206. Editorial Gredos, Madrid. Séneca, Lucio Anneo, 1979-1980: *Cuestiones naturales*, 2 vols. Texto revisado y traducido por Carmen Codoñer Merino. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Salamanca. Ver también la reciente edición de Gredos, Séneca, L. A., 2013: *Cuestiones naturales*. Traducción y notas de José-Román Bravo Díaz. Biblioteca Clásica Gredos, 410. Editorial Gredos, Madrid. Lucrecio, T., 2003: *La naturaleza*. Introducción, traducción y notas de Francisco Socas, Biblioteca Clásica Gredos, 316. Editorial Gredos, Madrid.

de los griegos, y presumiblemente los escritos perdidos de Nigidio Figulo y Suetonio Tranquilo¹⁷ tampoco contenían nada novedoso.

Gracias a Virgilio conocemos algunos nuevos proverbios del tiempo que se originaron en Italia.¹⁸ Asimismo, Columela¹⁹, escritor sobre agronomía que poseía una gran hacienda en Cádiz, España, dejó como legado el interesante “*Calendarium rusticum*”, una especie de almanaque agrícola con indicaciones meteorológicas y fenológicas.

Por el contrario, la extensa colonización de los romanos fue muy apropiada para perfeccionar las hasta entonces vagas ideas sobre las diferencias climáticas de los países. Del mismo modo que la gran expedición militar de Alejandro Magno hacia el interior de Asia e India en su época les proporcionó a los griegos, por primera vez, el conocimiento acerca de los vientos monzónicos, los romanos fueron los primeros en percatarse de la diferencia entre el clima continental y el marítimo. En el siglo II, Minucio Félix, un escritor cristiano-africano, hace la siguiente observación sobre el clima de Gran Bretaña: “*Britannia sole deficitur, sed circumfluentis maris tepore recreatur*” (Gran Bretaña recibe poca luz solar, pero goza de un clima templado como consecuencia del agua caliente del mar, que rodea al país).

El gran retroceso que se dio después de la caída del Imperio Romano en Europa también trajo consigo un estancamiento prolongado de las ciencias, que apenas se cultivaron dentro de la iglesia. Sin embargo, tampoco en esta época se interrumpió por completo la reflexión sobre los problemas meteorológicos, pues los padres de la iglesia, que escribían múltiples comentarios sobre los siete días de obra de la historia de la creación mosaica, el llamado Hexamerón, añadían frecuentemente a la discusión del primer día de creación largos capítulos sobre las características de la atmósfera y sobre sus cambiantes fenómenos.

A comienzos de la Edad Media, son los grandes enciclopedistas como Isidoro de Sevilla²⁰ en España, Beda el Venerable en Inglaterra y Rábano Mauro en Alemania²¹, y otros más, quienes prestaron mayor atención a la meteorología como área del saber; pero también el interés popular en cuestiones meteorológicas debió haberse reavivado para

ese entonces, pues en el siglo X apareció en Inglaterra un libro de literatura popular escrito en el idioma anglosajón que instruía sobre asuntos astronómicos y meteorológicos. A juzgar por los ejemplares aún disponibles, este libro debió haber tenido una amplia divulgación, viniendo probablemente de círculos monacales irlandeses-escoceses que representaban en aquel tiempo el más alto nivel de la formación europea. De asuntos meteorológicos, el libro trata de forma ingenuamente popular de los vientos, del granizo, de la nieve y del trueno.

Los estudios científicos recibieron un impulso al final del siglo XII, cuando los escritos de Aristóteles, entre ellos también su trabajo sobre la meteorología, llegaron al conocimiento del mundo occidental. Ni siquiera se trataba de los escritos originales en griego, que en Europa occidental en ese entonces no podían ser leídos aún, sino de traducciones del árabe al latín, realizadas en España. El sistema meteorológico formalmente tan bien logrado del estagirita ejerció desde el principio una enorme influencia sobre los escritos de los eruditos y sobre su actividad docente en las recientemente fundadas universidades. Allí se dictaban regularmente clases bajo el título de *Meteora* que, sin embargo, consistían fundamentalmente solo en la exégesis de la meteorología de Aristóteles. Como mucho se tomaba en consideración la *Naturalis Historia* de Plinio, o en cátedras especiales se trataba el sistema astrometeorológico de la Antigüedad, que se había ampliado bajo la influencia árabe. En esa época, Alberto Magno escribió en Colonia sus grandes obras meteorológicas (*De Meteoris Libri IV* y *De Passionibus aeris*), en las cuales discute y compara el punto de vista de Aristóteles con el de los demás autores, además de agregar sus propias observaciones y percepciones que con frecuencia daban testimonio de una buena capacidad de observación. Igualmente, Vincent de Beauvais en Francia, Thomas de Cantimpré en Bélgica²², Ristoro d'Arezzo en Italia y Bartholomaeus de Glanville en

¹⁷Cf. Sider, en la obra citada en la nota 7. Nigidius Figulus, siglo I a. C. Sus escritos en materia de “pronósticos” pueden bien no haber sido parte de una obra dedicada a señales o signos del tiempo. De acuerdo con Aulus Gellius, redactó *De augurio privato*, que pudo haber ofrecido instrucciones de cómo leer lo cielos no solo en relación con el tiempo sino para toda clase de presagios (omens). Se atribuye a Figulo un *Diarium tonitruale*, una elaborada “brontoscopia”, o arreglo calendárico, desde junio hasta mayo de qué esperar cada día.

¹⁸Hellmann se refiere al poema virgiliano *Las Geórgicas* (29 a. C.), un ditrambo de la vida rural que informa sobre labores agrícolas, y contiene la descripción de signos de tiempo útiles a los agricultores y a los marineros (en el libro I de los cuatro que las componen). Es uno de los poemas más leídos en la época y, más adelante, en el Renacimiento.

¹⁹Columela, Lucius Junius Moderatus, siglo I d. C., “agronomo” conocido por su *De re rustica* (Los trabajos del campo), escrito hacia el año 42, amigo de Séneca.

²⁰Isidoro de Sevilla, nacido en Cartagena, España, vivió entre los años 570 y 636. Por lo tanto, vivió un siglo antes que Beda, en la España relativamente estable de los visigodos. Isidoro fue obispo de Sevilla; escribió obras teológicas inspiradas en Agustín, pero su obra más importante y la más famosa durante la edad media — fueron los *Etymologiarum libri*. Se trata de una obra que consta de veinte libros...la idea básica de Isidoro es que a través de las etimologías es posible llegar a los significados de las cosas. Como consecuencia de este proyecto, fueron rescatadas del olvido una gran cantidad de ideas y de concepciones procedentes de autores clásicos, con lo que pudieron transmitirse a las escuelas medievales y ser estudiadas allí. Isidoro es otro de los eslabones que vinculan el mundo clásico con la cultura medieval.

²¹«Fundador de la escuela de Fulda, Hrabano Mauro, autor de un tratado, de *clericorum institutione*, que propugna el estudio de las artes liberales y de los antiguos filósofos y que le valió el título de praeceptor Germaniae, y de una enciclopedia metódica, el *De Universo*, cuyos primeros capítulos tratan de Dios, y los últimos, de piedras, entre las cuales está el eco, y de metales.» (Borges, op.cit. nota 2.)

²²Para la meteorología de Alberto Magno, Vincent de Beauvais y Thomas de Cantimpré (siglo XIII), véase Joëlle Ducos, 1998, *La météorologie en français au Moyen Age (XIII^e-XIV^e siècles)*, Honoré Champion, Paris.

Inglaterra dan a conocer ampliamente las ideas aristotélicas en sus grandes obras sobre ciencias naturales que en su mayoría llevan el título de *De natura rerum*.

Por algún tiempo, el renovado predicamento de Aristóteles reanimó los estudios europeos, con lo cual se adoptaron de manera rígida las enseñanzas del maestro y se negaba todo aquello que no podía encontrarse en sus escritos, lo cual fue tan perjudicial para el verdadero avance en el conocimiento de las cosas, que poco tiempo después hubo un estancamiento absoluto. No obstante, las nuevas ideas que ponían la experiencia y la observación encima de la autoridad Aristotélica, y que, por consiguiente, entraban en grave conflicto con la escolástica, se impusieron paulatinamente. Al respecto me parece bastante digno de consideración que los inicios de las ciencias experimentales modernas coincidieran con la época en que el escolasticismo alcanzó su mayor auge, a saber, en el siglo XIII.

Aún no se ha establecido con total seguridad dónde tuvo origen la nueva ciencia experimental. Muy probablemente fue en Francia e Inglaterra al mismo tiempo, donde los amigos Pierre de Maricourt (Pedro el Peregrino) y Roger Bacon²³ bien pueden ser considerados como los primeros representantes de este nuevo enfoque. El primero, un noble francés e ingeniero militar de la Picardía, escribió el famoso tratado sobre los imanes y, así como su amigo inglés, realizó varios experimentos ópticos. Aun cuando ninguno de los dos trabajó realmente en el campo meteorológico -exceptuando el arcoiris- su influencia en la ciencia moderna tuvo que haber sido grande. La enérgica lucha de Roger Bacon contra la mera argumentación sin el experimento -*argumentum non sufficit, sed experientia*- llevó, desde luego, a que también los fenómenos atmosféricos se observaran con mayor precisión y más frecuentemente, en lugar de únicamente interpretar los escritos de los antiguos sabios. El terreno para este fin ya estaba abonado en cierta medida. Pues como ya lo mencioné con anterioridad, en la Antigüedad se realizaron registros meteorológicos, que, a pesar de las frecuentes y extensas interrupciones, es probable que nunca hayan sido abandonados completamente. Pues la costumbre de los analistas romanos de registrar en los anuarios los fenómenos atmosféricos más importantes, principalmente aquellos que exigían sacrificios expiatorios, se transmitió a los cronistas de la Edad Media, cuyas crónicas, siglo tras siglo, tenían cada vez más registros climáticos, hasta que a finales del siglo XIII algunas crónicas tenían tantos registros meteorológicos que es posible reconstruir el carácter general del tiempo de aquel periodo. Es entonces que llega el momento realizar observaciones más sistemáticas. Al inglés William Merle recae la fama de haber llevado el primer diario regular del tiempo en Occidente. Comprende los años entre el 1337 y 1344 y se conserva hoy en día en la Biblioteca Bodleiana de Oxford. A raíz de una sugerencia mía, fue publicada

en impresión facsimilar como uno de los más antiguos monumentos de nuestra ciencia por mi ya fallecido amigo G.J. Symons²⁴ en 1891. La muestra en la figura 3 reproduce el final del año 1341.

Aunque en aquel entonces pareciera que el diario meteorológico de Merle fuera el único conocido de su clase, he podido desde entonces descubrir y demostrar que se hicieron observaciones similares en una secuencia casi ininterrumpida del siglo XIV hasta el siglo XVII, es decir que hasta el descubrimiento de los instrumentos meteorológicos más importantes, el tiempo ya había sido observado regularmente en muchos lugares de Europa. Por lo tanto, a lo largo de los milenios se había dado en este ámbito un desarrollo paulatino, a menudo interrumpido, pero en todo caso recurrente, y es así que, de unos registros originales muy esporádicos, especialmente de fenómenos meteorológicos notables, surgen las observaciones periódicas del tiempo atmosférico.

Un poderoso nuevo impulso para la observación y el estudio de los problemas atmosféricos provino al final del siglo XV de un área totalmente diferente. Los grandes descubrimientos de tierra y agua ampliaron de repente el horizonte meteorológico de una forma insospechada. Los navegantes informaron sobre fenómenos atmosféricos que nunca se habían observado y conocieron condiciones climáticas radicalmente diferentes a aquellas de Europa occidental. Los escritos de aquella época nos revelan aún hoy en día la profunda impresión que causaron estas percepciones en los observadores. Luis de Camões, el famoso poeta portugués, describe por primera vez en su poema épico *Os Lusíadas* trombas de agua que observó a la altura de Guinea y un ciclón al sur del Índico en Madagascar. Así mismo, por el diario de navegación que escribió Cristóbal Colón en el primer viaje a la India occidental, conocemos muy bien

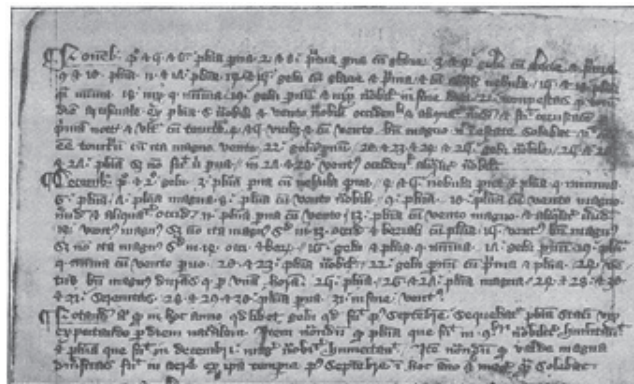


Figura 3. Extracto del diario meteorológico del reverendo William Merle.

²³Pierre de Maricourt (Pedro el Peregrino, conocido también como Pierre de Maricourt), *fl.* 1269, y Roger Bacon (ca. 1219-ca. 1292), precursores del método experimental, característico de la Revolución Científica.

²⁴George James Symons (1838-1900), organizador de la red pluviométrica de la Gran Bretaña., fundador de la revista *Monthly Meteorological Magazine*, y gran coleccionista, como Hellmann, de libros de meteorología. Junto con éste uno de los primeros hidrometeorólogos.

cómo él y su tripulación se vieron consternados por la gran diferencia de las condiciones climáticas y meteorológicas en el Océano Atlántico a uno y otro lado de las Azores.

La ciencia de los vientos fue la que más avanzó gracias a estas nuevas observaciones. En la rica literatura náutica del siglo XVI, que se dio principalmente en España y Portugal, podemos comprobar de la mejor manera estos avances, hasta que en el año 1622 Francis Bacon escribiera por primera vez desde la Antigüedad, un libro especial sobre los vientos²⁵ e hiciera el intento de indagar sobre la circulación general de la atmósfera.

Entretanto, la ciencia experimental, cuyos inicios en el siglo XIII esbozó hace un momento, se había desarrollado al punto de que a mediados del siglo XVII se inventaron

²⁵Véase *De ventibus* (1622) en la reciente edición crítica de las obras completas de Bacon, 2007: The Oxford Francis Bacon, Vol. XII. *The Instauration magna*, Part III: *Historia naturalis et experientialis: Historia ventorum* and *Historia vitae & mortis*. Edited with Introduction, Notes, Commentaries, and Facing-Page Translations by Graham Rees with Maria Wakely. The Clarendon Press, Oxford.

los instrumentos meteorológicos más importantes.²⁶ Italia tuvo la gloria de ser el lugar donde nació la meteorología instrumental, cuya cuna es Florencia.

No quiero dejar pasar esta oportunidad para homenajear a Evangelista Torricelli, el inventor del barómetro, cuyos 300 años se celebran en Italia en este día (25 de octubre). La invención de los instrumentos meteorológicos fue el primer paso para que la meteorología se convirtiera paulatinamente de un campo del saber en una ciencia. Con esto llegan a su fin los inicios de la meteorología.

Contribución de los autores

ALPW la traducción, SBC, la supervisión y corrección de la traducción, y JP la introducción, notas y revisión técnica de la traducción.

²⁶Véase Hellmann, 1920, *Beiträge zur Erfindungsgeschichte der meteorologischen Instrumente* (Contribuciones a la historia de la invención de instrumentos meteorológicos). Abhandlungen d. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, Jg. 1920. Phys.-Math. Klasse Nr. 1., 60 S.

Género y matemáticas. Colombianas pioneras en el campo de las matemáticas

Clara Helena Sánchez B.

Departamento de Matemáticas, Universidad Nacional de Colombia

Artículo de posesión para el ingreso como miembro correspondiente a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales el 14 de junio de 2017

Resumen

En este trabajo me propongo destacar a las primeras colombianas que obtuvieron un doctorado en matemáticas; para ello es relevante tener en cuenta el contexto nacional e internacional, pues revela la importancia de ese hecho. Una breve reflexión sobre las matemáticas y el género permite hallar respuestas sobre la baja representación femenina en la comunidad matemática en Colombia y en el mundo, y sobre la invisibilidad de las mujeres en este campo. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Palabras claves: Matemáticas; Género; Colombia; Historia de las matemáticas.

Gender and mathematics. Colombian pioneering women in mathematics

Abstract

In this paper, I intend to enhance the place of the first Colombian women who obtained a PhD degree in Mathematics contextualizing its importance both in the national and the international contexts. A brief discussion on the relation between gender and Mathematics allows to find answers regarding the low representation of women in the mathematical community and their invisibility in this field. © 2017. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.

Key words: Mathematics; Gender; Colombia; History of Mathematics.

Introducción

Recibo la distinción de haber sido aceptada como Miembro Correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, conjuntamente con Tatiana Toro, como un reconocimiento a todas las matemáticas que nos hemos formado en el país desde la década de 1960. Somos las primeras matemáticas en ser aceptadas como miembros correspondientes en los 80 años de la Academia. La primera mujer en ser recibida fue la recientemente fallecida botánica María Teresa Murillo, en 1975; desde entonces, varias biólogas, químicas y físicas han ingresado a la institución. Sin embargo, la representación femenina sigue siendo baja, de 208 miembros, apenas 34 son mujeres, dos de ellas miembros honorarias, nueve, de número y 23, miembros correspondientes, incluidas las académicas que están por posesionarse.

Mi interés en las matemáticas y su relación con el género se suscitó de manera circunstancial: comenzó cuando traduje un artículo sobre mujeres pioneras en matemáticas (Sánchez, 1988) que me pareció interesante. En 2003 fui invitada a participar en la Cátedra Manuel Ancizar sobre ciencia y tecnología en Colombia, en una sesión sobre ciencia y género en la que intervine al lado de Florence Thomas, reconocida por su liderazgo en los estudios de género en

Colombia y Coordinadora del Grupo Mujer y Sociedad, y de Patricia Tovar, antropóloga que en la época hacía una investigación sobre este tema auspiciada por la Organización de Estados Iberoamericanos (OEI) y la Unesco. Consideré esa invitación como un reto que debía afrontar y dediqué mi charla a la representación femenina en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional y, particularmente, a las mujeres matemáticas, y la titulé “Matemáticas 90-60-90”. Una versión mejorada titulada “Mujeres en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional” fue presentada en el seminario “Las mujeres colombianas en el sistema de ciencia y tecnología: obstáculos y logros” (Sánchez, 2004).

Para aquella conferencia debí estudiar un poco sobre el tema y desde entonces me han invitado a otros eventos para hablar sobre las mujeres en las matemáticas. La profesora Doris Hinestroza me invitó en el 2014 a la celebración de los 60 años de la fundación del Departamento de Matemáticas de la Universidad del Valle y fue entonces cuando pensé que debíamos visibilizar a las matemáticas colombianas, y por ello dediqué la charla a exaltar a las mujeres pioneras

Correspondencia:

Clara Helena Sánchez B., chsanchezb@unal.edu.co

Recibido: 09 de junio de 2017

Aceptado: 2 de septiembre de 2017

en el campo de las matemáticas en el país. En el Congreso Colombiano de Matemáticas del 2015, celebrado en Manizales, organicé con otras colegas un foro sobre *Las matemáticas colombianas*, aprovechando la ambigüedad del título, del cual se hizo un video que puede verse en youtube (<https://www.youtube.com/watch?v=QQh3HG9tNs4>). En dicho foro estuvieron presentes cuatro colombianas, Margarita Botero, Myriam Muñoz, Débora Tejada y Doris Hinestroza, primeras colombianas en obtener un doctorado en este campo, cuyas trayectorias inspiran estas palabras, así como mis investigaciones en torno a la historia de las matemáticas en general (Sánchez, 1986, 1995, 1996, 1997, 2007c), de las matemáticas en Colombia (Sánchez, 1999, 2002, 2007a, 2007b, 2009, 2012), y al papel fundamental de la historia como recurso didáctico para la enseñanza de las matemáticas (Sánchez, 2012).

Para comenzar, es importante señalar que un famoso libro sobre la historia de las matemáticas, quizás uno de los primeros, se titula *Men of Mathematics* (Bell, 1937), y en él el autor hace un recorrido a lo largo del desarrollo de las matemáticas valiéndose de las biografías de unos cuantos matemáticos, desde Zenón (siglo V a.C.) y Euclides (siglo III a.C.) hasta los más importantes de comienzos del siglo XX. En el libro no se menciona a ninguna mujer, a pesar de que en la historia ha habido matemáticas destacadas, así sean muy pocas. Frente a este antecedente, los libros de Osen (1974) y Henrion (1997), ambos titulados *Women in Mathematics*, están dedicados a resaltar el papel de las mujeres en el desarrollo de las matemáticas. Osen (1974) rescata del olvido a ocho mujeres, desde Hipatia en el siglo IV a.C. hasta Emmy Noether en los comienzos del siglo XX, y presenta las condiciones sociales en que estas mujeres se desarrollaron y cómo, a pesar de serles adversas, lograron obtener resultados sobresalientes en este campo. El libro termina con un capítulo en el que la autora expresa su deseo de que se estimule en su medio el estudio de las matemáticas entre las mujeres.

Henrion (1997), por su parte, pone de manifiesto algunos de los prejuicios que existen sobre los matemáticos en general y sobre las matemáticas en particular, y cita el ejemplo de mujeres activas en esta disciplina en los Estados Unidos para refutar esos prejuicios, entre los cuales quiero mencionar los que paso a detallar.

El primero se finca en la afirmación de que los matemáticos trabajan en completo aislamiento, lo que es fácil de refutar, ya que sin interlocutores válidos no es posible hacer ciencia y, además, porque se trabaja en grupo con frecuencia, lo cual se evidencia en los múltiples artículos y libros escritos por más de un autor.

El segundo afirma que las matemáticas no son para las mujeres, lo cual queda refutado en este trabajo con los ejemplos de las mujeres dedicadas a su desarrollo.

El tercero plantea que las matemáticas son para hombres jóvenes, mito que, infortunadamente, se ve reiterado con el otorgamiento de la Medalla Fields, creada en 1936 por el

matemático canadiense John Charles Fields (1863-1932) y considerada como el Nóbel en matemáticas, la cual se entrega a matemáticos sobresalientes menores de 40 años. Fields dejó un fondo para conceder el premio, el cual es otorgado desde 1950 por la Unión Matemática Internacional cada cuatro años, con una retribución de 10.000 €. La distinción se entrega con ocasión del Congreso Internacional de Matemáticas a dos o cuatro matemáticos y hasta ahora 54 de ellos han hecho merecedores de la distinción. En el 2014 la Medalla fue otorgada por primera vez a un latinoamericano, el brasilero Artur Avila, y a una mujer, la iraní Maryam Mirzakhani. Esta destacada matemática nació en Teherán en 1977 y desde muy joven demostró una gran capacidad para las matemáticas. En 1994, con 17 años, ganó la medalla de oro en la Olimpiada Internacional de Matemáticas con la máxima puntuación (42 de 42 puntos posibles). Licenciada en Matemáticas de la Universidad de Sharif (Teherán) en 1999, realizó sus estudios de doctorado en la Universidad de Harvard, y como profesora del Departamento de Matemáticas de la Universidad de Stanford se concentró en el estudio de las superficies hiperbólicas, los espacios de móduli y los sistemas dinámicos. Falleció a los 40 años, el 15 de julio pasado, justamente cuando me encontraba revisando este artículo.

Las matemáticas y la política no se mezclan es otro prejuicio que en nuestro medio se han encargado de refutar Antanas Mockus y Sergio Fajardo, alcaldes de Bogotá y Medellín, respectivamente. Fajardo, además, fue gobernador de Antioquia, y ambos han sido candidatos presidenciales.

Solamente las mujeres blancas hacen matemáticas es otra afirmación recientemente desmentida por los hechos recreados en la película *Hidden Figures*, sobre la historia de tres matemáticas de raza negra que lucharon contra la segregación, la discriminación y el sexismo trabajando en la Nasa durante la década de 1960, en pleno auge de la carrera por la conquista del espacio en Estados Unidos. En Colombia hay mujeres de todas las razas dedicadas a las matemáticas, ya sea como maestras de educación escolar o como matemáticas profesionales.

Otra interesante aseveración es que las matemáticas son totalmente objetivas, aseveración relacionada íntimamente con concepciones filosóficas acerca del conocimiento matemático. La creencia de que la matemática es objetiva, verdadera y libre de influencias sociales es responsable, en buena parte, del prestigio social del que goza. Desde la aparición de las geometrías no euclidianas es claro que la matemática no ofrece verdades absolutas y es por ello que se habla de teoremas, es decir, “verdades” relativas que se circunscriben a una determinada teoría.

A los ya señalados yo añadiría otros prejuicios comunes en nuestro medio: los matemáticos son muy inteligentes, pero locos, despistados, poco sociables, estrictos, y demasiado exigentes cuando de corregir exámenes se trata. Algunos de estos mitos son abordados en el librito *Du côté des mathématiciennes* (Del lado de las matemáticas, 2000), en el cual sus autoras (Boisseau, et al., 2000) abordan el tema

de las matemáticas y las mujeres dedicadas a este campo en Francia. En la contra carátula de la publicación se lee: “Aunque la historia les ha dado un ínfimo lugar, ellas son hoy en día numerosas en Francia y en todas partes”. Mediante citas y anécdotas, las autoras discurren sobre el tema que hoy nos convoca, aportando datos sobre la contribución de las matemáticas europeas y develando de manera simpática su realidad en ese continente. El libro también resalta el papel de las mujeres en la enseñanza de las matemáticas en todos los niveles de escolaridad, dándoles la importancia que se merecen.

Recientemente, **Paycha, et al.** (2016) también asumieron la tarea de visibilizar a algunas mujeres matemáticas europeas activas en diferentes especializaciones. Las autoras presentaron una galería de 13 mujeres dedicadas a las matemáticas, pues como afirman en la introducción, “hoy en día las mujeres tienen dificultades para desarrollar una carrera en el mundo académico de las matemáticas; presiones sociales y dudas personales las restringen para hacerlo”. La exhibición que montaron se tituló “Mujeres matemáticas a través de Europa. Una galería de retratos”, y se realizó por primera vez en el Congreso Europeo de Matemáticas en julio de 2016 (<http://womeninmath.net/venue/bogota-colombia/>). Tuvimos la fortuna de albergar la exhibición en la Universidad Nacional del 4 al 21 de abril de 2017 y de organizar un conversatorio sobre el tema. Sorprende que en países del primer mundo las mujeres aún sigan teniendo que sortear obstáculos de todo tipo para desempeñarse como profesionales de las matemáticas.

Matemáticas y género

Lo primero que hay que decir es que el título bien podría haber sido “Matemáticas y sexo”, pero como bien afirma **Ernest** (1976), el “título puede ocasionar una sonrisa. Para una persona medianamente educada podría ser muy difícil imaginar dos temas tan poco relacionados. Sin embargo, es una de esas cuestiones de nuestra cultura y estructura social que hace que sea muy relevante para tener oportunidades en el mundo de las matemáticas”.

Antes de continuar, habría que señalar cuál es la diferencia entre sexo y género. En este sentido, precisamente en este año, la revista *National Geographic* dedicó un número especial al género titulado “Género. La revolución. El Panorama cambiante del género” (**National Geographic**, 2017), en el cual se lee lo siguiente: “Liberada del concepto binario de hombre y mujer, la identidad de género presenta un panorama cambiante. ¿Puede la ciencia ayudarnos a encontrar el rumbo?”. El desafío está planteado. Si en biología se habla de sexo masculino o femenino, géneros hay varios: masculino, femenino, gay, lesbiana, transexual, bisexual. “Género y sexo no son sinónimos. El género es una construcción sociocultural, una categoría que clasifica y organiza las relaciones sociales entre hombres y mujeres” (**Santos, et al.**, 2006).

En biología algunos autores prefieren la palabra sexo para referirse a distinciones de tipo genetal o de cromosomas, en tanto que el género se refiere a las diferencias entre hombres

y mujeres que tienen que ver más con las influencias sociales o del entorno. Sin embargo, la biología no puede separarse de la influencia occidental que perpetúa la dualidad entre mente y cuerpo; además, separar la biología de la cultura es muy difícil, pues las dos se influyen mutuamente (**Halpern, et al.**, 2007).

Por otra parte, en los estudios de los psicólogos sobre las habilidades cognitivas de una persona para las matemáticas, se revisan esencialmente tres aspectos: las habilidades espaciales, las verbales y las cuantitativas, y se concluye que los hombres tendrían más habilidades espaciales y cuantitativas, en tanto que las mujeres se destacan en las verbales. En el estudio de **Halpern, et al.**, se señala que hay diferentes tipos de matemáticos y que en dicha disciplina las personas se desempeñan independientemente del género que tengan.

Cuando se hace el recuento histórico de las consideraciones sobre las mujeres y su papel es posible entender las dificultades que han tenido para dedicarse a lo que les gusta. Ya Aristóteles pensaba que las mujeres eran seres intelectualmente inferiores cuyo cerebro era más pequeño, por lo cual eran incapaces de hacer ciencia y mucho menos matemáticas, dado su carácter abstracto:

“Las mujeres son defectuosas, débiles, incompletas, menos musculosas, su carne más blanda, sus rodillas más juntas, su voz más débil. El cuerpo femenino, débil e indefenso, tiene un cerebro más pequeño.” (Aristóteles, *La historia de los animales*, 638b, 7-24, citado en **Perdomo**, s.f.).

Por el contrario, entre los pitagóricos, hombres y mujeres hacían matemáticas. Téano de Crotona, alumna y luego esposa de Pitágoras, participó activamente en los descubrimientos matemáticos como veremos en el siguiente apartado. La pregunta obvia es, ¿por qué hubo ese cambio hacia las mujeres en tan pocos siglos, del V al III a.C.? No tengo respuesta. Lo que sí tengo claro es que la influencia de Aristóteles en la cultura occidental es muy significativa, y su creencia sobre las mujeres de alguna manera se mantiene, reforzada por la de otros eminentes pensadores como Darwin:

“De todas maneras, es probable que el hombre se haga tan superior en dotación mental a la mujer como el pavo real en plumaje ornamental a la pava”. (Darwin, *La descendencia del hombre y la selección en relación al sexo*, 1871, citado por **Perdomo**, s.f.).

En 1880, con los primeros estudios sobre matemáticas y género, los científicos del momento le dieron la razón a Aristóteles (**Clarke**, 1887). Las cosas comenzaron a cambiar cuando se desarrollaron métodos más precisos para evaluar las diferencias. Hoy el panorama es bastante diferente.

No sobra recordar que hasta bien entrado el siglo XX, en Colombia las mujeres y los indígenas se consideraban menores de edad, sujetos de tutela, e imposibilitados de tomar decisiones autónomas. Solo hasta 1954 se les otorgó a las mujeres el derecho al voto, el cual ejercieron por primera vez en 1957. La situación cambió radicalmente, por lo menos en la ley, cuando la Corte Constitucional, creada en 1991, revisó el código civil de 1932, derogando la mayoría de sus artículos y estableciendo la equidad de género.

Según **Perdomo** (s.f.):

“En las últimas décadas existe un interés renovado en la medición de partes del cerebro y localización de las funciones cognitivas de forma exacta en las distintas regiones del cerebro. El último episodio de la búsqueda de las claves de la diferencia por recurso a lo biológico lo constituye la teoría de la lateralización cerebral”.

Dichas teorías plantean que los hemisferios derecho e izquierdo del cerebro procesan la información y controlan funciones y habilidades cognitivas de manera diferente, pero, ¿cómo influye esto en el desarrollo cognitivo de las mujeres? He ahí la cuestión.

Desde hace unos años abundan las investigaciones sobre este tema desde otros ángulos. Uno de ellos se plantea visibilizar a las mujeres de ciencia en la historia y reflexiona sobre el ambiente en el que se desarrollaron. Otra aproximación analiza desde el punto de vista pedagógico lo que debe hacerse para que las barreras que aún subsisten puedan superarse. Por último, se estudia el tema desde un punto de vista epistemológico en el campo de la historia y la filosofía de la ciencia.

En Colombia apenas ahora se comienza a explorar el tema, y se requiere el apoyo institucional para adelantar investigaciones serias sobre el asunto. Es posible encontrar algunos datos en internet sobre los resultados, por ejemplo, de las pruebas Saber (**Rojas & Correa**, 2014) o de las Olimpiadas Colombianas de Matemáticas. Por otra parte, en el 2016 se creó la Red Colombiana de Mujeres Científicas (<https://www.facebook.com/MujerCientificaColombia/>), cuyo objetivo es “incentivar en las niñas la opción de dedicar su vida profesional a la investigación científica y surge de la preocupación por la falta de más mujeres que se dediquen a la ciencia” (<http://www.elespectador.com/noticias/ciencia/nace-red-colombiana-de-mujeres-cientificas-articulo-625715>). El proceso de constitución legal de dicha Red ha contado con el apoyo de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Ángela Camacho, física egresada de la Universidad Nacional, PhD en este campo, docente de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes y miembro de la Academia, es la actual presidenta de la Red, que hoy integra a 39 científicas. Se han realizado numerosas actividades para visibilizar a las científicas colombianas y promover la formación en ciencias de las niñas y jóvenes de nuestro país. Este trabajo pretende, entre otras cosas, aportar un grano de arena en este camino.

Mujeres pioneras en matemáticas

De manera muy sucinta voy a mencionar a las mujeres matemáticas rescatadas del olvido desde el pasado remoto de la escuela pitagórica hasta comienzos del siglo XX (**Sánchez**, 1988). En internet hoy es posible encontrar muchas páginas dedicadas a ellas, y cada día surgen nuevos nombres mencionados en los artículos y libros sobre el tema, como puede verse en la bibliografía que cito. A continuación hago un breve recuento de algunas de las mujeres que han dejado su impronta en el campo de las matemáticas.

Como ya se mencionó, Téano de Crotona (siglo V a.C.) fue una de las primeras filósofas y matemáticas de la historia. Al parecer escribió varios tratados de filosofía, matemáticas y medicina y a ella se le atribuye el teorema matemático de la “proporción áurea”. Defendió, asimismo, el papel de la mujer como esposa y madre <http://www.mujeresenlahistoria.com/2013/02/la-pitagorica-teano-de-crotona-siglo-vi.html>.

Hipatia, hija del matemático y astrónomo Teón, nació en Alejandría (370-415). Se cree que ayudó a su padre a escribir los comentarios al *Almagesto* de Tolomeo, a los *Elementos* de Euclides y a las *Cónicas* de Apolonio, pero sus trabajos se encuentran perdidos. Dedicó su vida a la filosofía, las matemáticas y la astronomía, y fue asesinada por cristianos fanáticos que la consideraban satánica.

La francesa Gabrielle Emilie de Breteuil, Marquesa de Chatelet (1706-1749), fue hija de un funcionario francés rico y poderoso, quien, reconociendo las capacidades intelectuales de su hija, la educó en varias lenguas y en matemáticas, campo al cual se dedicó desde los 27 años. Fue amante de Voltaire, quien la convirtió en una ferviente anglófila, por lo cual se dedicó al estudio de la obra de Newton y tradujo al francés sus *Principia*, con extensos y valiosos comentarios y adiciones redactados con la ayuda del físico Alexis Clairaut (1713-1765). También estudió cuidadosamente a Leibniz y de él publicó *Las instituciones de la física*.

La italiana Maria Gaetana Agnesi (1718-1799), hija de un profesor de matemáticas de la Universidad de Bolonia, quien la educó desde pequeña, manejaba varios idiomas y fue una gran defensora de la educación superior para la mujer. Estudió las matemáticas de Descartes, Fermat, Newton, Leibniz, Euler y los Bernoulli, lo cual le permitió escribir un texto para la enseñanza del cálculo diferencial e integral titulado “*Instituciones analíticas para el uso de la juventud italiana*”, publicado en 1748 en dos volúmenes. Este fue el primer texto para la enseñanza del cálculo diferencial e integral. A pesar de haber recibido el reconocimiento de la Academia de Ciencias de París en 1749, irónicamente es recordada por una curva cúbica llamada *La bruja de Agnesi* (http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bruja_de_Agnesi.gif#mediaviewer/File:Bruja_de_Agnesi.gif). La Academia de Ciencias de Bolonia la eligió como uno de sus miembros.

La matemática francesa Sophie Germain (1776-1831) estudió matemáticas a escondidas de sus padres y publicó artículos sobre sus análisis bajo el seudónimo de M. Leblanc. Sostuvo comunicación tanto con Lagrange como con Gauss quienes, al descubrir quién era su interlocutora, le expresaron su admiración y solicitaron para ella un doctorado *Honoris causa* que no alcanzó a recibir, pues murió tempranamente de cáncer. Hizo aportes significativos a la teoría de números y la teoría de la elasticidad.

Augusta Ada Byron, Condesa de Lovelace, fue la hija (1815-1852) de Lord Byron y Anna Isabella Milbanke, una rica heredera inglesa educada en matemáticas y astronomía que se preocupó por la educación de su hija en estos temas.

Entre sus tutores se contaron Charles Babbage (1791-1871), precursor de los computadores, y el ingeniero italiano Luigi Federico, conde de Menabrea, quien publicó un trabajo sobre las máquinas de Babbage, el cual fue mejorado sustancialmente por Lady Lovelace en 1843. Babbage y Ada quedaron relegados al olvido casi completo hasta que las computadoras fueron reinventadas después de la Segunda Guerra Mundial. En 1961, el Barón Bertram V. Bowden, pionero de la computación en Inglaterra, reeditó los escritos de 1843 y estos fueron publicados en forma de libro por Dover con el título de “Charles Babbage and his calculating machines”, trabajo en el cual la Condesa de Lovelace fue reconocida un siglo después como pionera de las máquinas calculadoras.

La rusa Sonya Kovalevska (1850-1891) fue la primera matemática de importancia en su país y la primera mujer que consiguió una plaza de profesora universitaria en Europa. Nació y se crio en el seno de una familia gitana rusa de buena formación académica. Entre sus trabajos figuran los siguientes: “Sobre la teoría de las ecuaciones diferenciales”, que aparece en el Journal de Crelle, y “Sobre la rotación de un cuerpo sólido alrededor de un punto fijo”, por el cual obtuvo un importante premio otorgado por la Academia de Ciencias de París en 1888. Sin embargo, en Rusia no fue aceptada para estudiar en la universidad y, como no era bien visto que las mujeres viajaran solas, se casó para poder viajar a Alemania donde fue alumna de Weierstrass.

La alemana Emmy Noether (1882-1935) estudió matemáticas en la Universidad de Erlangen-Nüremberg, donde su padre impartía clases. Fue invitada a formar parte del Departamento de Matemáticas de la Universidad de Gotinga, pero a ello se opuso el Departamento de Filosofía. Sin embargo, ejerció como *Privatdocent* impartiendo los cursos de David Hilbert (1861-1943), quien le ofreció todo su apoyo. Es conocida por sus contribuciones de fundamental importancia en los campos de la física teórica y el álgebra abstracta. Hilbert y Einstein, entre otros, la consideraron la mujer más importante en la historia de las matemáticas. Revolucionó las teorías de anillos, cuerpos y álgebras, y es autora del teorema de Noether, el cual explica la conexión fundamental entre la simetría en física y las leyes de conservación. En su libro, **Byers & Williams** (2010) le hacen un especial reconocimiento.

Prejuicios contra las matemáticas

Aunque es difícil encontrar un ser humano que no haya tenido contacto con las matemáticas, y se sabe que es una disciplina necesaria en la mayoría de los campos científicos y técnicos, hay mucho desconocimiento acerca de qué son las matemáticas y qué hacen los que se dedican a su estudio. El reconocido matemático del grupo Bourbaki, Jean Dieudonné (1906-1992) afirma que “algunos científicos destacados en otros campos sólo cuentan a menudo con nociones aberrantes acerca del trabajo de los matemáticos.” (Dieudonné, 1989), lo cual ratifica **Ernest** (2000):

“Generalmente, las matemáticas son consideradas como algo difícil, frío, abstracto, teórico y que se escapa a la razón, pero a la vez como algo importante y característico del género masculino. Además, se las considera remotas e inaccesibles para todos aquellos que no sean muy inteligentes o que no tengan la mente preparada para las matemáticas. En el Reino Unido hay muchas personas que en su vida profesional utilizan a diario matemáticas a un alto nivel de competencia para realizar cálculos, hacer gráficos y para trabajar con su ordenador y aun así siguen diciendo que no se les dan las matemáticas. En comparación con la desgracia de ser analfabeto, el ‘anumerismo’ es exhibido en muchos casos con orgullo entre las personas cultas de los países anglosajones occidentales.”

Para Dieudonné, “un matemático es alguien que ha publicado al menos la demostración de un teorema no trivial”. Al respecto habría que decir que lo que antes se hacía por talento y por consagración a la disciplina, hoy son características que debe tener quien opta a un doctorado y va a trabajar en una institución universitaria de buen nivel donde se haga investigación en matemáticas. Pero son muchos los matemáticos de profesión que, así no hayan demostrado teoremas originales, han aportado al desarrollo de la disciplina desde otros escenarios como la docencia, la publicación de textos, o apoyando el avance de las matemáticas en instituciones o asociaciones, por lo cual todos ellos deben obtener reconocimiento.

En 1886, la Universidad de Columbia otorgó el primer grado de PhD en matemáticas a la matemática norteamericana Winifred Edgerton. En los siguientes 40 años, obtuvieron ese mismo grado otras 99 mujeres, entre ellas, Christine Ladd-Franklin, quien recibió su grado en 1926 después de haber sido rechazada anteriormente por la Universidad Johns Hopkins por el hecho de ser mujer (<http://americanhistory.si.edu/blog/2013/03/finding-female-pioneers-in-mathematics.html>).

El trabajo de **Henrion** (1997), como ya anoté, está dedicado a explorar las dificultades que una mujer de nuestro tiempo puede tener para desempeñarse como profesional de las matemáticas en sus más altos niveles. A través de las entrevistas que sostuvo con diez destacadas matemáticas norteamericanas **Henrion** logra refutar los mitos más populares acerca de las matemáticas y de quienes nos dedicamos a ella. Así que la reflexión sobre la baja participación femenina en los niveles superiores de la disciplina matemática tiene este ingrediente adicional que la diferencia de la reflexión general sobre ciencia y género, o sobre física y género, o química y género, es decir, los prejuicios en torno a las personas que se dedican a las matemáticas que ya mencioné.

El problema de las matemáticas y el género ocupa un lugar particular en las reflexiones sobre ciencia y género. Una simple búsqueda en internet refleja la inquietud generalizada en Estados Unidos, Canadá y Europa sobre la baja participación de las mujeres en las carreras de ciencias, aunque en áreas como la biología o la química la brecha entre la participación de hombres y mujeres no es tan

acentuada. Una manera de afrontar el problema ha sido la creación de asociaciones de mujeres matemáticas, físicas, químicas, o biólogas, entre las cuales cabe mencionar la *Women in Biology*, la *Association for Women in Science – AWIS*, la *Association for Women Geoscientists – AWG*, la *National Association of Women Pharmacists – NAWP*, el *Women Chemists Group*, la *Association for Women in Mathematics – AWM*, la *American Association of Physics Teachers*, la *Women in Physics – WIP*, el *ASA Committee on Women in Statistics*, la *Com Ciência – Mulheres na Ciência*, y la *Women in Astronomy – CSWA*. La queja generalizada en estas asociaciones es que la representación femenina es muy baja, y uno de sus objetivos es estimular el estudio de la ciencia entre las mujeres. Por otro lado, se afirma que no hay equidad en cuanto a la remuneración salarial, pues la de las mujeres está por debajo de la de los hombres en los casos en que logran posiciones en universidades o en la industria. La situación es similar en las asociaciones de Canadá, Gran Bretaña y la Unión Europea, en donde se han hecho varios estudios sobre los niveles de participación femenina que expresan la preocupación por los bajos niveles de participación femenina y mencionan las acciones que se están desarrollando para mejorarlos. En este contexto es válida la pregunta sobre cómo son las cosas en nuestro país.

¿Qué pasa en Colombia?

En 1892, Soledad Acosta de Samper (1833-1913) presentó un trabajo titulado “Aptitud de la mujer para ejercer todas las profesiones” en el Congreso Pedagógico Hispano-Lusitano-Americano celebrado en Madrid, en el cual intenta resolver la siguiente pregunta: ¿cuál es la misión de la mujer en la época actual? Afirma a este respecto la connotada escritora:

“Se trata aquí de averiguar si la mujer es capaz de recibir una educación intelectual al igual del hombre, y si sería conveniente darla (sic) suficiente libertad para que pueda (si posee los talentos necesarios) recibir una educación profesional.”

Para sustentar la tesis de que la mujer tiene las mismas capacidades que el hombre, da ejemplos del desempeño de las mujeres en diversos campos. Dedicó una parte de la segunda sección de su memoria a las mujeres dedicadas a las ciencias: las matemáticas, la astronomía, la botánica, la zoología, la geología y la arqueología, y dice, “Todas estas damas no son aficionadas no más a estudios serios, sino profesoras cuya opinión es acatada por sabios.” Termina su escrito afirmando que en el siglo que “empezará en breve” la mujer tendrá la libertad para escoger entre los “recintos científicos que hasta el día de hoy solo frecuentaban los hombres” y “las prerrogativas que en premio de su sumisión y humildad habían gozado en el mundo civilizado desde la Edad Media”.

Es durante la República Liberal que en nuestro país se da acceso a la mujer a los estudios de bachillerato. Este paso abrió las puertas para su acceso a la universidad. En el estudio de **Cohen**, “Mujeres a la vanguardia” (2001), se

incluyen entrevistas a las primeras mujeres colombianas que tuvieron acceso al bachillerato y a la universidad. La autora señala que:

“Hacia mediados de la década del sesenta el número de mujeres graduadas en las universidades colombianas había aumentado apreciablemente y en forma continua: de seis que obtuvieron sus títulos en 1938, a 232 en 1955 y a 915 en 1965”.

Las mujeres colombianas comenzamos a entrar masivamente a la universidad apenas en los años sesenta del siglo XX; irrumpimos en las aulas de todas las carreras de la Universidad Nacional. La presencia femenina, así fuera escasa, se notaba incluso en las carreras más tradicionales y habitualmente masculinas como la ingeniería, la medicina o el derecho. En esa década se fundó la actual Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional que, gracias a la Reforma Patiño, reunía en una sola entidad las distintas carreras de ciencias básicas con orígenes diversos en la Universidad. Las mujeres teníamos una presencia significativa en las carreras de la Facultad: biología, estadística, farmacia, física, geología, matemáticas y química. En el siguiente cuadro se presenta la forma en que las mujeres ingresaron a las carreras de ciencias simultáneamente con los hombres, lo cual se refleja en la fecha de los primeros graduados (**Sánchez**, 2004).

Programa	Año de fundación	Año del primer graduado	Año de la primera graduada
Química	1939	1943	1944
Matemáticas	1951	1951	1966
Geología	1956	1959	1960
Física	1961	1966	1970
Estadística	1958	1966	1968
Biología	1966	1967	1968

La carrera de matemáticas en Colombia se fundó en 1951 como Licenciatura en Matemáticas Superiores. Para ingresar al programa se requería haber cursado y aprobado todas las asignaturas de matemáticas de la carrera de ingeniería. El programa continuaba con cursos avanzados en álgebra, análisis y topología. El título de licenciado en ciencias matemáticas se le otorgaba a quienes hubieran aprobado todas las asignaturas y presentado una tesis. Al año siguiente de su apertura, la especialización se convirtió en una carrera profesional de cinco años, a la cual se podía acceder con el título de bachiller. Con este título se graduaron entre 1951 y 1959 seis matemáticos: Pablo Casas Santofimio (1951), Luciano Mora (1953), Erwin von del Walde (1955), José Ignacio Nieto (1956), Guillermo Restrepo (1959) y Alberto Campos (1959).

Con la fundación de esta licenciatura, gracias al entusiasmo de Julio Carrizosa Valenzuela (1895-1974), fundador de la primera Facultad de Ciencias en 1946 bajo la rectoría

de Gerardo Molina, el italiano Carlo Federici (1906-2005), vinculado desde 1948 a esa facultad, y Pablo Casas (1927-1983), comenzaron lo que **Takahashi** (1990) ha dado en llamar “la década dorada de las matemáticas”, ya que en 1952 se fundó la primera revista especializada en matemáticas en el país, la Revista de Matemáticas Elementales, por iniciativa del matemático húngaro Juan Horvath (1924-2015), vinculado como profesor a la Universidad de Los Andes. En 1955 se funda la Sociedad Colombiana de Matemáticas y en 1956 el Departamento de Matemáticas y Estadística de la Universidad Nacional, el cual se convirtió en Facultad en 1958. En 1960 tres jóvenes estudiantes de matemáticas e ingeniería, Jaime Lesmes y los hermanos Carlos y Germán Lemoine, consideraron que su título debía ser el de matemático, ya que en Colombia las licenciaturas están asociadas con la educación básica y media y en la carrera no se consideraban asignaturas de pedagogía ni de didáctica de las matemáticas. Esos tres jóvenes obtuvieron sus títulos de matemáticos y de ingenieros en 1961.

A finales de 1960 comenzó a expresarse en otras universidades colombianas la inquietud por formar matemáticos y licenciados en matemáticas bajo la influencia directa de los primeros egresados de la Universidad Nacional. La primera en hacerlo fue la Universidad de Los Andes, en 1964, seguida por la Universidad del Valle, que creó su programa en 1967, por la Universidad de Antioquia, cuya carrera de matemáticas se inició en 1969, y por la Universidad Javeriana en 1970.

Colombianas pioneras en matemáticas

“Las mujeres y las matemáticas, una dupla para destacar” es la tesis de pregrado de **Romero-Álvarez** (2008) en la Universidad Pedagógica Nacional. Este es un estudio serio que aborda el problema de las matemáticas y el género, y que registra 97 reconocidas matemáticas en diferentes áreas de la disciplina. **Romero-Álvarez** hizo un sondeo con algunos reconocidos profesores de matemáticas de la Universidad Pedagógica y de la Universidad Nacional para indagar sobre las matemáticas más reconocidas en nuestro país, y los siguientes fueron los nombres de las más destacadas: Myriam Muñoz de Osak, Sonia Sabogal, Tatiana Toro, Clara Helena Sánchez Botero, Mary Falk de Losada, Débora Tejada, Myriam Margarita Acevedo, Doris Hinestroza Gutiérrez, Olga Lucia León, Myriam Ortiz, Lucymar Nova y Clara Marina Neira, todas profesoras de larga trayectoria en Colombia, salvo Tatiana Toro, radicada en los Estados Unidos hace ya varios años. Entre estas escogió a tres, las más “votadas”, para hacerles una entrevista: María de Losada, Doris Hinestroza y Clara H. Sánchez. Esta tesis constituye, sin duda, un reconocimiento a las mujeres dedicadas a las matemáticas tanto en Colombia como en el exterior. Varias de ellas son, justamente, las protagonistas de este trabajo.

La presentación que hago de las colombianas pioneras en matemáticas, particularmente de las primeras que obtuvieron un doctorado, se basa en sus propios relatos, y por eso

no tienen una estructura uniforme. Es de anotar que el primer título de doctor en Colombia se otorgó en la Universidad Nacional a la química Margot Suárez bajo la dirección de la profesora Carmenza Duque. El primer doctorado en matemáticas se otorgó a José Francisco Caicedo en 1996, y el tercero a Margarita Ospina en el 2000, con lo cual se convirtió en la primera mujer en obtener el doctorado en matemáticas en Colombia. Así pues, las pioneras obtuvieron su doctorado por iniciativa propia en el exterior, ya que en el país todavía no había estudios de doctorado y las universidades no lo exigían para ingresar en ellas como docentes.

Dos hermanas, Clara y Fabiola Rodríguez, fueron las primeras colombianas en obtener el título de “Matemático” en Colombia. Clara lo obtuvo en 1966 (Acta No. 15) y Fabiola en 1970 (Acta No. 29). Ambas se vincularon después de su graduación al Departamento de Matemáticas de la Universidad Nacional, donde permanecieron hasta su retiro. Clara hizo una maestría en matemáticas en la Universidad de Tulane y fue gran colaboradora del profesor Yu Takeuchi (1926-2004) en la edición de la revista Matemáticas Enseñanza Universitaria. Fue la primera en hacer un curso de probabilidad para la carrera de estadística y la primera en publicar un estudio sobre la historia de las mujeres matemáticas (**Rodríguez de Takahashi**, 1977), planteándose las siguientes preguntas: ¿cuántas mujeres han dejado su nombre en la historia de las matemáticas?, ¿cómo lo lograron y qué hicieron?, ¿se discrimina hoy a la mujer que trabaja en matemáticas? A la primera de estas preguntas respondió reseñando la historia de las pioneras en matemáticas que he mencionado antes, especialmente la de Emmy Noether. Frente a la siguiente pregunta, aunque reconociendo que hoy hay posibilidades para que la mujer se desempeñe en matemáticas, no deja de señalar los prejuicios que subsisten sobre su desempeño.

Nacida en Ibagué, María Margarita Botero de Meza ingresó a la Universidad de Los Andes a la carrera de ingeniería eléctrica. Allí el profesor Henry Yerly (1901-1984) “empezó a reclutar estudiantes interesados en las matemáticas para que tomaran cursos avanzados de la carrera que estaban planeando abrir. Yo fui una de esos, junto con varios de mis compañeros de ingeniería”. Después de graduarse en 1967, se vinculó a la Universidad de Los Andes como profesora y al año viajó a Alemania con una beca y allí obtuvo un Diploma en matemáticas. Regresó en 1970 a Los Andes, pero en 1974 renovaron su beca y volvió a Alemania a continuar el doctorado con su marido y su hija de dos años. Obtuvo el título de *Doktor Der Naturwissenschaften* de la Technische Universität de Clausthal en 1975. Regresó a la Universidad de Los Andes y desde entonces se ha dedicado a trabajar por las matemáticas y la educación en el país. El decano de la Facultad de Artes y Ciencias de Los Andes le ofreció la jefatura del Departamento de Matemáticas, la cual aceptó, pues, según sus propias palabras, era un reto al que “no me pude negar”. Fue directora del Departamento de Matemáticas y gestora de la división de Ciencias y Artes

en las facultades de Ciencias Naturales y Matemáticas y de Ciencias Sociales y Filosofía durante el periodo de 1984 a 1993. Fue la primera decana de la Facultad de Ciencias. Pasó a dirigir “Una Empresa Docente”, centro de educación matemática fundado en Los Andes por Pedro Gómez y luego volvió al Departamento de Matemáticas donde permanece vinculada como profesora emérita desde el 2000. Su mayor orgullo es haber participado en numerosos proyectos interesantes en el área de la educación a través de cursos de capacitación para maestros, talleres y congresos en el país y en el exterior. En este sentido, la maestra dice: “Recuerdo en particular el GTM, Grupo de Trabajo en Matemáticas, y el Comité para el mejoramiento de la enseñanza y la investigación en ciencias básicas, donde junto con colegas de la Nacional, el Valle y la Universidad de Antioquia como Alonso Takahashi y Andrés de la Torre, entre otros, tratamos de hacer un plan de desarrollo de las matemáticas en Colombia, gestionamos préstamos del BID, tratamos de apoyar las colecciones de revistas de matemáticas y mil quijotadas más”. Resalta de manera especial el haber participado hasta hoy en algunos proyectos cuyo impacto consideró muy importante: su labor como vicepresidenta de la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia (ACAC), su gestión en Expociencias y, especialmente, en Expociencia juvenil y Maloka, así como su participación en el inicio y desarrollo de Colfuturo como miembro del comité académico desde su fundación, y en la Asociación Alianza Educativa, AAE, proyecto conjunto de Los Andes y los colegios San Carlos, Nogales y Nueva Granada de Bogotá, mediante el cual administra cinco escuelas en concesión donde estudian más de seis mil niños. Actualmente dirige un proyecto de Los Andes y el Ministerio de Educación cuyo objetivo es crear una red curricular para las matemáticas en los grados primero a once que será publicada en forma de hipertexto y que está sustentada en las reformas curriculares recientemente adoptadas en el mundo, el cual le servirá a los docentes para la construcción y el desarrollo de su plan de aula. La doctora Botero afirma categóricamente: “¡Nunca me sentí ni me he sentido menos, ni por mujer, ni por latina, ni por haber estudiado en el trópico, ni por nada!”

Shirley Bromberg se graduó en 1971 en la Universidad Nacional y se vinculó como profesora al Departamento de Matemáticas. Con una comisión de estudios viajó a México donde obtuvo su maestría y luego su doctorado en el Departamento de Matemáticas del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (Cinvestav) bajo la dirección de Juan José Rivaud, con quien también escribió un libro sobre análisis diferencial. Es profesora de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM) desde 1989. Ha tenido una destacada participación en la labor docente en la licenciatura y la maestría de la UAM a través de sus cursos y en la elaboración de textos y materiales didácticos y programas y en el trabajo de coordinación. También ha adelantado una amplia labor de difusión de las matemáticas a través de artículos y conferencias,

y de su labor editorial. Su trabajo de investigación abarca tres áreas: la teoría de singularidades, la geometría semi-riemanniana y los sistemas dinámicos, sobre los cuales ha escrito diez artículos y dos libros y ha impartido cursos y conferencias en congresos internacionales en Colombia, Guatemala, Nicaragua, Estados Unidos, Alemania, España, Polonia, Uzbekistán y Brasil, así como en numerosos congresos nacionales. También ha realizado tres estancias de investigación en la Universidad de Montpellier, Francia. He incluido algunas de sus publicaciones en la bibliografía (**Bromberg**, 1976, 2000, 2004, 2007a, 2007b, 2008).

Myriam Muñoz, por su parte, se graduó como matemática en 1971 en la Universidad Nacional. Con una beca del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) viajó a Alemania para estudiar allí después de ser una de las diez personas seleccionadas entre 3.000 aspirantes de todo el mundo. Entre las diez seleccionadas finales había otra colombiana, Laura Martignon. En Alemania obtuvo los siguientes títulos: el *Diplom Mathematiker* de la Universidad Johannes Gutenberg de Maguncia en 1978 y el *Doktor der Naturwissenschaften Nach Mathematik* de la Universidad Ruhr de Bochum en 1996, en la cual se le entregó la distinción *Magna Cum Laude*. Estando allí conoció a su marido turco y se fue a vivir a Turquía. Regresó a Colombia y aprobó el concurso para docentes de la Universidad Nacional. Sus áreas de interés son el análisis y el análisis estocástico. Fue presidenta de la Sociedad Colombiana de Matemáticas entre 1988 y 1990, única mujer que ha ocupado el cargo desde su fundación en 1955, y durante su periodo se destaca el aumento significativo del número de socios. Perteneció al Consejo Directivo Nacional de la ACAC entre 1988 y 1990 y fue segunda vicepresidenta de la Asociación Latinoamericana de Matemáticas entre 1990 y 1994. Durante su vinculación a la Universidad Nacional dirigió siete trabajos de grado en matemáticas, dos de especialización y dos de maestría. Ha participado en congresos, simposios y coloquios a nivel nacional e internacional y tiene 30 publicaciones, la mayoría de ellas en revistas internacionales, algunas de las cuales menciono en la bibliografía (**Muñoz**, 1992, 1996, 1997, 1998, 2002, 2003). Recibió la distinción de Docencia Excepcional de la Universidad Nacional de Colombia el 17 de diciembre de 2002. Actualmente está “felizmente pensionada”, vive en Villa de Leiva y se dedica a hacer artesanías de todo tipo, teniendo muy presente en todo lo que hace su formación matemática.

Después de su grado en Colombia en 1971, Laura Martignon viajó becada a Alemania, como ya lo anoté. Allí obtuvo en 1975 su Diploma en Matemáticas en la Universidad de Tübingen y en 1978 el Doctorado en Ciencias en la misma universidad. Entre 1982 y 1983 fue profesora visitante del Departamento de Matemáticas de la Universidad Hebrea en Jerusalén. En 1979 se vinculó a la Universidad de Brasilia donde fue nombrada como *Professor emquadrado com Livre Docencia*. En ese país permaneció hasta 1990 ocupando diversos cargos. Entre 1991 y 1993 fue asistente de

investigación en el Departamento de Neuroinformática de la Universidad de Ulm, y allí obtuvo una beca de investigación (*DFG Grant, German Research Community*) que se extendió hasta 1995. Ese año se vinculó como investigadora al Centro de Conducta Adaptativa y Cognición (Centro ABC) de la Sociedad Max Planck en Múnich, donde permaneció hasta el 2003. En 1998 obtuvo una habilitación en neuroinformática en la Universidad de Ulm. Desde el 2003 es profesora de matemáticas y de educación matemática con énfasis en diferencias de género en la Universidad Pedagógica de Ludwigsburg. Sus conocimientos en educación matemática y en modelamiento matemático le han permitido trabajar en equipos interdisciplinarios en física y neurociencias. Sus principales contribuciones se han dado en los campos del razonamiento probabilístico y la toma de decisiones. Con Stefan Krauss y otros colegas del Centro ABC y del Instituto de Matemáticas de la Universidad de Ludwigsburg ha propagado los principios de este Centro en torno a las ventajas de los formatos de información natural y la heurística del razonamiento como temas de la educación matemática en el campo de la educación probabilística. Con varios miembros del Harding Center está propagando la alfabetización de riesgo entre niños y jóvenes. Después de haber analizado el razonamiento probabilístico durante décadas, hoy también colabora con Keith Stenning en sus estudios sobre el juicio libre de probabilidades basado en lógicas derogables y su impacto en la educación matemática y en la relación entre género y educación matemática en torno al cual dirige un proyecto en su Universidad y ha fundado la publicación *Mathematik und Gender* (https://en.wikipedia.org/wiki/Laura_Martignon). En la bibliografía destaco algunas de sus publicaciones más recientes (Martignon, 1999, 2008a, 2008b, 2009). Debe señalarse, además, que ha obtenido las siguientes patentes: *Method for the detection of temporal patterns in the activity of spiking neurons*, L. Martignon-G. Deco, *German Patent Office* (DE 19701931 C1, MPG & Siemens); *Redundancy detector: Method for the detection of redundancy in the activity of spiking neurons*, G. Deco-L. Martignon, *German Patent Office* (DE 19701931 C1, MPG & Siemens), y *Correlator: A user-friendly software for detecting neural assemblies*, L. Martignon, G. Deco, 1996, *German Patent Office*.

Aleida Espinosa, por su parte, es la primera mujer graduada en matemáticas en la Universidad del Valle, título que obtuvo en 1973. Realizó estudios de maestría y fue docente a la Universidad del Valle hasta su retiro.

Nora Donaldson, nacida como Ana Nora Hurtado, debe su apellido a su matrimonio con Simon Donaldson, matemático inglés que recibiera la Medalla Fields en 1982. Obtuvo su título en matemáticas de la Universidad del Valle en 1979 y en 1982 el de maestría en estadística aplicada de la Universidad del estado de Virginia en Estados Unidos. Hizo sus estudios de doctorado en estadística médica en la Universidad de Maryland, Estados Unidos, donde obtuvo el PhD en 1992. Fue directora de la Unidad de Investigación y

Desarrollo en Bioestadística en el King's College Hospital entre 1999 y 2005, año en que se vinculó al Instituto Dental en Bioestadística de Londres donde trabaja desde entonces. Sus áreas de interés son la bioestadística en odontología, la planeación y evaluación de ensayos clínicos, el modelamiento estructural, el muestreo y las encuestas. Algunas de sus publicaciones están incluidas en la bibliografía (Donaldson, 2009, 2000b, 2009c, 2009d, 2010, 2011).

Débora Tejada es la primera graduada de la carrera de matemáticas de la sede de Medellín de la Universidad Nacional, en 1976. Aunque ingresó a la carrera de ingeniería, allí fue “reclutada” para estudiar matemáticas. Obtuvo una beca en Montpellier donde hizo el doctorado en matemáticas en la Universidad de Ciencias y Técnicas de Languedoc, y en 1981 obtuvo un doctorado de tercer ciclo. Regresó a Colombia y se vinculó como docente de matemáticas en las Universidades Nacional y de Antioquia. Allí conoció a su marido, Jorge Cossio, y juntos viajaron en comisión a los Estados Unidos para hacer un programa de doctorado. La doctora Tejada se graduó en 1993 con una tesis en topología con especialidad en cubiertas ramificadas en la Universidad del Norte de Texas. Sus áreas de interés son la topología y la teoría de nudos, campos en los que ha publicado, por lo menos, 20 trabajos en revistas nacionales e internacionales o en capítulos de libro. Ha participado en seis proyectos de investigación financiados por Colciencias, y dirigió ocho tesis de maestría, entre ellas las tres primeras producidas en la Maestría en Matemáticas de la sede de Medellín de la Universidad Nacional de Colombia. Ha dado más de 50 conferencias en diversos eventos de carácter nacional e internacional, y en el 2010 fue invitada como ponente al Congreso Internacional de Matemáticas realizado en Hyderabad, India. En la bibliografía destaco varias de sus publicaciones (Tejada, 2001, 2002, 2004, 2005, 2006, 2011). Es profesora emérita de la Universidad Nacional, sede Medellín, desde el 2011, y estuvo vinculada al proyecto “Plan de mejoramiento de la enseñanza de la matemática en las instituciones educativas de Antioquia”, durante la gobernación de Sergio Fajardo. Es hija de dos ingenieros, José Tejada Sáenz (1919-2011) y Sonny Jiménez (1922-2014), y su madre fue la primera mujer colombiana que obtuvo el título de ingeniera civil en Colombia, en 1946, en la Facultad de Minas de la Universidad Nacional. Débora destaca el valor de su familia en su formación.

Doris Hinestroza se graduó como Matemática de la Universidad del Valle en 1977 y fue la primera en obtener la maestría de esa misma Universidad en 1982. Obtuvo una beca y realizó estudios de maestría y doctorado en la Universidad de Cincinnati y obtuvo sus grados en 1990 y 1992, respectivamente. Su área de especialización en matemáticas aplicadas es la de problemas inversos mal puestos. Es Profesora distinguida y Maestra universitaria de la Universidad del Valle donde ha ocupado varios cargos, entre otros, el de Directora del Departamento de Matemáticas, Decana de la Facultad de Ciencias y Directora del Posgrado.

Las dificultades económicas de su infancia y juventud no fueron obstáculo para lograr sus objetivos. Desde pequeña percibió que le gustaban las matemáticas y ser “maestra”. Así que, aunque es investigadora destacada en sus temas de interés, valora de manera especial su ejercicio como docente. Lidera la Asociación Colombiana de Mujeres Matemáticas, consciente de que es necesario trabajar por la comunidad matemática colombiana y particularmente por el estímulo a las niñas y jóvenes para que se formen en esta disciplina. En la bibliografía se destacan varias de sus publicaciones (**Hinestroza**, 2002, 2004, 2013, 2013b, 2013c, 2017).

Margarita Ospina Pulido afirma que, “Desde el inicio de la carrera en Matemáticas en 1979, donde éramos nueve o diez mujeres entre 80 admitidos, se hizo presente la constancia y la tenacidad femenina para culminar con éxito los estudios. Los graduados de esa cohorte fuimos alrededor de unos diez y entre ellos tres mujeres. En la maestría, aunque no recuerdo bien, las proporciones de hombres a mujeres estaban más equilibradas, así como su índice de graduación. Al abrirse el primer programa de doctorado en Colombia en la Universidad Nacional, sede Bogotá, eran muchas las expectativas sobre los primeros admitidos y los primeros graduados. Fuimos admitidos 11 aspirantes y entre ellos tres mujeres: Clara Neira, Sonia Sabogal y yo. A decir verdad, me sorprendió ser admitida, porque aunque mis calidades académicas las había demostrado en la carrera y la maestría, en ese momento era una madre de familia con dos hijos de 3 y 4 años que había dejado en receso sus actividades académicas durante cuatro años. Sonia, otra de las candidatas, también era madre de dos hijos de aproximadamente 3 y 10 años. De esa cohorte nos graduamos cinco personas; dos hombres y las tres mujeres. Las tres trabajamos arduamente con unos directores de tesis reconocidos por sus niveles de exigencia: los doctores **Januario Varela** y **Carlos Ruiz**. Nunca sentí discriminación ni a favor ni en contra. **Colciencias** y la **Fundación Mazda** también creyeron en nosotras, pues Sonia y yo fuimos becarias de las dos entidades. También destaco que mis logros no son solo míos, hacer un doctorado en las condiciones que yo lo hice requiere de un esposo y padre de mis hijos excepcional: mi colega y esposo **Lorenzo Acosta**”. Margarita obtuvo su título de pregrado en 1984, durante un tiempo trabajó como docente en varias universidades en Bogotá: la Universidad Distrital, la Universidad de los Andes y la Universidad Javeriana. En 1994 ingresó al Departamento de Matemáticas de la Universidad Nacional en Bogotá, al cual sigue vinculada. Sus áreas de interés son la topología, la teoría de categorías, y la enseñanza y la evaluación en matemáticas. Desde hace unos años se dedica especialmente a estudiar el impacto, la evolución y el mejoramiento de los cursos de nivelación en matemáticas básicas de la Universidad Nacional, sede Bogotá. Fue constructora y evaluadora de preguntas abiertas de matemáticas en las pruebas del Examen de estado de calidad de la educación superior entre 2005 y 2009. Actualmente es miembro del equipo de constructores de las pruebas de admisión de la Universidad

Nacional y del equipo de construcción de las pruebas de eficiencias en matemáticas de la Facultad de Ciencias de esa universidad. Por sus calidades docentes recibió la distinción de Docencia meritoria de la Universidad Nacional, sede Bogotá, en el 2013. En la bibliografía se destacan algunas de sus publicaciones (**Ospina**, 1999, 2000, 2004, 2016).

Conclusiones

Las mujeres colombianas del siglo XX no solo llegaron a los recintos de la ciencia sino que rechazaron aquellas prerrogativas que tanto valoraba doña Soledad. El ingreso de la mujer colombiana a la universidad se da en los años 30, con la llegada de los liberales al poder y la reforma de la educación de **López Pumarejo**. La Universidad Nacional se reorganizó mediante la Ley 68 de 1935, lo cual también fue un factor decisivo para el cambio. Una de las primeras en aprovechar esta oportunidad fue **Sonny Jiménez de Tejada**, quien, como ya anoté, fue la primera graduada en ingeniería civil en la Escuela de Minas.

Creo que las mujeres somos más persistentes para lograr nuestros objetivos. Creo que asumimos los múltiples papeles que debemos desempeñar como esposas, madres, hijas, amantes, novias, amigas, sin descuidar ese otro rol como profesionales responsables y eficientes. Pero creer no basta en la ciencia, hay que demostrar con estudios serios que así es. Por ello es esperanzador que en Colombia comiencen a desarrollarse los estudios de género en la ciencia y en las matemáticas (**Rojas & Correa**, 2014).

Conflicto de intereses

La autora declara no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Acosta de Samper, S.** (1892) Aptitud de la mujer para ejercer todas las profesiones. Memoria presentada en el Congreso Pedagógico Hispano-Lusitano-Americano celebrado en Madrid.
- Bell, E. T.** (1937) Men of Mathematics. Simon and Schuster Editors.
- Boisseau, A., Chauveau, V., Delon F., Modéc, G.,** (2000) Du côté des mathématiciennes. ALÉAS. Lyon.
- Bromberg S., Rivaud, J.J** (1976) Análisis diferencial. Fondo de Cultura Económica, México.
- Bromberg S., Medina A.** (2008) Geodesically complete Lorentzian metrics on some homogeneous 3 manifolds. *Symmetry, Integrability and Geometry: Methods and Applications*. **4**: 1-13.
- Bromberg, S., López de Medrano, S.** (2007a) Differentiability and composite function. *Singularity Theory*. World Scientific Press. 463-474.
- Bromberg, S., Medina A.** (2007b) A remark on the completeness of homogeneous quadratic vector fields on the plane. *Qualitative Theory of Dynamical Systems*. **6** (2): 181-186.
- Bromberg, S., Medina A.** (2004) Geometry of oscillator groups and locally symmetric manifolds. *Geometriae Dedicata*. **106**: 97-111.
- Bromberg, S.** (2000) A homogeneous space-time model with singularities. *J. Math. Phys.* **41** (12): 8190-8195.

- Byers, N., Williams, G.** (2010). *Out of the shadows. Contributions of twentieth-century women to physics.* Cambridge University Press. Boston, 471p.
- Clarke E.H.** (1884). *Sex in Education or A fair chance for girls.* The Riverside Press, Cambridge. 471p.
- Cohen, L.** (2001). *Colombianas en la Vanguardia.* Editorial de la Universidad de Antioquia. Medellín. 351p.
- Donaldson, N.** (2009). Widening access? Characteristics of applicants to medical and dental schools, compared with UCAS. *British Dental Journal.* **207** (9): 433-445.
- Donaldson, N.** (2009b). Use of the out-of-hours emergency dental service at two south-east London hospitals. *Bmc Oral Health.* **10** (1186): 9-19.
- Donaldson, N.** (2011). Systematic review and assessment of oral health promotion programs in the UK. *European Journal of Dental Education: Official Journal Of The Association For Dental Education.* **15**: 1-8.
- Donaldson, N.** (2010). The Effects of Dental Anxiety and Irregular Attendance On Referral For Dental Treatment Under Sedation Within The National Health Service In London. *Community Dentistry and Oral Epidemiology.* **38** (5): 453-459.
- Donaldson, N.** (2009c). Dental age assessment (DAA): Reference data for British Caucasians at the 16-year threshold. *Forensic Science International.* **189** (1-3): 19-23.
- Donaldson, N.** (2009d). Reliability and cross-cultural validity of a Japanese version of the Dental Fear Survey. *Bmc Oral Health.* **10** (1186): 9-17.
- Dieudonné, J.** (1989). *En honor del espíritu humano.* Alianza Editorial. Madrid.
- Ernest, J.** (1976). Mathematics and sex. *The American Mathematical Monthly.* **83** (8): 595-614.
- Ernest, J.** (2000). Los valores y la imagen de las matemáticas: una perspectiva filosófica. *Matemáticas, cultura y sociedad.* Uno. *Revista de didáctica de las matemáticas.* p. 1-16.
- Halpern, D.F., Benbow, C. P., Geary, D.C. Geary, G., Ruben, C., Hyde, J. S., Gernsbacher, M. A.** (2007). La ciencia de las diferencias sexuales en ciencia y matemáticas. *Psychological Science for the Public Interest.* Association for Psychological Science. **8** (1): 1-51.
- Henrion, C.** (1997). *Women in mathematics,* Indiana, USA: University Press. xxxi+293p.
- Hinestroza, D., Ganio, C., A Fraguela, A.** (2002). The inverse problem of electrical capacitance and its application to gas-oil. *Wseas Transactions on Systems.* **1** (2): 130.
- Hinestroza, D., Ganio, C.** (2004). Regularization techniques for non-linear problems applied to electrical capacitance tomography. *Aportaciones Matemáticas. Parametric Optimization and Related Topics VII.* **18**: 143-153.
- Hinestroza, D., Aponte Mayor, G., Pleite Guerra, J., Silva, D.F.** (2013). Obtaining the electrical impedance using wavelet transform from the time response. *Ieee Transactions on Power Delivery.* **28** (2): 1242-1244.
- Hinestroza, D., Aponte Mayor, G., Pleite Guerra, J., Silva, D.F.** (2013b). Application of wavelet transform to obtain the frequency response of a transformer from transient signals. Part 1: Theoretical analysis. *Ieee Transactions on Power Delivery.* **28** (2): 1709-1714.
- Hinestroza, D., Olivar, L.E., Peralta Navarro, J.** (2013c). Regularization algorithm within two parameters for the identification of the heat conduction coefficient in the parabolic equation. *Mathematical and Computer Modelling.* **57** (7-8): 1990-1998.
- Hinestroza, D.** (2017). Coefficient identification in the Euler-Bernoulli equation using regularization methods. *Applied Mathematical Modelling.* **41**: 223-235.
- Martignon L., Katsikopoulos, K.V., Woike, J.K.** (2008). Categorization with limited resources: A family of simple heuristics. *Journal of Mathematical Psychology.*
- Martignon, L., Krauss, S.** (2009). Hands-on activities for fourth graders: A tool box for decision-making and reckoning with risk. *Mathematics Education.* p. 227-258.
- Martignon L., de Haan, G., Kamp, G., Lerch, A., Müller-Christ, G., Nutzinger, H.G.** (2008). *Nachhaltigkeit und Gerechtigkeit: Grundlagen und schulische Konsequenzen,* Springer: New York.
- Martignon L., Gigerenzer, T., ABC Group.** (1999). *Simple heuristics that make us smart.* Oxford University Press.
- Muñoz M.** (1992). Discrete time Markov Control Process with discounted unbounded costs: Optimality criteria. *Kybernetika.* **28**: 191-212.
- Muñoz M.** (1996). Nonstandard Construction of Brownian motion and Martingales on Lie Groups. *Dissertations Summaries in Mathematics.* **1**: 259-266.
- Muñoz M.** (1997). Quadratic variation and integration in a two parameter stochastic analysis means nonstandard analysis. *Proceedings of the 51th. Session of the International Statistical Institute.* Istanbul. p. 549-550.
- Muñoz M.** (1998). Lifting theorems for some classes of two parameter martingales. *Revista Colombiana de Matemáticas.* **32** (1): 45-70.
- Muñoz M., Blanco, L.** (2002). *Introducción a la teoría avanzada de la Probabilidad.* Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Muñoz M., Blanco, L.** (2003). *Análisis estocástico.* Notas de clase. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional, Bogotá.
- Osen, L. M.** (1974). *Women in Mathematics.* Cambridge, Massachusetts, and London: The MIT Press.
- Ospina, M., Acosta L, Bateman J, Monsalve S, Isaacs R, Ruiz C.** (1987). Una aproximación booleana a la topología general. *IV Coloquio Distrital de Matemáticas y Estadística,* Bogotá.
- Ospina, M.** (1999). Estructuras de O-categoría generadas por funtores fieles y epi-objetos. *Boletín de Matemáticas.* Nueva Serie. **VI** (1): p. 69-75.
- Ospina, M.** (2000). Una introducción a las O-categorías. *Cursillo XVII Coloquio Distrital de Matemáticas y Estadística,* Bogotá.
- Ospina, M., Buitrago, J.** (2004). Sobre el compactado de Wallman-Frink. *Memorias del XXI Coloquio Distrital de Matemáticas.*
- Ospina, M.** (2016). *Curso matemáticas básicas para ciencias, ciencias económicas e ingenierías.* Colección Notas de clase, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Editorial UN. Primera reimpression 2017.
- Paycha, S., Georgescu, M., Azzali, S.** (2016). *Women of mathematics throughout Europe. A gallery of portraits.* Berlin: Verlag am Fluss. 122p.
- Perdomo, I.** (s.f.) *Matemáticas y género. Una aproximación histórica.* Accesible en: www.oei.es/historico/salactsi/Matematicas yGeneroUnaaproximacionhistorica1.pdf
- Rodríguez de Takahashi, C.** (1977). *Las matemáticas.* Matemática Enseñanza Universitaria. p. 31-41.
- Rojas Betancourt, M., Correa Álvarez, D.** (2014). ¿El género en matemáticas? Un análisis de los resultados de las olimpiadas matemáticas. *Escenarios.* **12** (1): 7-16. Accesible en: repositorio.uac.edu.co/handle/11619/1419

- Romero Álvarez A. A.** (2008). Las mujeres y las matemáticas, una dupla para destacar. Tesis de grado para optar al título de Licenciado en Matemáticas. Universidad Pedagógica Nacional, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Matemáticas.
- Sánchez, C.H.** (1988). Mujeres pioneras en matemáticas. *Notas de Matemática*. **25**: 47-66.
- Sánchez, C.H.** (2004). Mujeres en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional. Memorias del seminario Las mujeres colombianas en el sistema de ciencia y tecnología: obstáculos y logros. ICANH, Bogotá.
- Sánchez C.H.** (2007a). Los ingeniero-matemáticos colombianos del siglo XIX y comienzos del XX. Universidad Nacional, Facultad de Ciencias, Bogotá.
- Sánchez C.H.** (1995). Soluciones no planas a los famosos problemas de construcción. Cuadernillo. XI Coloquio Distrital de matemáticas y estadística.
- Sánchez C.H.** (1996). El Surgimiento de la teoría de conjuntos. Cuadernillo, Coloquio Distrital de Matemáticas y Estadística, Bogotá.
- Sánchez C.H.** (1997). La construcción de los números reales. Cuadernillo. XIV Coloquio Distrital de Matemáticas y Estadística, Bogotá.
- Sánchez C.H.** (1985). Antecedentes trigonométricos de la teoría de conjuntos. *Lecturas Matemáticas*. **5**: 61-78. *Cadernos de Historia e Filosofia da Ciencia*. **10**: 61-69.
- Sánchez C.H., Albis V.** (1999). Descripción del curso de cálculo diferencial de Aimé Bergeron en el Colegio Militar. *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **23** (86): 73-79.
- Sánchez C.H.** (1999). Matemáticas en Colombia en el siglo XIX. *Llull*. **22**: 687-705.
- Sánchez C.H.** (2002). Cien años de historia de la matemática en Colombia 1848-1948. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **26** (99): 239-260.
- Sánchez C.H.** (2007b). Los cuadernos de Julio Garavito. Una antología comentada. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **31**: 253-266.
- Sánchez C.H.** (2007c). Contribuciones a la teoría de números transfinitos. Una introducción. *Mathesis*. **III2**: 345-385.
- Sánchez C.H.** (2009). La introducción de la teoría de conjuntos y la matemática moderna en Colombia. Primera parte: el aporte de los extranjeros. *Mathesis*. **III4**: 265-293.
- Sánchez C.H.** (2012). La historia como recurso didáctico: el caso de los Elementos de Euclides. *Tecne, Episteme y Didaxis*. **32**: 71-92.
- Sánchez C.H.** (2012). Historia de la enseñanza de las matemáticas en Colombia. De Mutis al siglo XXI. *Quipu*. **14**: 109-157.
- Santos, D., Ursini, S., Ramírez, M., Sánchez, G.** (2006) Mathematics achievements: Sex differences Vs. gender differences. In Novotná, J., Moraová, H., Krátká, M. & Stehlíková, N. (Eds.). *Proceedings 30th Conference of the International Group for the Psychology of Mathematics Education*. **5**: 41-48.
- Takahashi, A.** (1990). Estudios sobre el estadio de desarrollo y de inserción social de las disciplinas y áreas del conocimiento. Matemáticas. La conformación de sociedades científicas en Colombia. Misión de Ciencia y Tecnología. MEN, DNP, Fonade. **3** (1): 5-205.
- Tejada D., Salingros N.** (2001). Modularity and the number of design choices. *Nexus Network Journal. Architecture and Mathematics*. **3** (1): 99-109.
- Tejada D., Toro Villegas, M.M., Mike Hilden, M.** (2002). Tunnel number of one knots have palindrome presentations. *Journal of Knot Theory and Its Ramifications*. **11** (5): 815-831.
- Tejada D., Toro Villegas, M.M. Hilden, M., Montesinos J. J.** (2004). Mariposas y 3-variedades. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **28** (106): 71-78.
- Tejada D., Toro Villegas, M.M. Hilden, M., Montesinos J.J** (2005). Representing 3-manifolds by triangulations of S^3 : A constructive approach. *Revista Colombiana de Matemáticas*. **39** (2): 63-86.
- Tejada D., Toro Villegas, M.M. Hilden, M., Montesinos J.J.** (2006). Fox coloured knots and triangulations of S^3 . *Mathematical Proceedings of The Cambridge Philosophical Society*. **141** (3): 443-463.
- Tejada D., Hilden, M., Montesinos J.J.** (2011). Artifacts for stamping symmetric designs. *American Mathematical Monthly*. **18** (4): 327-343.
- Revista National Geographic.** (2017). Género. La revolución. El Panorama cambiante del género. Edición especial. *National Geographic*, enero 2017.

Un *Festschrift* para José Luis Villaveces

Editor: Académico de Número Dr. Luis Carlos Arboleda

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Memorias No. 15: 5-166. Bogotá, D.C., Colombia

Por iniciativa de un grupo de investigadores coordinados por los profesores Carlos Arturo Soto Lombana (Universidad de Antioquia), Carlos Eduardo Maldonado Castañeda (Universidad del Rosario) y por el Académico Luis Carlos Arboleda Aparicio (Universidad del Valle), la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales rindió, en agosto de 2015, un homenaje al profesor y miembro de la Academia, Dr. José Luis Villaveces Cardoso. Se propuso que este fuera a la manera de los *Festschrift* con los que la comunidad científica honra a sus miembros más destacados. En el transcurso de un día, alumnos, colegas, familia y amigos expresaron al Dr. Villaveces sus sentimientos a través de conferencias que resaltaron sus cualidades personales, profesionales y de liderazgo.

Luego de un cuidadoso trabajo editorial liderado por el Académico de Número Dr. Luis Carlos Arboleda, se concluyó en septiembre de 2017 la elaboración de la obra “Un *Festschrift* para José Luis Villaveces”. En este volumen se incluyen las conferencias que cubren muy variados asuntos, desde descripciones sobre su personalidad como profesor y colega, hasta análisis de su sensibilidad social y el vínculo entre ciencia, cultura y humanismo en la figura del profesor Villaveces. Así mismo, se estudian aspectos de hipercomputación biológica, historia, educación y teoría de modelos en química.

La realización de actividades conmemorativas como la que se reproduce en este volumen no parece ser muy común en nuestro medio. Son necesarios elementos tan diversos como un personaje de excepcionales calidades científicas y humanas que se constituya en el centro de la celebración, un grupo de personas convencidas de la importancia de honrar a quienes lo merecen mientras lo pueden disfrutar, y una voluntad férrea para sacar adelante un esfuerzo editorial de considerables proporciones dada la multiplicidad de autores y de asuntos tratados.

El lector puede deleitarse con las amenas descripciones de discípulos y colegas sobre experiencias vividas hace años pero que nunca quedarán en el olvido, y unas páginas más adelante el mismo espectador puede encontrar eruditos tratados de matemáticas, química y seres vivos. Hay varios análisis sobre la vida y la obra de José Luis Villaveces, escritos por personas que compartieron con él algunos de los momentos más importantes de su vida académica. Llama la atención la influencia del homenajeado en campos tales como las ciencias sociales, la cultura y el humanismo.

Uno de los autores es su hijo, Andrés, quien entre otras cosas, también rememora “un té en Mindanao” (conjunto residencial, no localidad geográfica) y la influencia que las conversaciones con su padre tuvieron en su vida. El mismo Dr. Villaveces concluye el libro con sus apreciaciones sobre “La ciencia: una forma de lectura”, texto que también constituyó el cierre con broche de oro no solo del libro sino de la interesante sesión en que la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, sus amigos, su familia y sus colegas le rindieron un *Festschrift* al mejor estilo de las comunidades científicas de otras latitudes.

Enrique Forero

Presidente

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Durante la sesión solemne estatutaria de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, llevada a cabo el 16 de agosto de 2017 en la Academia de la Lengua, se realizó la exaltación de Don Alberto Ospina Taborda como miembro honorario de la Academia y se reconoció a Don Juan Mayr Maldonado como amigo de la Academia.

Reproducimos las palabras de agradecimiento de los dos homenajeados

Palabras de agradecimiento a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales

Alberto Ospina Taborda*

Agradecimiento e inspiración

En diversas ocasiones he tenido el privilegio de disfrutar la cercanía, el calor y la amistad de los miembros de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Pero es en la tarde de hoy cuando se da mi más sentido encuentro con ellos. Este será un acontecimiento para mantener por siempre en mi memoria; lo llevaré en el recuerdo y en el corazón el resto de mis días. La bendición divina y la generosidad de unos amigos de esta Academia me han dado el privilegio de acogerme hoy como uno de sus miembros honorarios. Al recibir este honor y agradecerlo, con humildad y con respeto, me complace compartirlo con mi familia, con mis amigos y con todas las distinguidas personas que aquí nos acompañan.

Siempre he admirado el alto nivel científico de las ilustradas personas que constituyen la Academia de Ciencias, así como su tenacidad y entusiasmo en el cumplimiento de su misión; mi ambición de siempre ha sido apoyar sus esfuerzos y contribuir al logro de sus aspiraciones en pro del avance de la ciencia en Colombia; nunca pensé en alcanzar el honor de sentarme a su lado. Es quizás por ello que me faltan palabras dignas del momento, para agradecer tan honrosa distinción.

Considero este día y este acto un punto de llegada; la culminación de un ascenso en la trayectoria de la vida profesional que comencé como soldado y marinero. Permítanme, entonces, evocar una frase en la oración de gratitud con la cual comenzábamos todos los días las jornadas militares; con ella afirmábamos nuestro amor por la tierra en que nacimos, por nuestros padres y nuestros hijos, por nuestros colegas, amigos y vecinos, por nuestros prójimos.

Con ella nos formamos, más que como militares, como ciudadanos; dice así el comienzo de la oración patria: “¡Colombia, patria mía, te llevo con amor en mi corazón!”. Esta fue, entonces, la oración inspiradora de mis sueños, mis actos y mis propósitos de vida.

Construir la nación que soñamos

Puede ser, igualmente, la fuerza orientadora que nos convoca a todos para construir la nación que soñamos, un país

cada vez más próspero, una sociedad más justa, más feliz y en paz. Podremos alcanzar prosperidad si entendemos y abrazamos el progreso técnico, hijo del conocimiento y de la ciencia; podremos vivir en una sociedad más justa si logramos ponerle un límite al egoísmo individual en favor de la igualdad de oportunidades para todos; podremos vivir en paz si acogemos el perdón, si respetamos el derecho ajeno y las instituciones que nos rigen.

Apreciados amigos, sin tiempo hoy para recorrer esos tres caminos, los invito a unas breves reflexiones sobre el primero: el objetivo estratégico de lograr prosperidad para Colombia. Y a que, por esa ruta de reflexión constructiva, ayudemos a otros compatriotas más idóneos (del gobierno, de la academia y de la sociedad) en su empeño por el logro de los otros dos propósitos, la justicia social y la paz; pues solo con la sinergia de nuestros esfuerzos concertados podremos alcanzar, de la manera más eficaz, esos tres objetivos propuestos.

Prosperidad como objetivo estratégico: innovación y progreso técnico

Primera reflexión: ¿Recuerdan la locomotora de la innovación, esa feliz y sabia metáfora en pos de la prosperidad que nos llenó de ilusiones y de júbilo, a quienes teníamos puestas las esperanzas en el progreso técnico y el desarrollo de Colombia? ¿qué sucedió? ¿le faltó combustible al fallarle sus fuentes de financiación, el presupuesto nacional, el 10% de las regalías? ¿le faltaron los rieles de una política pública y una voluntad genuina por quienes tenían responsabilidad y poder de decisión? ¿se enredó en la maraña de intereses políticos y trabas legales? ¿se erró el concepto de lo que es innovación en algún laberinto del Estado?

Para comenzar a responder estas preguntas era claro que primero había que armar la locomotora, o sea crear la capacidad de innovar. Sabemos que todavía se hacen esfuerzos para que esta máquina de la innovación arranque: nunca es tarde para encontrar y corregir los problemas que no le han permitido avanzar, o para contribuir a darle nuevo impulso, algo más difícil hoy y mañana, con los nuevos recortes presupuestales al sector de ciencia y tecnología.

Sea lo primero tener claridad sobre el concepto de innovación y entender su relación con el desarrollo de la ciencia y la tecnología. En su sentido más preciso, se tiene innovación cuando hay la capacidad de convertir el conocimiento

en algo útil a la sociedad, cuando se tiene la habilidad de transformar ideas en nuevos procedimientos, nuevos productos y servicios para dar solución a los problemas de la comunidad y del país. Ello requiere, inexorablemente, algún nivel de conocimiento científico (ojalá el más alto), con sus aplicaciones tecnológicas, y de financiamiento del sector. Esta reflexión nos conduce, sin lugar a dudas, a la necesidad de unir nuestros esfuerzos para alcanzar ese nivel, con las personas y entidades que han tenido interés en la prosperidad del país... aunque buscada por ese camino hoy más que antes sin combustible y sin rieles.

Segunda reflexión: Se habla, a veces con patriótico entusiasmo, del desarrollo sostenible, del progreso técnico, de la inversión, del proceso de industrialización, del avance económico y social, como elementos necesarios para la ulterior prosperidad de los pueblos. Sin embargo, al mirar la situación actual en el caso colombiano, ¿hay evidencia de que se hayan definido e implementado políticas públicas dirigidas a lograr estos requisitos previos?

Hace más de cincuenta años, en los albores de Colciencias, cuando Colombia gozaba de una situación económica comparable o superior a la de muchas naciones de América y del sureste asiático (como Costa Rica, Perú, Chile, Corea, Indonesia, Singapur), estos países apenas empezaban a definir sus políticas públicas en educación, ciencia, tecnología e innovación, y comenzaba su ascenso en el camino de su desarrollo económico; Colombia superaba a casi todos ellos en grado de industrialización y en el monto de su producto interno bruto. Hoy algunos de esos países han alcanzado sus metas, sus niveles envidiables de bienestar; o están en pleno desarrollo económico y social.

Nos preguntamos, entonces: ¿qué hicieron sus dirigentes para lograr sus metas?, ¿qué no hicieron los nuestros, para que hoy la situación sea tan diferente y Colombia esté tan rezagada respecto a ellos, en lo concerniente a educación, ciencia, tecnología e innovación? ¿O en la prosperidad que nos podrían brindar el progreso técnico, el desarrollo económico y la equidad social? Es indudable que ellos diseñaron un proyecto integral de nación, en el cual las políticas públicas en educación, ciencia y tecnología fueron factores clave para realizarlo con eficacia; y, lo más importante, que las implementaron con vigor y decisión, y las mantuvieron en el tiempo.

Una manera mejor: el poder del conocimiento

Tercera reflexión, para concluir: en nuestra ansia de progreso y bienestar colectivo, hemos considerado el desarrollo económico, la equidad social y la paz, metas que aún no hemos alcanzado. Quizás haya una forma más eficaz para procurar la prosperidad y la felicidad de un pueblo; cuando nos lo proponemos, siempre encontraremos una manera mejor de ver y hacer las cosas. Intentémoslo. Los invito a reconocer

y a poner nuestra esperanza en el poder del conocimiento y en las potencialidades que tiene Colombia para alcanzar su desarrollo sostenible: la capacidad e inteligencia de su gente, su institucionalidad y sus recursos naturales.

Sobre lo primero, el poder del conocimiento basta tan solo mencionar algo que enseñaba **Robert Solov** (1962), profesor de MIT y premio Nobel de economía: el conocimiento técnico es el que se pone en los bienes y servicios que producimos, vendemos o compramos; es el factor predominante de la producción, por encima de los tradicionales de la mano de obra, el capital financiero o los recursos de la Tierra. Y **Thomas Steward** (1997), otro economista connotado, en su obra sobre capital intelectual y siguiendo a Solov, remataba años más tarde con esta potente sentencia: “La información y el conocimiento son las armas termonucleares competitivas de nuestro tiempo”; y agregaba: “El conocimiento es más valioso y más potente que los recursos naturales, las grandes fábricas o gordas cuentas bancarias”.

Utilicemos entonces las armas de la información y el conocimiento para sacar provecho, con función social, de las potencialidades de Colombia: las mentes de su gran capital intelectual, las instituciones más eficientes, los elementos básicos de sus recursos naturales; o sean: las fuentes hídricas y las de energía, los minerales; su rica diversidad biológica, las especies vegetales útiles ya descubiertas, que son fuentes de medicinas y alimentos, bases de una economía competitiva. Aprovechemos y apropiemos el conocimiento científico y tecnológico que ya existe en el mundo para transformar esos recursos potenciales en riqueza nacional, prosperidad y desarrollo.

Tarea

Con esas herramientas, trabajemos un proyecto integrado de país que nos permita, además de vivir en paz con las necesidades básicas satisfechas, el crecimiento económico y la prosperidad como nación.

Los dejo con esas reflexiones. Quizás nos podamos encontrar en otra ocasión para discutir las conclusiones a las que ellas den lugar. Por ahora solo me queda reiterar mis sentidos agradecimientos por este acto que me honra, en el cual todos han contribuido; y compartir con ustedes la emoción de pertenecer a esta Academia, representada por una comunidad tan brillante, tan importante y tan capaz para lograr el progreso y el engrandecimiento de Colombia.

Vea Información suplementaria en: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/530/2213>

Referencias

- Solov, R.** Technical progress, capital formation and economic growth. *The American Economic Review*. 1962, **52** (2): 76-86.
- Stewart, T A.** Intellectual Capital. The new wealth of organizations (New York: Doubleday, 1997), p. ix.

Reflexiones sobre mi país

Juan Mayr Maldonado*

Es para mí un gran honor recibir la distinción de amigo de la Academia, un reconocimiento que me lleva a recordar algunos pasajes de mi vida en los cuales tuve la fortuna de relacionarme con distinguidos académicos, que de una u otra forma han guiado mis pasos a lo largo de la vida.

Esa historia se remonta a la década de los 70, momento en el cual me inicié como editor y fotógrafo en las regiones de San Agustín y Tierradentro. Allí conocí a Luis Duque Gómez y a Julio Cesar Cubillos, con quienes sostuve numerosas charlas que despertaron mi interés por el misterioso mundo de la arqueología, un mundo que buscaba interpretar el pasado y la historia de las culturas de nuestro país. Al igual que el alto Magdalena, Tierradentro, otra región de geografía fantástica, me introdujo al mundo indígena de los paeces. Con estas semillas en mi mente me dediqué a visitar y fotografiar las regiones más remotas de Colombia y a publicar libros sobre culturas prehispánicas, hasta que un buen día la prensa nacional anunció el hallazgo de una de las grandes ciudades Tayrona en las espesas selvas de la Sierra Nevada. Se trataba según los testimonios de los kogi, de Teyuna, uno de los sitios sagrados perteneciente a sus antepasados y hoy ampliamente conocida como Ciudad Perdida.

Gracias a Alvaro Soto, quien en ese momento se desempeñaba como director del Instituto Colombiano de Antropología y a su vez como director del Departamento de Antropología de la Universidad de los Andes, tuve la oportunidad de visitar y hacer las primeras fotografías de ese espectacular asentamiento precolombino que aún se encontraba cubierto por la selva. Ese día, que nunca olvidaré, nació simultáneamente mi primer hijo, un día que cambiaría mi vida para siempre.

Desde ese momento inicié múltiples viajes a diferentes lugares en la Sierra Nevada, en especial al territorio de los kogi, y un par de años más tarde me integré al equipo interdisciplinario que trabajaba en el proyecto arqueológico de la Ciudad Perdida. Allí conocí y trabajé junto a biólogos, ingenieros, economistas, arquitectos, antropólogos, arqueólogos, médicos, en fin, un grupo de personas con distintas formaciones, que nos veíamos favorecidos por las visitas de importantes científicos nacionales y extranjeros. Entre ellos recuerdo la visita de Thomas van der Hammen quien, junto con un equipo de investigadores, realizó un transecto que dio a conocer la dinámica de los ecosistemas de la cuenca alta del río Buritaca y con quien posteriormente me uniría una especial amistad.

Pero no sería solamente el contacto con científicos el que motivaba mi creciente interés por los conocimientos de las diferentes disciplinas. Un inesperado viaje a lo más profundo del territorio kogi, despertó en mí una inusitada curiosidad por entender un mundo tan diferente de aquel en el cual

había nacido y me había criado. Ya son más de cuarenta años desde el momento en que se inició ese primer contacto que aún hoy se mantiene y se hace cada día más fuerte.

La grave problemática que para ese momento aquejaba a la Sierra Nevada, colonización, gUAQUERÍA, deforestación, narcotráfico, mafias, y un poco más tarde las guerrillas y los paramilitares, eran una grave amenaza para la sobrevivencia de las culturas indígenas por la creciente violencia y la pérdida de su territorio tradicional. El Estado era en ese momento el gran ausente.

Tal situación nos llevó en ese entonces a un grupo de ciudadanos entre los que se contaban destacados científicos a crear, con el apoyo del presidente Belisario Betancur, la Fundación Pro-Sierra Nevada de Santa Marta de la cual fui su director por espacio de 13 años. Encabezados por Gerardo Reichel-Dolmatoff y su señora Alicia, fue posible crear el Comité Científico de la Fundación. Algunos de sus miembros eran Richard Evans Schultes, Jorge Hernández Camacho, Julio Carrizosa Umaña, José Francisco Socarrás, el premio Nobel Carleton Gaideseck, el famoso ornitólogo francés Jean Dorst, el geógrafo Olivier Dollfus y el recordado y querido director del Jardín Botánico de Bogotá y luego Presidente de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Luis Eduardo Mora Osejo. Los consejos y orientaciones del Comité Científico siempre fueron la guía para las acciones que emprendió la Fundación. A sus orientaciones se sumaron las de otros saberes, en especial las de los Mamas Mayores de los Kaggaba o kogis, con quienes se sembró la semilla para la creación de la Fundación y para el trabajo de protección del territorio tradicional, de sus ecosistemas y del conocimiento ancestral.

No me cabe duda que la visión integral y los resultados obtenidos por la Fundación durante sus primeros años en su trabajo con las comunidades indígenas y campesinas, los empresarios y diversos sectores gubernamentales, dieron como resultado un modelo innovador para aquella época que llamó la atención del mundo internacional y de las fundaciones de medio ambiente americanas y europeas las cuales, para ese momento, trabajaban por el medio ambiente bajo un patrón absolutamente proteccionista. La aproximación interdisciplinaria, con especial énfasis en lo social y lo cultural, y la concepción territorial de unidad geográfica y eco-región estratégica por encima de las divisiones político-administrativas – tres departamentos, diez municipios, resguardos indígenas y Parques Nacionales que se sobreponían los unos a otros-, despertó el interés de la Unión Mundial de Conservación de la Naturaleza. Las discusiones con el mundo científico en la UICN en Suiza y en numerosos eventos internacionales resultaron muy enriquecedoras y la Fundación pudo participar activamente en la construcción de la Estrategia Mundial para la Conservación de la Naturaleza, liderada por la UICN y otras importantes entidades internacionales en preparación para la Cumbre de Rio en 1992.

Algunos de ustedes quizá recuerden que durante mi gestión como Ministro de medio ambiente entre 1998 y 2002, la política nacional ambiental llevó como título: El Proyecto Colectivo Ambiental, cuyo eje transversal era el agua. Así, junto a un gran equipo de profesionales y científicos adscritos al Sistema Nacional Ambiental, buscamos plasmar en las políticas públicas muchas de las experiencias y aprendizajes alcanzados en la Sierra Nevada. Allí, mediante un proceso de construcción colectiva con las comunidades y los diferentes sectores que dependen de esa compleja eco-región que se asemeja a una gran fábrica de agua, nos propusimos llegar mediante el diálogo y una amplia participación a acuerdos para diseñar un futuro común, tomando en cuenta las diferentes visiones y los distintos intereses. La información histórica e institucional, el conocimiento tanto local como científico, así como el apoyo académico de la Universidad de los Andes, fueron eje central para una participación informada. De esta manera las experiencias acumuladas en la Sierra Nevada fueron transferidas a otros territorios, todos ellos tan complejos como la misma Sierra, pero con otras características históricas, ecológicas, sociales, culturales, económicas y culturales.

También recuerdo para esa época un evento que hoy sigue siendo de gran actualidad. A mi despacho llegó una gran controversia entre el Distrito Capital y la CAR quienes no pudieron concertar algunos aspectos del POT, entre ellos las visiones contrapuestas sobre la expansión urbana en el borde norte de Bogotá.

Pues bien, el ministerio, que actuaba como juez en tan difícil controversia, en su afán por tomar la más correcta y acertada decisión, incorporó las experiencias aprendidas y estableció un panel de expertos del más alto nivel en el cual estaban figuras de la talla de Rogelio Salmona, Thomas van der Hammen, Julio Carrizosa, Manuel Rodríguez, Germán Samper y otros distinguidos profesionales, quienes con el apoyo de la Universidad Nacional como Secretaria Técnica, recomendaron crear la Reserva Forestal como garantía para mantener la estructura ecológica principal de la Sabana de Bogotá, proteger los acuíferos, generar una conectividad entre los cerros orientales, el cerro de la Conejera y el río Bogotá, pero también para evitar la conurbación entre Chía y la Capital. Esta recomendación fue acogida por el ministerio y así nació la Reserva del Norte. Hoy, 17 años después el tema sigue siendo un tema candente y muchos intereses particulares buscan a toda costa evitar que la reserva, bautizada posteriormente con el nombre de Thomas van der Hammen en honor a sus grandes contribuciones científicas, pueda configurarse.

El contexto en que se desarrolló El Proyecto Colectivo Ambiental estaba enmarcado por tiempos de gran optimismo, más de 10.000.000 de personas habían votado por un mandato para la paz, lo que condujo a establecer un proceso de negociación con las FARC que, como todos nosotros conocemos, se vio frustrado. Fue también la época de las

grandes negociaciones internacionales de medio ambiente en desarrollo de las Convenciones acordadas en la Cumbre de Rio de Janeiro, una de ellas el Protocolo de Bioseguridad, primer desarrollo legal de la Convención de Diversidad Biológica, un Protocolo de enorme importancia puesto que regulaba el movimiento transfronterizo de Organismos Vivos Modificados Genéticamente. Con el apoyo de diferentes sectores, grupos de expertos y científicos, y la voluntad política de más de 180 países, pude llevar a buen término esa negociación como presidente de la misma. Como muchas de las cosas que pasan en nuestro país, el Proyecto Colectivo Ambiental fue borrado de un plumazo una vez asumió el siguiente gobierno.

Como verán, a lo largo de mi vida he tenido la fortuna de contar con el consejo y apoyo de diferentes personalidades del mundo científico y académico, lo que me permitió más recientemente y por espacio de cinco años, como embajador de mi país en Alemania, concentrar todos los esfuerzos en conocer en profundidad el modelo alemán de educación, investigación, ciencia, tecnología e innovación, con el fin de establecer sistemas de cooperación con nuestros centros de investigación y universidades que le permitieran a nuestros estudiantes, académicos y científicos estrechar las relaciones con las mejores Sociedades de Investigación y universidades alemanas, entre las que se destacan las Sociedades Max Planck, Leibniz, Fraunhofer y Helmholtz, todas ellas hoy con importantes lazos de cooperación con las entidades colombianas.

¿Quiénes no nos hemos hecho alguna vez esta pregunta? ¿Cómo es que Alemania, un país del cual no quedó piedra sobre piedra después de la Segunda Guerra Mundial, un país que quedó dividido y estigmatizado, un país sin recursos naturales, logro en siete décadas constituirse en una de las cinco economías más dinámicas del mundo?

Una parte muy importante de la respuesta tiene que ver con un sistema vigoroso de investigación, ciencia y tecnología en el cual el gobierno federal y los gobiernos regionales, trabajan de la mano con los sectores empresariales y académicos, en conjunto con el mundo científico. Es así como las decisiones políticas y empresariales toman muy en serio y con una visión de largo plazo la investigación y la ciencia como motor de la economía, el desarrollo y la innovación.

Con todas estas experiencias de vida, hoy cuando recibo la distinción de Amigo de la Academia, quisiera compartir con ustedes, algunas reflexiones sobre el momento que atraviesa nuestra querida Colombia.

Luego de más de medio siglo de confrontación armada que nos ha dejado, según el registro único de víctimas un total de 8.472.000 víctimas y más de 220.000 personas muertas, de las cuales 40.787 han sido combatientes, el gobierno ha alcanzado un acuerdo negociado con la mayor guerrilla de nuestro país. Las cifras mencionadas son solo una parte de los horrores de la guerra. Solo entre 1990 y

julio de 2017 se registraron 7.220.000 desplazados y hasta 2015 se registró un total de 106.000 desaparecidos de los cuales 22.227 son desapariciones presuntamente forzadas. Todos ellos compatriotas víctimas del conflicto interno y la violencia. A estas cifras podríamos agregar otras sobre el flagelo del secuestro, de las víctimas de minas antipersona, del reclutamiento de menores, de los delitos sexuales contra las mujeres como arma de guerra y múltiples violaciones a los Derechos Humanos.

Al conocerlas uno no puede más que horrorizarse y a la vez avergonzarse. Como colombianos no podemos desconocer lo que nos ha dejado el horror de la guerra, como tampoco los beneficios inmediatos desde el momento en que se decretó el cese al fuego con las FARC, beneficios que se han traducido en una reducción significativa de las víctimas del conflicto. Según CERAC el proceso de paz, en comparación con el acumulado histórico, previno la muerte de 1.553 guerrilleros y 556 miembros de la fuerza pública, pero también de integrantes de los grupos más vulnerables en nuestro país, hablo de campesinos e indígenas. Una sola vida salvada justifica lo acordado.

Colombia ha logrado dar un paso enorme con el acuerdo de paz al que se ha llegado con las FARC. No solo se han salvado cientos de vidas, sino que se abren nuevos espacios para fortalecer nuestra democracia al cambiar las armas por argumentos e ideas. Un acuerdo que permitirá avanzar hacia un mayor control y presencia estatal en el territorio nacional e integrar todas aquellas regiones marginadas y a su gente, al desarrollo del país a la vez que nos permitirá avanzar hacia una sociedad más participativa e incluyente, hacia una democracia en la que quepamos todos como lo demanda y requiere nuestro país.

Sin embargo, a pesar del respaldo unánime de la comunidad internacional al más alto nivel y de los enormes esfuerzos que ha implicado la negociación de paz, una negociación que ha reconocido y puesto a las víctimas en el centro de la atención, los acuerdos aún son frágiles y corren el riesgo de que su implementación quede a medio camino o que los acuerdos sean hechos trizas, como algún conocido político lo ha anunciado. La incorporación de los exguerrilleros a la sociedad todavía está por verse y los más recientes asesinatos de líderes sociales y políticos, al igual que de excombatientes y sus familiares generan enormes dudas e incrementan la desconfianza para que otros grupos, como es el caso del ELN, se atrevan a dar el paso para avanzar hacia una paz total.

Si bien el acuerdo con las FARC es un paso gigantesco en la dirección correcta y nos plantea aún grandes desafíos para la construcción de una paz sostenible y duradera, no podríamos

dejar de lado, en una mirada de largo plazo, otros muchos desafíos que nuestro país continúa teniendo por delante y en los cuales las Academias y las universidades están llamadas a convertirse en actores de primera línea.

A pesar de los avances en la reducción de la pobreza, seguimos siendo uno de los países más inequitativos de la región y del mundo; nuestro vecindario está que arde; los grupos delincuenciales y el narcotráfico están aún vivos; la corrupción ha llegado a límites insostenibles mientras el desprestigio de la clase política es enorme; la época de las vacas gordas es cosa del pasado y nuestra economía muestra síntomas de debilitamiento, además sigue estando basada en la extracción de recursos naturales en una gran proporción; también somos uno de los países más vulnerables al cambio climático y nuestras políticas de ordenamiento territorial son deficientes como también lo son nuestras políticas ambientales. Con estos pocos ejemplos podemos entender que aún hay mucho camino por recorrer para proyectarnos hacia un país más equitativo y que como dice mi buen amigo el padre Francisco de Roux, un país que nos permita a todos vivir como seres humanos.

No me cabe duda de que como colombianos nos estamos jugando el futuro en medio de una sociedad polarizada y fragmentada como nunca, lo cual imposibilita tener una visión compartida de futuro. La desconfianza, el odio y el pesimismo carcomen a la sociedad, la crisis de valores salta a la vista y todo esto ad portas de una campaña electoral.

Es precisamente en estos momentos de gran dificultad y enormes retos que Colombia necesita la voz de sus mejores cerebros para construir una nueva narrativa de país que convoque a todos los ciudadanos. Dejar nuestro futuro común en manos de otros podría llegar a ser de gran riesgo. Una narrativa donde prime una visión ética para la construcción de un nuevo país en el marco de un desarrollo sostenible. Hoy más que nunca se requiere del noble compromiso de las mentes más ilustres con que cuenta nuestra sociedad con el fin de que eleven su voz y orienten, con su conocimiento y buen ejemplo, a la comunidad y a sus dirigentes para que mediante un esfuerzo común asumamos los desafíos del futuro, que como ya hemos visto no son de poca monta.

Ese es el llamado que yo, como amigo de la Academia, quisiera hacerles hoy aquí. Estoy seguro de que una gran alianza de las Academias reunidas en el Colegio Máximo de las Academias, junto a una alianza de las universidades del país es una voz que ningún colombiano puede ignorar.

Vea Información suplementaria en: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/530/2213>

Doctor Fernando Cervigón Marcos: historia de una vida dedicada a la ictiología y al humanismo en latinoamericana 1930-2017

Nació el doctor Fernando Cervigón Marcos en Valencia (España) el 15 de mayo de 1930. Hizo sus estudios de secundaria en el Colegio de los Hermanos Maristas (1940-1948). Desarrolló sus estudios universitarios en la Universidad de Barcelona (1948-1955) en donde se graduó como Licenciado en Ciencias Naturales en 1955. Realizó sus cursos de posgrado (1957-1959) y sus estudios de doctorado (1964) en la Universidad de Barcelona, obteniendo el título de Doctor en Ciencias Biológicas, con la tesis “Los peces marinos de Venezuela”, que fue publicada y calificada como *Sobresaliente Cum Laude*.

Descubrió y describió numerosas especies de peces. Fue autor de varias obras sobre los peces y el medio ambiente costero y oceánico de Venezuela incluyendo Los peces marinos de Venezuela en 1966, Volúmenes I y II. A este primer esfuerzo adicionó sucesivamente los complementos I (1968), II (1971), III (1973), IV (1975), V (1982), VI (1986) y, finalmente los libros síntesis I (1991), II (1993), III (1994), IV (1996), V (1999), y VI (2011).

Fundador y presidente del Museo del Mar, de la isla de Margarita, Nueva Esparta, Venezuela. También fue fundador de la Universidad Monteávila de Caracas, en donde se desempeñó como Vicerrector Académico, profesor, conferencista y donde publicó diversas obras de carácter humanístico. El doctor Cervigón tuvo una dilatada y profunda obra en el conocimiento de la fauna marina venezolana, llegando a ser catalogado como el Padre de la Ictiología Marina en Venezuela.

Recibió numerosos reconocimientos y distinciones entre las que cabe destacar el Premio Nacional de Ciencias en 1988. En 2002, fue electo individuo de número de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela. En 1988, la Orden Andrés Bello en Primera Clase, en 1994 la Orden del Libertador grado “Gran Oficial”. Hijo adoptivo de los Municipios de la Península de Macanao y Tubores del Estado Nueva Esparta y declarado hijo ilustre del mismo estado por la Asamblea Regional en 2003.

Fue docente de la Universidad de Oriente y del Instituto Oceanográfico, investigador de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales, investigador y miembro de la directiva de la Fundación Los Roques y fundador, director del Museo Marino de Margarita.

Con raíces españolas, a su querida isla Margarita le dedicó su vida desde 1960, cuando llegó a la península de Macanao, lugar que honró con sus conocimientos en el estudio de los peces. Lo han descrito como un hombre de mar, humanista y poseedor de un gran liderazgo, cualidades que le permitió amalgamarse a la gente para que cumplieran con entusiasmo y mística sus ideales.

Director científico de la Estación de Investigaciones Marinas de Margarita de la Fundación La Salle (1961-1970) y posteriormente como Profesor-Investigador de la Universidad de Oriente (1970-1980) donde ocupó el cargo de director de Instituto Oceanográfico en Cumaná (1973-74) y del Centro de Investigaciones Científicas del Núcleo de Nueva Esparta hasta 1980, jubilándose como profesor titular en 1990.

Fue comisionado por la oficina regional de UNESCO para dictar cursos y conferencias en varios países de Iberoamérica y Consultor de FAO en 1977-78 y 1991. Visitó en varias ocasiones entre 1970 y 1995, a Chile y especialmente a Colombia (Facultad de Biología Marina de la Universidad de Bogotá “Jorge Tadeo Lozano”, en el Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas de la Escuela Naval “Almirante Padilla” y en el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras “José Benito Vives de Andrés”). En donde, además de sus cursos de ictiología, dirigió varias tesis profesiones y de posgrado.



Además de sus trabajos científicos publicó numerosas obras relacionadas con aspectos de la naturaleza, la idiosincrasia humana de los isleños y se interesó por la historia regional y su proyección nacional. Entre estos temas merecen destacarse Gentes de Cubagua 1961, la Carpintería de Ribera en la Isla de Margarita (1988), Guía de campo de las especies comerciales (1990), Dependencias federales de Venezuela (1992), Araya: naturaleza y cultura (1995), Cubagua 500 años (1997), Las perlas en la historia de Venezuela (1998). La actividad pesquera en el estado de Nueva Esparta (2005), Paraguachoa (2008), Macanao (2010), Las raíces de la identidad hispanoamericana (2010), Islas de Venezuela, Venezuela submarina, Fernando Cervigón Marcos (textos) y Roger Laughlin (fotos) (2013)

Después de una prolongada temporada de delicada salud, falleció en Caracas el pasado 15 de mayo de 2017.

Algunas de sus publicaciones se mencionan en la información suplementaria que puede ver en el siguiente enlace: <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/531/2214>

Ricardo Álvarez-León

Fundación Verdes Horizontes. Manizales, Caldas.
ricardoalvarezleon@gmail.com

Enfoque y alcance

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales es una publicación periódica trimestral, multidisciplinaria, que tiene como objetivo dar a conocer artículos inéditos de investigación de alta calidad.

La Revista publica artículos científicos en las áreas de ciencias biomédicas, ciencias del comportamiento (filosofía, psicología, antropología, sociología), ciencias físicas, ciencias naturales (biología, microbiología, botánica, zoología, ecología) ciencias químicas, ciencias de la tierra (geología, medio ambiente) y matemáticas.

Está reseñada en varios índices nacionales e internacionales tales como Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (*International Center for Scientific Research*), *Current Mathematical Publications*, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, Online Computer Library Center – OCLC, *Zentralblatt für Mathematik*, *Zoological Record*. Nacionalmente se encuentra reseñada en la base de datos Publindex de Colciencias.

El primer número se publicó en diciembre de 1936, año de creación oficial de la Academia, bajo la dirección del doctor Jorge Álvarez Lleras y hasta el momento se han editado 41 volúmenes.

Proceso de evaluación por pares

Se recibirán solo los manuscritos que cumplan con todos los requisitos que se mencionan en las indicaciones a los autores. Los manuscritos serán evaluados en primera instancia por el editor y los editores asociados de la disciplina correspondiente.

Cada manuscrito será enviado a dos especialistas en el tema, quienes evaluarán y enviarán sus recomendaciones. Este proceso de revisión tendrá una duración aproximada de 90 días.

Los pares académicos pueden adoptar alguna de las siguientes tres opciones: a) aceptación sin modificaciones; b) aceptación con correcciones; c) no aceptación. En caso de desacuerdo de los pares, el original será enviado a un tercer evaluador.

En cualquiera de los casos, el autor será informado y deberá realizar las modificaciones correspondientes en el manuscrito y enviarlo dentro de las cuatro semanas siguientes. Además, deberá enviar un documento en el que responderá, una a una, todas las observaciones señaladas por los evaluadores.

Cuando el autor demore más de 30 días en responder a las sugerencias de los evaluadores, se entenderá que los

autores han retirado el manuscrito en su forma actual y, si se remitiera de nuevo, el Comité Editorial de la Revista lo considerará como un nuevo trabajo.

Los trabajos que sean aceptados se considerarán como propiedad de la **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales** y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Ética de la publicación

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (RACCEFYN), acoge la normatividad internacional definida por el *Committee on Publication Ethics* (COPE). Algunas normas se pueden consultar en:

COPE guidelines on good publication practice:
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct:
<https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

Ver documento pdf (anexo)

Política de acceso abierto

La página web de la Revista (www.raccefyn.co) permite el acceso libre y abierto a los artículos con el fin de contribuir a la visibilidad, el acceso y la difusión de la producción científica.

Directrices para autores

Tipología de los artículos publicados en la Revista

Artículos originales o artículos de investigación científica y tecnológica: documento que presenta, de manera detallada, los resultados originales de proyectos de investigación. La estructura generalmente utilizada contiene los siguientes apartes importantes: introducción, metodología, resultados, discusión, conclusiones y referencias.

Artículos cortos: documentos breves que presenta resultados originales preliminares o parciales de una investigación científica o tecnológica y, que, por lo general, requieren de una pronta difusión.

Artículos de posesión o artículos de revisión de tema: documentos resultantes de una investigación donde se analizan crítica y sistemáticamente, a la par que se integran los resultados de investigaciones publicadas o no publicadas, centradas en un campo de la ciencia o la tecnología, con el fin de dar cuenta de sus avances y sus tendencias de

desarrollo. Presentar un artículo de revisión constituye un requisito para que un Académico pueda posesionarse como miembro correspondiente o de número.

Cartas al editor: posiciones críticas, analíticas o interpretativas sobre los documentos publicados en la revista que, a juicio del Comité Editorial, constituyen un aporte importante a la discusión del tema por parte de la comunidad científica de referencia.

Comentarios bibliográficos: son escritos críticos breves sobre libros recientes publicados en las disciplinas de interés de la Revista.

Corrección de los autores

Fe de erratas

Indicaciones a los autores

Los autores deben tener en cuenta las siguientes indicaciones:

1. Los trabajos presentados deberán ser originales y de alto nivel, escritos en inglés o español, y que traten sobre aspectos relacionadas con las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Todos los trabajos aceptados quedarán como propiedad permanente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de manera que la misma podrá publicarlos en formato físico y electrónico, incluyendo la internet. (Ver transferencia derechos de autor).
2. El autor de la correspondencia aceptará mediante comunicación escrita firmada que el manuscrito es un trabajo original, que no ha sido publicado por ningún medio, ni está siendo evaluado para aparecer en otra publicación impresa o electrónica y que, además, ha sido aceptado por todos los autores para su publicación en la Revista. Igualmente, que los derechos de autor no han sido cedidos a nadie con anterioridad. (Ver formatos declaración originalidad, conflicto de intereses y sesión de derechos de autor en la página web de la Revista: <http://www.raccefyn.co>).
3. La participación de los autores en el trabajo deberá ser suficiente como para aceptar públicamente la responsabilidad por los aportes de cada cual. El orden de los autores en la publicación deberá ser una decisión compartida de los coautores, quienes deberán ser capaces de explicar el orden en el que aparecen sus nombres. Finalmente, el manuscrito debe contener un párrafo en el que se detallará la contribución de cada uno de los autores.
4. De acuerdo con el ICMJE, todos los colaboradores que no cumplan con los criterios de autoría o hayan realizado contribuciones menores deberán aparecer en la sección de *Agradecimientos*, pero no serán citados como autores. Las ayudas económicas y materiales deberán aparecer en los *Agradecimientos*.

5. La terminología debe regirse por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. La terminología física, química o bioquímica, deberá seguir las normas del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de la Química Pura y Aplicada (IUPAC). Deberán usarse las abreviaturas internacionales convencionales y las unidades del Sistema Internacional (SI). Los nombres científicos deberán ser escritos en la forma recomendada por el *Internacional Code of Botanical Nomenclature* y por el *International Committee on Systematics of Prokaryotes* o ICSP.

Envío y presentación del manuscrito

Los artículos deberán ser enviados a través de <http://www.raccefyn.co>

El manuscrito incluirá además de la página correspondiente al título, el resumen, las referencias, las tablas y sus títulos, las leyendas de las figuras, todos los cuales deberán estar escritos en procesador de palabras Word a doble espacio, usando la fuente Arial de tamaño 12, sin justificar el texto. No debe olvidarse el usar la numeración en todo el manuscrito. Extensión máxima de 30 páginas, entre 5.000 a 8.000 palabras.

Los manuscritos deben incluir la siguiente información:

1. Una hoja de presentación, página en Word con los nombres y apellidos (si desea poner el segundo apellido, debe ir separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grado académico), filiaciones y correos electrónicos. Agregar aquí un párrafo en el que los autores declaren su aporte personal al manuscrito bajo consideración.
2. Título completo del manuscrito en español e inglés (máximo 30 palabras, 165 caracteres)
3. Título corto (máximo 10 palabras, 50 caracteres)
4. Resumen en español e inglés que no supere 250 palabras.
5. Palabras clave en español y en inglés que no superen en número a seis, separadas por punto y coma.
6. Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico, dirección electrónica y código ORCID. *Open Research and Contributor ID* (Identificación del Investigador y del colaborador abierto)
7. Direcciones electrónicas de todos los coautores y códigos ORCID *Open Research and Contributor ID*.
8. Texto, referencias y tablas en un mismo archivo en conjunto con las leyendas de las figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales y con una resolución mayor a 300 dpi (*dots per inch*).
9. El número máximo de tablas y figuras es de 7. Para enviar información adicional se puede emplear la sección de *Información suplementaria* debidamente referenciada en el texto: tabla 1S, 2S, etc.; figura 1S, 2S, etc.

Estructura del manuscrito

Introducción: se debe mostrar el marco teórico en el cual se inscribe el tema de la investigación, propósito del artículo y justificación del estudio indicando, además, la delimitación de la pregunta problema.

Materiales y métodos: se describirán los sujetos de observación o experimentación, aparatos o dispositivos y metodologías empleadas en el estudio. La descripción de la metodología debe tener referencias de los métodos usados.

Análisis estadístico: señalar los métodos estadísticos utilizados y la manera de analizar los datos.

Resultados: deben presentarse en secuencia lógica, con las tablas y las figuras acompañadas de una explicación y análisis de las mismas.

Discusión: debe hacerse énfasis en los aspectos nuevos e importantes del estudio, contrastando los resultados con la información pertinente disponible en literatura actualizada y relacionar las conclusiones con los objetivos propuestos. Se deben incluir las implicaciones y limitaciones de los hallazgos y comparar las observaciones relevantes con las de otros estudios.

Los resultados y la discusión pueden presentarse también en forma combinada, en cuyo caso la sección se denominará *Resultados y Discusión*.

Conclusiones: deberán responder al objetivo de la investigación reportada e incluir el planteamiento de objetivos futuros a seguir en la línea de investigación.

Referencias: todas las referencias bibliográficas se insertarán en el texto y deberán llevar siempre entre paréntesis el apellido del primer autor y el año de publicación. Si el apellido del autor o autores forma parte de la estructura formal de la frase, sólo se pondrá entre paréntesis la fecha; por ejemplo: Pérez y Ribas (1996). Si no forma parte de la estructura formal del texto, por ejemplo: ... como indica Barbudo (2003). Si son solo dos autores se pondrán los dos apellidos, si son más de dos sólo se pondrá el apellido del primero añadiendo “*et al.*”

La Revista ACCEFYN utiliza las normas del Manual APA, estas emplean un sistema de citación de autor-fecha.

Lista de referencias. Se organizan alfabéticamente y se citan de la siguiente manera:

Artículo de revista

Apellido, A. A., Apellido, B. B., Apellido, C. C. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen:** pp-pp.
Ejemplo

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7:** 33-40.

Libro

Apellido, A. A. (Año). Título. Ciudad, País: Editorial
Ejemplo

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). *Fisiología Vegetal*. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Capítulo de libro

Apellido, A. A., Apellido, B. B. (Año). Título del capítulo o la entrada. En A. A. Apellido. (Ed.), Título del libro (pp. xx-xx). Ciudad, País: Editorial.

Ejemplo

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. *La enseñanza: Su teoría y su práctica* (148-165). Madrid, España: Akal.

Revista en línea

Apellido, A. A. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen** (número): pp-pp. Disponible en: <http://www...>
Ejemplo

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Disponible en: <http://www.jstor.org/pss/2388013>.

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

Citas páginas web

Anotar la fecha de la consulta

Ejemplo

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). *AlgaeBase*. Worldwide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en <http://www.algaebase.org>., accedida entre enero y junio de 2015.

Tablas y figuras: las tablas y cuadros se denominarán tablas y llevarán numeración arábica de acuerdo con el orden de aparición. El título correspondiente se coloca en la parte superior de la tabla y las notas en la inferior. Los símbolos para unidades deben aparecer en el encabezamiento de las columnas. Si es necesario exponer alguna información, utilizar las letras minúsculas del alfabeto según orden de aparición en la respectiva tabla: a, b, c, d, e, etc.

Las fotografías, gráficos, dibujos y esquemas se denominan todos como Figuras, las cuales se enumeran según el orden de aparición y sus leyendas se describen en hoja separada. Si se trata de micro-fotografías debe indicarse el aumento utilizado. Las personas, o sus nombres, no deben ser identificables en las fotografías pero se requiere permiso escrito para su publicación.

Cuando las tablas y figuras hayan sido tomadas de revistas o libros, sean impresos o electrónicos, se debe especificar la fuente y adjuntar autorización de la respectiva publicación para su reproducción.

Agradecimientos: podrán ser expresados a personas o entidades que hayan ayudado en la realización del trabajo. Se mencionarán las personas y el tipo de ayuda aportada, así como las entidades, instituciones o fundaciones que hayan financiado o suministrado materiales. En caso de proyectos de investigación financiados será suficiente con mencionar el código de registro y la entidad, institución o fundación que lo apoyó económicamente.

Consideraciones

Los trabajos aceptados son propiedad de la Revista ACCEFYN y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Corrección de estilo y publicación del manuscrito

Una vez aceptados los artículos, éstos se enviarán a corrección orto-tipográfica. Se usará la herramienta de control de cambios de Word, en la cual quedará el registro de cada una de las sugerencias llevadas a cabo y los comentarios o dudas para que el autor o los autores aprueben y contesten apropiadamente.

La versión corregida deberá ser enviada nuevamente para su aprobación definitiva en un plazo mínimo de 48 horas. El manuscrito deberá ir con una carta al editor, informando cuales correcciones fueron procesadas. El editor le informará al autor la fecha aproximada y el número del volumen en el que el trabajo será publicado.

Rectificaciones y correcciones de errores

Las rectificaciones sobre la información suministrada por parte de los autores, se harán en el número inmediatamente posterior al anuncio de las mismas y serán responsabilidad de los mismos autores. La Revista se encargará de publicar una nota aclaratoria a manera de erratas. En el caso que sean necesarias mejoras y corrección de errores orto-tipográficos, de manejo visual de la información o de imprecisiones involuntarias, el o los autores podrán comunicarse al correo de la Revista para que puedan efectuarse en las versiones electrónicas de la Revista.

Falsificación de artículos

Si en el proceso editorial se encuentra falsificación, omisión de datos, duplicidad del artículo o plagio, se devolverá el original al autor con la debida notificación a su institución patrocinadora, centro de investigación o universidad.

Conflicto de intereses

Si los autores o coautores, editores o revisores (evaluadores) tienen algún conflicto de intereses que pueda de alguna manera influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y publicación, tal conflicto debe ser declarado.

Los conflictos de interés más evidentes son los llamados conflictos financieros, resultado de relaciones entre empleador-empleado, financiaciones y patentes, así como también honorarios, consultorías, investigación pagada por compañías que dependen de los resultados investigativos, entre otros.

También existen los conflictos personales resultado de amistades o animadversiones, competencias académicas y pasiones en el campo intelectual o moral (por ej. parientes en una compañía que se beneficiaría de los resultados que se van a publicar, el uso de los resultados publicados para promoción inmediata basada en el artículo publicado, creencias religiosas que estén en conflicto directo con la investigación que se va a publicar, entre otros).

Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

- a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También pueden publicarse el título del trabajo, resumen, tablas y figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, también dando el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN.
- b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.
- c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.
- d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.
- e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.

Aviso de derechos de autor

Los autores certifican que son los creadores originales del trabajo y declaran que:

- a) Los datos y las referencias a materiales ya publicados están debidamente identificados con su respectivo crédito e incluidos en las notas bibliográficas y en las citas que se destacan como tal y, en los casos que así lo requieran, se cuenta con las debidas autorizaciones de quienes poseen los derechos patrimoniales.
- b) Todos los materiales que se presentan están totalmente libres de derecho de autor y, por lo tanto, el autor de la correspondencia se hace responsable de cualquier litigio o reclamación relacionada con derechos de propiedad intelectual, exonerando de responsabilidad a la **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.
- c) El trabajo es inédito y no será enviado a otras revistas mientras se espera la decisión de los editores de tal revista. El primer autor declara que no existe un posible conflicto de intereses en este manuscrito.
- d) En caso de ser publicado, los autores del artículo transfieren todos los derechos de autor a la Revista ACCEFYN, sin cuyo permiso expreso no podrá reproducirse ninguno de los materiales publicados en la misma.
- e) A través de este documento, y si el trabajo es aceptado para su publicación, la Revista ACCEFYN asume los derechos para editar y publicar los artículos en índices nacionales, e internacionales o bases de datos con fines académicos y científicos no comerciales en medios impresos, electrónicos, Internet en texto completo o cualquier otro medio conocido o por conocer con respeto de los derechos de autoría.

Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los

coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

- a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También se pueden publicar el título del trabajo, el resumen, las tablas y las figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, dando también el crédito a la revista de ACCEFYN.
- b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.
- c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y de los coautores del trabajo o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.
- d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas con los manuscritos.
- e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de ACCEFYN.

Declaración de privacidad

Los nombres y las direcciones de correo electrónico incluidos en esta revista se usarán exclusivamente para los fines establecidos en ella y no se proporcionarán a terceros ni serán usados con otros fines.

Lista de comprobación para la preparación de envíos

Como parte del proceso de envíos, los autores están obligados a comprobar que su envío cumpla todos los elementos que se muestran a continuación. Se devolverán a los autores aquellos envíos que no cumplan estas directrices.

1. Carta de sometimiento del artículo, donde informa que todos los autores han leído, aprueban y declaran que:

- Están de acuerdo con el manuscrito remitido, en su contenido, organización y presentación.
- El trabajo es original, el cual no ha sido publicado previamente y, de igual forma, no se someterá a otra revista hasta conocer la respuesta del Comité Editorial.

- En caso de ser aceptado el manuscrito, se autoriza su publicación bajo las normas establecidas por la revista.
- El documento no cuenta con texto o figuras que tengan reserva de derechos y si los tuviere se cuenta con la autorización escrita para su reproducción.
- El documento no contiene citas o transcripciones de obras que carezcan de referencias bibliográficas debidamente citadas.
- Se incluye un párrafo donde los autores declaran cuál fue el aporte de cada uno de ellos al documento.
- Esta carta firmada debe ser adjuntada en el paso 4 del presente proceso de envío en formato PDF.

2. Presentación

- Una página en Word con los nombres y apellidos (nombre completo, apellido y segundo apellido separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grados académicos), filiaciones y correos electrónicos.
- Título completo del manuscrito en español e inglés.
- Título corto.
- Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico y dirección electrónica.
- Direcciones electrónicas de todos los coautores.
- Texto, referencias y tablas en un mismo archivo junto con las leyendas de las figuras.
- Figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales.

3. Estructura del artículo

Se incluyen

- El resumen en español e inglés (Abstract).
- Las palabras clave (máximo 6) en español e inglés (Key words).
- Introducción.
- Materiales y métodos.
- Resultados y Discusión para comunicaciones cortas.
- Discusión.
- Agradecimientos a colaboradores y a las instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.
- Referencias.
- Declaración de conflicto de interés.

4 Información adicional: figuras

- Se incluyen como archivo independiente, cada figura en página aparte.
- Se incluyen las leyendas correspondientes al final del original.

Estas figuras deberán ser cargadas en el paso 4 del presente proceso de envío en formato JPEG o PNG.

5. Información adicional: tablas

- Se incluyen al final del original, elaborados en el modelo más sencillo de tablas del programa Word.
- Se ordenan secuencialmente.
- Se incluye el título correspondiente.

6. Referencias

- Se han seguido las normas de la revista de ACCEFYN en las instrucciones a los autores.

7. Abreviaturas:

- Se introducen entre paréntesis la primera vez que se usan.

8. Nomenclatura:

- Los nombres de género y especie están en letra cursiva.
- Los nombres de microorganismos, plantas y animales se escriben completos la primera vez que se citan, en el título y en el resumen.

9. Ética

- Todos los autores conocen y aprueban la presentación del manuscrito, su contenido, la autoría y el orden de la autoría.
- El manuscrito ha sido postulado solo a la Revista ACCEFYN y no se encuentra postulado ni ha sido publicado en otra revista.
- Si el artículo incluye la investigación en humanos o con animales se han seguido las directrices de la Declaración de Helsinki y el uso de primates no humanos en la investigación.
- Se incluye los agradecimientos a las instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.

10. Revisores

Se suministran indicaciones sobre tres o cuatro posibles revisores con sus nombres completos, formación académica y direcciones de correos electrónicos

Focus and Scope

The Journal of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences (ACCEFYN) is a multidisciplinary quarterly journal that publishes high quality original research articles.

The journal publishes scientific articles in the disciplines of Biomedical Sciences, Behavioral Sciences (philosophy, psychology, anthropology, and sociology), Natural Sciences (Biology, Botany, Microbiology, Zoology, Ecology), Physical Sciences, Chemical Sciences, Earth Sciences (Geology, Environmental Sciences) and Mathematics. It is included in several national and international directories and indexing services like Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (International Center for Scientific Research), Current Mathematical Publications, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, Online Computer Library Center – OCLC, Zentralblatt für Mathematik, Zoological Record, RLG. Within the Colombian citation system, the journal is register in Publindex (The Journal index Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación, Colciencias).

The journal's website (www.raccefyn.co) allows free and open access to full-text articles with the purpose of contributing to the visibility, access and dissemination of Colombian scientific production.

The first issue was published in December 1936, year of the official creation of the National Academy, led by Jorge Álvarez Lleras. The journal has been edited 41 volumes since then.

Peer Review Process

Manuscripts that meet the author guidelines are welcomed. Manuscripts will be assessed by the editor in chief and associate editors' expert in the topic of the manuscript.

If the editors see fit, the manuscript will be sent to, at least, two peers knowledgeable in the topic of the manuscript. It is estimated the peer reviewing process will take around 90 days.

The reviewers can decide to a) accept the article without any modification, b) accept it if some recommendations are addressed, or c) reject the manuscript. If peers exhibit contradicting assessments, an extra reviewer will be approached to settle disparities and reach a final decision.

The corresponding author will be notified of the results of the peer review process. The author should return an amended version, along with a documenting reporting the response to the reviewers, four weeks after receiving the results of the reviewers.

If the author does not send these documents past the suggested time, the journal will assume the manuscript has been withdrawn. If the author send these documents past the suggested time, the journal takes the manuscript as a new submission and the reviewing process starts anew.

Accepted manuscripts are considered property of the journal. Thus, the journal is free to reproduce an entire manuscript or parts of it.

The journal is not responsible of the contents of the published manuscripts and related legal implications.

Publication Ethics and Publication Malpractice Statement

The journal abides by the *Committee on Publication Ethics* (COPE) standards. These guidelines can be consulted in the following links:

COPE guidelines on good publication practice:

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct:

<https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

See document pdf (annex)

Open access policy

The journal enables open access to published articles via its website (www.raccefyn.co) to contribute to the dissemination, accessibility, and visibility of scientific work.

Author Guidelines

Research articles. A manuscript documenting the results of at least one experiment/study by following the following structure: introductions, methodology, results, discussion, conclusions, and references. Extra material can be reported as an appendix.

Brief articles. Manuscripts reporting the results of novel experiments/study in a succinct manner and that require prompt diffusion.

Inaugural articles or Review articles. Manuscripts reporting literature reviews on a topic. It is one requirement for the Academics to be admitted to the Academy

Letters to the editor. Manuscripts proposing critical comments, novel analysis or re-interpretations of published work.

Book reviews. Short manuscripts reporting a review of a book recently published within an area of interest to the journal.

Authors correction

Errata

Information for Authors

Authors should bear in mind the following

1. Submitted manuscripts must be original and of outstanding quality. They can be written in Spanish or English in an area related to the **Exact, Physical or Natural Sciences**. All works accepted will remain permanent property of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences so that such work can be published in hard copy or in electronic format, including web posting. (See transference of authors' rights).
2. The corresponding author will be required to state that the work is original, has not been published elsewhere, is not under review elsewhere and that co-authors agree as to the version submitted. Equally important, the corresponding author will be asked to state whether copyrights have been passed on to other parties. (See form for declaration of originality, conflicts of interest, and authors' rights).
3. It is assumed all listed authors have contributed substantially to the manuscript. Their order in the manuscript should be reached by agreement. Finally, each author's contribution should be explicitly stated. Collaborators whose contribution was not substantial (see above) should be mentioned in the 'acknowledgments' section (see <http://www.icmje.org/> for a reference). Financial supports and grants should also be mentioned in this section.
4. The terminology used in the manuscript should follow that used in specific areas (we therefore recommend authors to consult specialised references in this regards as to their own fields of research). Scientific names should follow recommendations such as those stated, for example, by the International Code of Botanical Nomenclature and the International Committee on Systematics of Prokaryotes.

Submission and Presentation of manuscript

The manuscripts should be submitted using the website of the Academy: <http://www.accefyn.co>

The manuscript, including the title page, the abstract, tables with titles, graphics with descriptive legends, must be prepared in Microsoft WORD processor in double space. Use Arial font size 12 without justification. Do not forget to number the entire manuscript. Maximum extension 30 pages, 5,000 to 8,000 words.

The manuscripts must contain the following information:

1. A page in Microsoft Word with the names and surnames (complete name, first and second family name separated by a hyphen) of all the authors (without positions, and without academic degrees), academic affiliations and email addresses.

2. Complete manuscript title in Spanish and English.
3. Short Title
4. Abstract in Spanish and English using 250 or less words
5. Key words in Spanish and English not containing more than 6 words.
6. Name of the author responsible for all correspondence, including his complete address, telephone number and email address.
7. Electronic addresses of all the co-authors.
8. Text, bibliographical references, and tables in the same file together with the legends for all the figures.
9. Figures must be in jpg or tiff format.

Manuscript Structure

Introduction: there must be a clear description of the theoretical framework of the theme of the investigation, purpose of the article and justification of the study, indicating the limitation of the problem question.

Materials and methods: a description of the object of observation or experimentation, instruments or devices and the methodology employed in the study.

Statistical analysis: indicate the statistical methods used and the data analysis employed.

Results: these must be presented in a logical sequence, with the accompanying tables and figures with their respective explanations and analysis.

Discussion: emphasis must be given to those aspects of the study which are new and important, contrasting the results with the relevant information available in the recent literature and relate the conclusions with the proposed objectives. Mention must be made of the implications and limitations of the results found and a comparison of the relevant observations with that of other studies. The results and the discussion may also be presented in a combined form.

Conclusions: an up to date survey of the investigation. Mention can be made here of future objectives of the same line of investigation.

References: these citations must be verifiable. When a citation is made, indicate in the text the author, the year and page in the following way: last name of the first author and year of publication Pérez (1996). If there are only two authors use both last names Perez and Ribas (1996). If there are more than two authors use only the first last name followed by *et al.*

Reference list: alphabetically and following the examples

Journal article

Last name, A. A., Last name, B. B., Last name, C. C. (Year). Title. Journal name, **volume:** pp-pp.

Example

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7**: 33-40.

Book

Last name, A. A. (year). Title, City, Country: Publisher

Example

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). *Fisiología Vegetal*. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Book chapter

Last name, A. A., Last name, B. B. (Year). Chapter title. In A. A. Last name. (Ed.), *Book title* (pp. xx-xx). City, Country: Publisher.

Example

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. *La enseñanza: Su teoría y su práctica* (148-165). Madrid, España: Akal.

Journal on line

Last name, A. A. (Year). Article title. *Journal*, **volume** (issue): pp-pp. Available in <http://www...or DOI>

Examples

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Available in: <http://www.jstor.org/pss/2388013>

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

References web pages

Date of the access

Example

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available in <http://www.algaebase.org>., accessed in June 2015.

Tables and graphics: The tables and frames are called tables and carry an Arabic numeration in accordance with the order in which they appear. The corresponding title is placed on the upper part of the table and notes are placed in the lower part. Symbols for unit measures must appear in the column headings. If it is necessary to display some information, use lower case letters from the alphabet according to the appearance of the table: a, b, c, d, e, etc.

Photographs, graphics, pictures, or sketches are named figures, are enumerated in order of appearance, and their legends must be written in a separate page. With respect

to microfiches, indicate the size of the augmentation used. People or their names should not be identifiable in photographs, unless written permission for their publication has been obtained.

When tables and figures have been taken from magazines or books, published in hard copy or electronically, specify the source and include the authorization for its reproduction from the respective publication.

Acknowledgments: These can be expressed to persons or entities who have aided in the realization of the work. Mention is made of persons and their type of aid provided, as well as to entities or institutions which have provided financial and material assistance. In case of investigative projects with financial support it suffices to mention the registry code and the entity, institution or foundation which provided the economic support.

Considerations

They will be published in the following issue to the announcement of the correction. They are responsibility of the authors. Errata are responsibility of the Journal.

Fabrication of evidence, data omission, duplicity of data or plagiarism will be penalized. The authors and their institutions, research center or university and sponsors will be notified.

Once the article has been accepted, it will undergo a style and format revision which will bring it to its definitive version. The authors will receive the galley proofs in PDF format for the correction of errors before its printing. The corrected version must be returned for final approval within a period of 48 hours. The manuscript must be accompanied with a letter to the editor informing him of the corrections that were carried out. The editor will inform the author of the date and volume number in which the publication will appear.

If the authors or co-authors, the editors or reviewers (evaluators) have some conflict of interest which may in any way influence the transparency and objectivity of the peer review process and publication, it must be so declared.

The most obvious conflicts of interest are those referred to as financial conflicts, which result between, employer-employee, investments, and patents, as well as honoraria, consulting, paid investigation by companies which depend on the investigative results, etc.

There also exist personal conflicts arising from friendships, animosity, academic competencies and passions in the moral or intellectual field (for example relatives in a company which will benefit from the results to be published, the use of the results for immediate promotion based on the published article, religious beliefs which are in direct conflict with the investigation that will be published, etc.).

Copyright Notice

Declaration of originality and transfer author's rights

The authors declare:

The published data and reference materials have been duly identified with their respective credits and have been included in the bibliographic notes and citations that have been so identified and that should it be required, I have all releases and permissions from any copyrighted material.

All material presented is free from any copyright and that I accept full legal responsibility for any legal claims relating to copyrighted intellectual property, fully exonerating from responsibility the **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

This work is unpublished and will not be sent to any other journal while waiting for the editorial decision of this journal. I declare that there is no conflict of interest in this manuscript.

In case of publication of this article, all author's rights are transferred to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, and so cannot be reproduced in any form without the express permission of it.

By means of this document, if the article is accepted for publication by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, the Revista assumes the right to edit and publish the articles in national and international indices or data bases for academic and scientific use in paper, electronic, CD-ROM, internet form either of the complete text or any other known form known or to be known and non-commercial, respecting the rights of the authors.

Transfer of author rights

In case the article is approved for publication, the main author in representation of himself and his co-authors or the main author and his co-authors must cede the author rights

of the corresponding article to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, except in the following cases:

The authors and co-authors will retain the right to revise, adapt, prepare derived works, oral presentations, and distribution to some colleagues of reprints of their own published work, if the corresponding credit is given to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**. It is also permissible to publish the title of the work, summary, tables, and figures of the work in the corresponding web sites of the authors or their employers, also giving credit to the Revista.

If the work has been realized under contract, the author's employer has the right to revise, adapt, prepare derivative works, reproduce, or distribute in hard copy the published work, in a secure manner and for the exclusive use of his employees.

If the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** were approached for permission by a third party for using, printing, or publishing specifically articles already published, the Revista must obtain the express permission of the author and co-authors of the work or of the employer except for use in classrooms, libraries, or reprinted in a collective work. The **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** reserves the possible use in its front cover of figures submitted with the manuscripts.

No other right, other than the author's right, can be claimed by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

Privacy Statement

The names and e-mail addresses appearing in the journal will be used solely for the purposes explicitly therein expressed and by no means will they be supplied to third parties.

Submission Preparation Checklist

As part of the submission process, authors are required to check off their submission's compliance with all of the following items, and submissions may be returned to authors that do not adhere to these guidelines.

1. Letter of submission, where it is stated that all authors have read and approved that:

- The submitted manuscript conforms in content, organization and presentation with established norms.
- The original article has not been previously published in any form nor has it been submitted to another journal nor will it be until an answer is received from the Editorial Committee.

- In the case the manuscript is accepted, it is then authorized to be published under the journal's norms.
- The document may not be published without authorization of all copyrighted texts and figures.
- The document is fully cited in a list of references.

2. Appearance

- The first page written in Word with names and surnames (complete name, first and second surnames separated by a hyphen) of all authors (without job titles or academic titles), affiliations and e-mail address.
- Complete title of the manuscript in Spanish and English.

- Short title.
- Name of person responsible for correspondence with their complete address, telephone number and electronic address.
- E-mail of all coauthors.
- Text, references and tables in the same file together with legends of the figures.
- Figures in jpg or tiff format.

3. Structure of the article

The following sections are to be included:

1. An abstract should be included in both Spanish and English.
2. Key words (no more than 6) should be included in both Spanish and English.
3. Introduction.
4. Materials and methods.
5. Results and Discussion for short communications.
6. Discussion.
7. Acknowledgments to collaborators and institutions and organizations which financed the research.
8. Declaration of conflict of interest.

4. Additional information: Figures

- Each figure is included in a separate page in jpg or tiff format
- Corresponding legends are included in a separate page
- Figures should be charged in JPG o PNG format

5. Additional information: Tables

- Tables are included on a separate page and are presented in a simple manner as a Word table
- Tables are ordered sequentially

6. References

Citations must follow the journal ACCEFYN's norms found in the authors' instructions

7. Abbreviations

The first use is introduced in parentheses

8. Nomenclature

- The generic and specific names are written in italics
- Names of micro-organisms, plants and animals are written out completely the first time that they are cited in the title and in the abstract.

9. Ethics and malpractice considerations

- All authors must know and approve of the form, content, authors, and the order of the authors
- An article that has been submitted to the journal ACCEFYN has not be submitted or published in any other journal.
- If the article includes research on human or animals have all authors read and followed the guiding principles of the Declaration of Helsinki and the use of non-human primates in the research?

10. Reviewers

List 3 or 4 possible reviewers with their complete names, academic background and e-mails.

