



ISSN 0370-3908 • eISSN 2382-4980

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



Burmeistera galeanoae (Campanulaceae, Asterales)

Vol. 49 • Número 191 • Págs. 274-464 •
Abril - Junio de 2025 • Bogotá - Colombia



ISSN 0370-3908 • eISSN 2382-4980

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

Vol. 49 • Número 191 • Págs. 274-464 • Abril - Junio de 2025 • Bogotá - Colombia

Comité editorial

Editora

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

Grupo de apoyo

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

Asistente editorial

- Carolina Acosta

Editores asociados

Ciencias Biomédicas

- Luis Fernando García, M.D., M. Sc.
Profesor emérito, Universidad de Antioquia,
Medellín, Colombia
- Gustavo Adolfo Vallejo, Ph. D.
Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia
- Juanita Ángel, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia
- Manuel Franco, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia
- Alberto Gómez, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana,
Bogotá, Colombia
- John Mario González, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- María Teresa Rugeles, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- María Mercedes Zambrano, Ph. D.
Corpogen, Bogotá, Colombia
- Juan G McEwen, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Ciencias del Comportamiento

- Guillermo Páramo, M.Sc.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia
- Rubén Ardila, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

- Ana María Groot de Mahecha, M. Sc.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

- Fernando Cárdenas, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Ciencias Físicas

- Pedro Fernández de Córdoba, Ph. D.
Universidad Politécnica de Valencia, España
- Diógenes Campos Romero, Dr. rer. nat.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- Román Eduardo Castañeda, Dr. rer. nat.
Universidad Nacional, Medellín, Colombia
- María Elena Gómez, Ph. D.
Universidad del Valle, Cali
- Gabriel Téllez, Ph. D.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- Jairo Roa-Rojas, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia
- Ángela Stella Camacho Beltrán, Dr. rer. nat.
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
- Edgar González, Ph. D.
Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
- Rafael Julián González Hernández, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- Carlos Duque, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
- Camilo Younes, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Manizales, Colombia

Ciencias Naturales

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

Ciencias Químicas

- 15 Sonia Moreno Guaqueta, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Myriam Sánchez de Gómez, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Fernando Martínez, Docteur en Chimie
Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia
- 15 Luis Fernando Echeverry, Ph. D.
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

- 15 Carmenza Duque Beltrán, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Ciencias de la tierra

- 15 Carlos Alberto Jaramillo Muñoz, Ph. D.
Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá
- 15 José Daniel Pabón, Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- 15 Alexander Correa, Ph. D.
Instituto de Geología, Universidad Nacional
Autónoma de México, Mexico
- 15 Camilo Montes, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- 15 Germán Bayona, Ph. D.
Corporación Geológica Ares, Bogotá, Colombia
- 15 Hernando Dueñas Jiménez, Ph. D.
BIOSS SAS, Antioquia, Colombia
- 15 Natalia Hoyos, Ph. D.
Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia
- 15 Camila Martinez, Ph. D.
Universidad Eafit, Medellín, Colombia
- 15 Monica Carvalho, Ph. D.
University of Michigan, Estados Unidos
- 15 Oris Rodríguez-Reyes, Ph. D.
Universidad de Panamá
- 15 José Gregorio Portilla, Ph. D.
Observatorio Astronómico Nacional de Colombia,
Bogotá, Universidad Nacional, Colombia
- 15 Santiago Vargas-Dominguez, Ph. D.
Observatorio Astronómico Nacional de Colombia,
Bogotá, Universidad Nacional, Colombia

Matemáticas

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

Comité científico internacional

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

Reseñada en los siguientes índices nacionales e internacionales:

Dialnet	Online Computer Library Center (OCLC)	Web of Sciences (WoS)
DOAJ	Publindex, Colciencias	Zentralblatt für Mathematik
Emerging Sources Citation Index (ESCI)	SCOPUS	
Latindex	SciELO, Colombia	

Publindex, Minciencias (convocatoria 910 de 2021), categoría C

Periodicidad: trimestral
Fecha de inicio: 1936

Esta publicación se ha financiado mediante la transferencia de recursos del Gobierno Nacional a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. La Academia no es responsable de las opiniones aquí expresadas.

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

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



Nuestra portada

Se presenta una composición de imágenes de la morfología floral y vegetativa de *Burmeistera galeanoae* (Campanulaceae), una nueva especie de subarbusto descrito de la cordillera occidental en los departamentos de Antioquia y Chocó, Colombia. Vegetativamente se destaca por la presencia de hojas distales reducidas en las ramas floríferas, las cuales contrastan con las hojas basales de tamaño considerable. Las flores se caracterizan por la presencia de pedicelos bracteolados, hipanto cupuliforme o subgloboso, lobos del cáliz reflexos, corola fucsia con lobos dorsales falcados, sinandro exerto hasta 30 mm de longitud, y bayas patentes infladas.

Fotografías por Javier Garzón Venegas. Diseño y edición de la lámina por Luis Emmanuel Rodríguez Correa

Ver artículo: Zapata-Correa DA, Garzón-Venegas J. *Burmeistera galeanoae* (Campanulaceae, Asterales) una especie nueva de los Andes noroccidentales de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):346-354, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3191>



ISSN 0370-3908 • eISSN 2382-4980

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

Vol. 49 • Número 191 • Págs. 274-464 • Abril - Junio de 2025 • Bogotá - Colombia

Contenido - Contents

Ciencias Biomédicas Biomedical Sciences

Original article

Myiasis, a neglected disease: A review of clinical cases and their distribution in Colombia

Miasis, una enfermedad desatendida: revisión de casos clínicos y su distribución en Colombia

Jhon Donato-Rondón, Ángel Donato-Rondón, Olga Lucía Pardo-Herrera 279

Ciencias Naturales Natural Sciences

Original article

Plant diversity of Neotropical dry forest fragments undergoing an ecological restoration process in the Colombian Caribbean

Diversidad vegetal en fragmentos de bosque estacionalmente secos sometidos a un proceso de restauración ecológica en el Caribe colombiano

Jorge D. Mercado-Gómez, Hernando Gómez-Franklin, Greys Bertel 291

Artículo original

Caracterización biológica del isópodo gigante (*Bathynomus giganteus*) en aguas profundas del Caribe colombiano

Biological characterization of the giant isopod (*Bathynomus giganteus*) in deep waters of the Colombian Caribbean

Nadya L. Chaves-Aguilar, Paula D. Muñoz, Leonardo Panche, Luisa F. Dueñas 307

Artículo original

Composición y distribución de los helechos y licófitos del bosque muy húmedo premontano: vereda Vergel Alto (Cubarral – Meta), Colombia

Composition and distribution of ferns and lycophytes of the very humid premontane forest: Vergel Alto (Cubarral - Meta, Colombia)

Alejandra Morales-G, José Murillo-A, Luz Stella Suárez-S 321

Original article

Spatio-temporal variability of organic matter content in a vertisol planted with sugarcane under different management systems

Variabilidad espacio-temporal del contenido de materia orgánica en un vertisol plantado con caña de azúcar bajo diferentes sistemas de manejo

Juan Alejandro Villazón-Gómez, George Martín-Gutiérrez, Yakelin Cobo-Vidal 336

Ciencias Naturales

Natural Sciences

Artículo original

***Burmeistera galeanoae* (Campanulaceae, Asterales) una especie nueva de los Andes noroccidentales de Colombia**

Burmeistera galeanoae (Campanulaceae, Asterales), a new species from the northwestern Andes of Colombia

Diego Alejandro Zapata-Correa, Javier Garzón-Venegas 346

Original article

A new species and new records of Myrtaceae from Colombia

Una nueva especie y nuevos registros de Myrtaceae en Colombia

Carlos Parra-O. 355

Original article

Physiological behavior of banana passionfruit [*Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) Holms-Niels. & P.M. Jørg.] in two altitudinal conditions at Pasca municipality, Cundinamarca (Colombia)

Comportamiento fisiológico de la curuba [*Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) Holms-Niels. & P.M. Jørg.] en dos condiciones altitudinales en el municipio de Pasca, Cundinamarca (Colombia)

Mildred Mayorga, Gerhard Fischer, Sandra Esperanza Melo, Luz Marina Melgarejo 362

Artículo original

Una nueva especie de *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, Antioquia, Colombia

A new species of *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) from Las Orquídeas National Natural Park (Antioquia, Colombia)

Diego Giraldo-Cañas, Gaspar Morcote-Ríos 378

Ciencias de la Tierra

Earth Sciences

Artículo original

Evolución morfodinámica del delta de Tinajones, río Sinú: una visión estacional e interanual

Morphodynamic evolution of the Tinajones Delta in the Sinú River: a seasonal and interannual perspective

Mateo Reyes, Yesmin Fontalvo, Ever Payares, Óscar Álvarez-Silva 394

Matemáticas

Mathematics

Review article

On a classification problem for a quiver of type $\tilde{A}_3$

Sobre un problema de clasificación para un carcaj de tipo $\tilde{A}_3$

Ivon Dorado, Gonzalo Medina 411

Opinión/ Opinion

Camille Flammarion y su huella en Colombia

Camille Flammarion and his legacy in Colombia

Santiago Vargas-Domínguez, Freddy Moreno-Cárdenas 428

Vida de la Academia

Catherine Bréchignac 435

Enfoque y alcance

Focus and Scope 452

Biomedical Sciences

Original article

Myiasis, a neglected disease: A review of clinical cases and their distribution in Colombia

Miasis, una enfermedad desatendida: revisión de casos clínicos y su distribución en Colombia

✉ Jhon Donato-Rondón^{1,*}, ✉ Ángel Donato-Rondón², ✉ Olga Lucía Pardo-Herrera³

¹ Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C., Colombia

² Servicio de Radiología, Hospital Militar Central, Bogotá, D. C., Colombia

³ Servicio de Dermatología, Unidad Médica Integral María Auxiliadora, Bogotá, D.C., Colombia

Abstract

Human myiasis, primarily caused by larvae of the fly species *Dermatobia hominis* and *Cochliomyia hominivorax* (order Diptera), is a persistent public health problem in South America. In Colombia, the geographical distribution of these species is poorly understood, and clinical reports of myiasis remain scarce. Our study aimed to determine the geographic distribution of *D. hominis*, *C. hominivorax*, and myiasis cases in Colombia by reviewing bibliographic sources, including scientific and medical articles, biological collections, and clinical reports. We conducted an exhaustive review of biological and medical literature, biological collections, and clinical case records, and then created a database to quantify myiasis cases nationally and by department. Their distribution is shown in choropleth and point maps, identifying departments and municipalities with the highest number of cases. Our results provide the most comprehensive geographic distribution of myiasis to date for Colombia, with most cases reported in Antioquia (including Medellín), Cundinamarca (including Bogotá), Meta (including Villavicencio), Santander (including Bucaramanga), and to a lesser extent, Tolima and Valle del Cauca. Although the scarcity of data prevented the calculation of infection rates over time, we concluded that myiasis is endemic in Colombia. Most cases were reported in cities and departments in the country's Andean region, where most of the population, primary health care services, and health surveillance infrastructure are concentrated.

Keywords: Myiasis; Larva; Diptera; Case reports as topic.

Resumen

La miasis humana, comúnmente causada por larvas de las moscas *Dermatobia hominis* y *Cochliomyia hominivorax* (orden Díptera), es un problema de salud pública persistente en Suramérica. En Colombia, la distribución geográfica de estas especies es poco conocida y los reportes clínicos de miasis son escasos. Nuestro objetivo fue precisar la distribución geográfica de *D. hominis* y *C. hominivorax* en Colombia a partir de fuentes bibliográficas. Se hizo una revisión exhaustiva de la literatura biológica y médica, las colecciones biológicas y los registros de casos clínicos de *D. hominis* y *C. hominivorax* en Colombia. Se creó una base de datos para cuantificar el número de casos del país y por departamento. La distribución se representó en mapas de coropletas. Además, se determinaron los municipios con el mayor número de casos. Los resultados presentan la distribución geográfica de la miasis más completa hasta el momento en Colombia. Las áreas más afectadas son los departamentos andinos de Antioquia (incluido Medellín), Cundinamarca (incluida Bogotá), Santander (Bucaramanga), así como Meta (incluido Villavicencio), y en menor medida, Tolima y el Valle del Cauca. Sin embargo, la escasez de datos no permitió calcular las tasas de infección a lo largo del tiempo. Se concluyó que la miasis es endémica en Colombia y se concentra en la región andina, donde se encuentra la mayoría de la población y de los servicios de atención primaria de salud.

Palabras clave: Miasis; Larva; Dípteros; Informes de casos como asunto.

Citation: Donato-Rondón J, et al.
Myiasis, a neglected disease: A review of clinical cases and their distribution in Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):279-290, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3190>

Editor: Gustavo Adolfo Vallejo

***Corresponding author:**

Jhon Donato-Rondón;
jedonator@unal.edu.co

Received: April 29, 2025

Accepted: June 11, 2025

Published on line: June 20, 2025



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

Introduction

Vector-borne diseases are a significant public health problem in tropical and subtropical regions and have recently become a threat in developed countries (Savic *et al.*, 2014). At least 75% of infectious diseases afflicting humans are of animal origin, and approximately 60% of all human pathogens are zoonotic (Bueno *et al.*, 2015). One of these zoonotic diseases is myiasis. It is defined as the invasion of vertebrate tissue by fly larvae of the order Diptera, and it affects humans, mammals, and birds (Ragi *et al.*, 2021). These larvae usually produce furuncular, creeping, or traumatic skin lesions, with trauma ranging from minor to severe, depending on the species and location of infestation (Robins & Khachemoune, 2010).

Although 85% of myiasis cases are cutaneous, about 15% involve visceral infection affecting the upper respiratory tract or gastrointestinal mucosa (Ragi *et al.*, 2021). Vaginal myiasis has also been reported (Cantillo & Rojas, 1971), and those affecting the central and peripheral nervous systems, including the brain when exposed to the outside environment through surgery or trauma. These nervous system lesions may result in death and are key contributors to myiasis' overall case fatality rate, which is less than 10% (Organismo Internacional de Energía Atómica-OIEA & Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura-FAO, 2020).

Myiasis can result from larval infestation by a variety of fly species (Diptera), but by far, the two most common in South America are *D. hominis* and *C. hominivorax* (James, 1970; Fresia *et al.*, 2013). *Dermatobia hominis*, known as the “human fly,” is the most frequent cause of myiasis in the Americas (Francesconi *et al.*, 2012; McGarry, 2014). It is native to the tropics between latitudes of 25°N and 32°S (Francesconi *et al.*, 2012), and can be found in many ecosystems, especially forests (Francesconi *et al.*, 2012). It infects many animals, including cattle (Forero Beccera *et al.*, 2007) and occasionally humans. *Dermatobia hominis*' eggs stick to the abdomen of an intermediary mosquito, usually species of the genus *Psorophora* (Diptera), and are released into their final host via phoresis, a type of animal-mediated dispersion in which an animal (the phoront) attaches to another (the dispersion host) with the sole purpose of being transported to an “appropriate” habitat (the final host) (Bartlow & Agosta, 2021). Once the eggs have hatched, some larvae adhere to the final host and perforate its skin (Wall *et al.*, 2001).

Cochliomyia hominivorax is a parasitic fly species found in the tropics and hot temperate zones of the United States, the Caribbean, and most of Latin America (Fresia *et al.*, 2013). Its larvae only develop and reach full maturity in tissues of living animals (wild or domestic) or human beings (Mulieri & Patitucci, 2019), in whom it may cause severe cutaneous myiasis (Baumgartner & Greenber, 1985). In humans, the most often occurring form of *C. hominivorax* myiasis is wound myiasis, in which the parasite penetrates through a wound into the underlying tissue and destroys it. The resulting condition may be severe, with mortality as high as 8% (Francesconi & Lupi, 2012). Researchers have reported a few myiasis cases caused by *C. hominivorax*, and biological museum collections house specimens, but scantily documented (Amat, 2009; Mulieri & Patitucci, 2019).

In terms of public health, myiasis represents a complex problem: around 170 million people are at risk of acquiring it (Francesconi & Lupi, 2012; Smith, 2015), and its specific demographic and geographic risk factors in endemic areas are not well known. This is so because treating physicians generally do not track and document the circumstances of each case, or because patients mechanically excise the larvae themselves and never seek medical care (McGarry, 2014). As a result, myiasis is broadly underreported (Cuestas *et al.*, 2021) and, thus, not noticed by public health authorities.

Risk factors for myiasis, in particular for traumatic myiasis, include inadequate personal hygiene, mental retardation, and childhood (Rummens *et al.*, 2020). Besides, *D. hominis* and *C. hominivorax* are distributed and abound mostly in tropical and subtropical regions in developing countries where, in some cases, they are associated with poorer socioeconomic regions (Francesconi & Lupi, 2012; Hall *et al.*, 2016). Other factors, such

as human migration patterns, may also explain their distribution (Fresia *et al.*, 2013). Myiasis is considered a neglected tropical disease (Feasey *et al.*, 2009), i.e., an infectious disease afflicting the world's poorest populations (Feasey *et al.*, 2009), where they are closely related to poor hygiene and living conditions and deficient medical care (Hotez & Fujiwara, 2014).

Eco-epidemiology should interact with medical practice and public health policies to prevent myiasis and promote human health (Savic *et al.*, 2014), which can only be achieved if the geographic distribution and total case numbers of *D. hominis* and *C. hominivorax* for a country or region are known.

Although myiasis has been a persistent public health problem in many areas of Colombia for a long time (Gonzalez *et al.*, 2022), epidemiological and geographic distribution records of animal and human cases are limited (Gonzalez *et al.* 2022), with underreporting resulting in unknown prevalence in endemic areas (Osorio *et al.*, 2006). Although it has been recommended that the medical and scientific community no longer publish every reported case of myiasis (Smith, 2015), it may not be out of place to do so in Colombia. In a relatively recent study (Ragi *et al.*, 2021), researchers took an updated look at myiasis cases throughout Latin America and found endemic areas in Brazil, Belize, and other countries. Surprisingly, no cases were reported for Colombia, an inconsistency that astonished and inspired us to undertake the present study.

Our objective was to determine the geographic distribution of myiasis caused by *D. hominis* and *C. hominivorax* in Colombia based on cases reported in scientific and medical articles, biological collections, and clinical case reports. In light of the scarcity of studies in Colombia reporting and summarizing the country's myiasis cases by location, this study will help prioritize which areas of the country would benefit from educational campaigns to raise awareness about the disease, including its prevention and treatment, both among the medical community and the general population.

Materials and methods

We conducted a meticulous review of the geographic distribution, taxonomic identification, and clinical cases in humans and animals evincing the presence of myiasis caused by *D. hominis* and *C. hominivorax* in Colombia.

We searched PubMed, Google Scholar, Science Direct, and Lilacs databases and biological collections. We also encountered multiple clinical cases in the files of the Servicio de Dermatología at Hospital Militar Central in Bogotá, and one case at Hospital Regional de Leticia in Leticia (Amazonas). All these reports of *D. hominis* and *C. hominivorax* (including those in the biological collections) came from animal or human myiasis. For this reason, we called "case" every occurrence of *D. hominis*, *C. hominivorax*, and "unspecified" myiasis. Furthermore, when a source reported more than one case (only one study), these were treated as separate cases. In every occasion, we registered in a database the species (*D. hominis*, *C. hominivorax*, or unspecified), the location where the case was reported (municipality and department), and, when available, the body area affected (Table S1, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3190/4555>).

We determined the number of *D. hominis* cases reported for each department and the entire country and listed the municipalities with the highest number of cases. A choropleth map and a point map were created and superimposed to visually depict the total number of cases in humans and animals (Figure 1A). Additionally, we developed separate maps to display the number of cases by department for *C. hominivorax* (Figure 1B), *D. hominis* (Figure 1C), and other Diptera species or unspecified cases (Figure 1D). All maps were generated using QGIS 3.42 at a 1:8,397,943 scale following the procedures detailed below.

Point maps (by department)

We obtained the map of Colombia and its departments from Natural Earth. The map was used as a base to plot points as follows:

i) If only one case was reported, we placed a single point in the department's polygon centroid.

ii) If more than one case was reported, we plotted the points according to their geographic coordinates.

When georeferencing was unavailable, a point was randomly placed within the department's polygon.

Choropleth maps (by department)

Based on the number of myiasis cases in each department, we created numerical ranges using cartographic natural breaks (Jenks optimization method). On the same map (layer), each department was then colored according to its range of reports. This procedure was repeated for total cases (**Figure 1A**), *D. hominis* cases (**Figure 1B**), *C. hominivorax* cases (**Figure 1C**) cases, and other cases (**Figure 1D**).

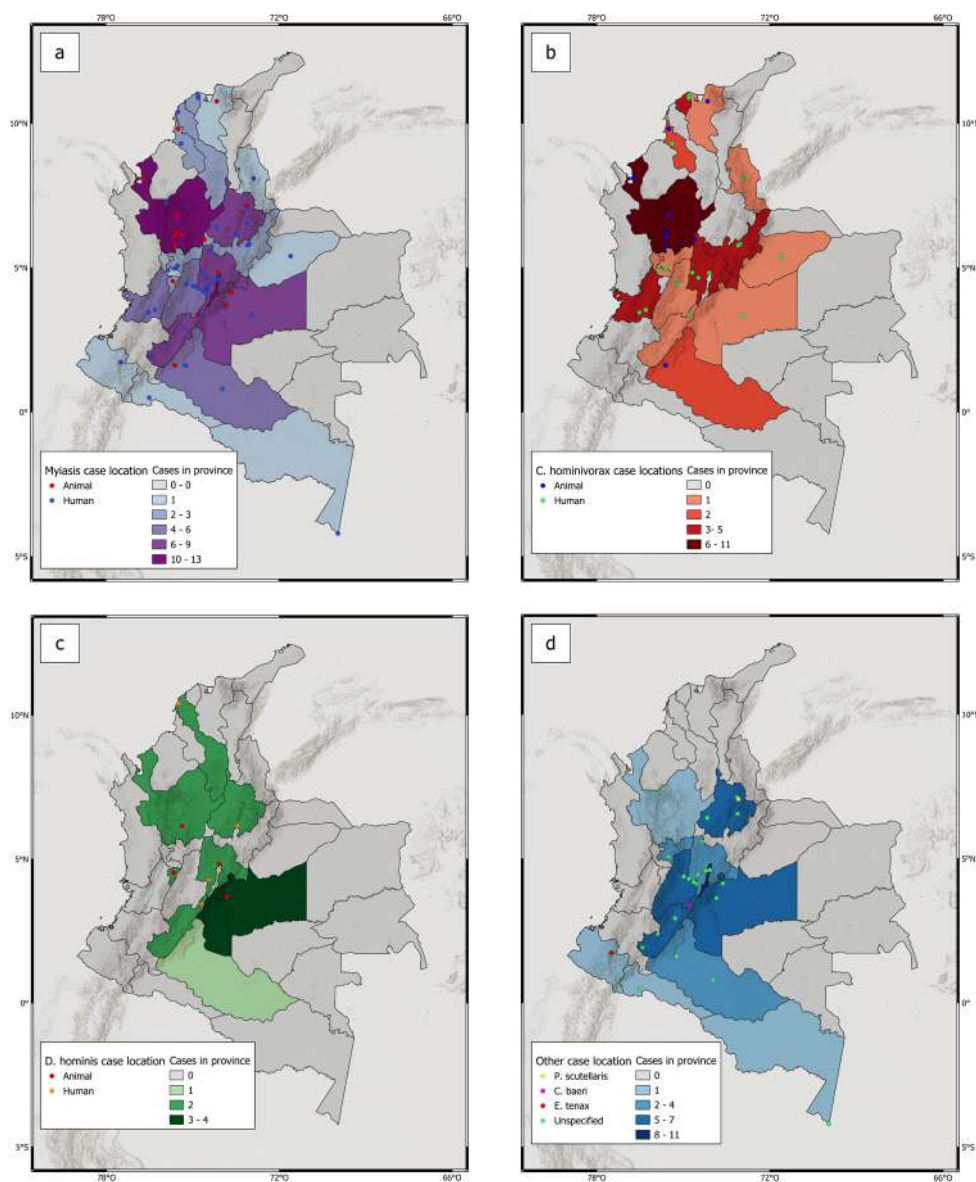


Figure 1. A. Spatial distribution in Colombia of myiasis cases. B. Cases caused by Diptera fly species *Cochliomyia hominivorax*; C. *Dermatobia hominis*, and D. other species reported

Complete maps (by department)

The point maps and choropleth maps were superimposed on each other and then on a hillshade map. The image was obtained from ArcGIS online by Esri. To determine the distribution of myiasis in Colombia, we reviewed, summarized, and reported the clinical presentations under “Clinical Cases”.

Ethical aspects

The Ethics Committee at Hospital Militar Central approved this study (Minutes No. 8) on May 5, 2023.

Results

We obtained two results: 1) the distribution of myiasis cases reported in Colombia, and 2) a summary of a typical case clinical presentation reported in the country.

Myiasis distribution

Over the 54 years from 1971 to 2025, 62 myiasis cases were documented in Colombia in scientific and medical literature. Another four (4) cases were found in biological collections, and 29 more were obtained from the files at Hospital Militar Central and Hospital Regional de Leticia. After making sure that none of them were double-reported, we reviewed 94 cases and created the geographic distribution maps and tables presented below.

Out of the 94 cases, 18 (19%) were due to *D. hominis*, 37 (39%) to *C. hominivorax*, and the other 37 cases (38%) were due to unspecified fly species. Three other fly species were identified as myiasis causal agents: *Eristalis tenax*, *Palpada scutellaris*, and *Cuterebra baeri*, accounting for 3% of the cases. Despite the diversity of Diptera species reported, 55 of the 58 cases with species-level identification (95%) were caused by *D. hominis* and *C. hominivorax*. Furthermore, 73 of the 94 cases were in humans and 21 in animals, including the four cases found in biological collections. **Figure 1** shows the geographic distribution of *D. hominis*, *C. hominivorax*, and the three additional Diptera species, along with the clinical and total case counts by department.

Figure 1 also shows that myiasis cases and their fly-causing larvae were not uniformly distributed across Colombia. More cases were reported in the country's mountainous regions than in others. Notably, all departments with medium or high myiasis frequency have mountainous areas, even if they account for only a small portion of their overall extension.

Table 1 shows the number of clinical cases, the average altitude, and the population by department. To further bring out the results shown in **Figure 1**, the number of cases (human and animal) for each department is also presented in **Table 2**, both as an absolute value and as the percentage of all national cases.

According to the distribution maps in **Figure 1**, the highest number of cases caused by *D. hominis* occurred in Meta (n=4) and Cundinamarca (n=3). Two cases were reported in each of the following departments: Antioquia, Bolívar, Quindío, and Santander. Most of the cases caused by *C. hominivorax* were found in Antioquia (n=10), Cundinamarca (n=4), Valle del Cauca (n=4), and Boyacá (n=3). Most clinical (human) cases occurred in Cundinamarca (including Bogotá) (n=19), Santander (n=7), Antioquia (n=6), Tolima (n=6), and Valle del Cauca (n=5). Notably, these departments have the highest number of hospitals in Colombia.

Antioquia, Cundinamarca (including Bogotá), Meta, Santander, and Tolima registered most of the cases (animal and human). Very few cases were found in Chocó, the northern departments, the far eastern departments (collectively referred to as Orinoquia), and Amazonas. The municipalities with the greatest number of cases were also determined and reported in **Table 3**.

Clinical presentations: Signs and symptoms

The human clinical cases presented in **Table S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3190/4555>, came from many sources, and, therefore, clinical reporting of the signs and symptoms varied widely, while some reports provided few or no

Table 1. Geographical distribution of clinical cases considering altitude range and population, Colombia, 2022 (N = 73)

Department	Clinical cases (n)	Altitude range* (masl)	Population [†] Inhabitants
Bogotá D.C	11	High	7,901,650
Cundinamarca	10	Low	3,200,000
Santander	7	Medium	2,236,600
Antioquia	6	Medium	6,890,000
Tolima	6	Low	1,346,940
Valle del Cauca	5	Low	4,590,280
Meta	4	Low	1,080,710
Atlántico	3	Low	2,804,030
Caldas	3	Medium	1,036,450
Huila	3	Low	1,140,930
Bolívar	2	Low	2,236,600
Boyacá	2	Medium	1,259,600
Caquetá	2	Low	419,280
Amazonas	1	Low	82,070
Casanare	1	Low	442,070
Nariño	1	Low	1,709,890
Norte de Santander	1	Medium	1,651,280
Putumayo	1	Low	369,060
Quindío	1	Medium	569,570
Risaralda	1	Low	977,830
Sucre	1	Low	972,350
Total	72		42,917,190

* High: > 2,500 masl; medium: 1,500 < 2,500 masl; low: 0 < 1,500 masl

† Inhabitants in Colombia in 2022 by department. Source: <https://es.statista.com/estadisticas/1191612/numero-de-personas-en-colombia-pordepartament/#:~:text=Se%20estima%20que%20en%202022,6%2C89%20millones%20de%20habitantes>

details. In virtually all clinical cases, myiasis was cutaneous and affected areas of the body from head to toe, including scalp, eyes, eyelids and eyelashes, nose, mouth, ears, forearms, back, navel, genitals, thighs, knees, ankles, and feet, manifested mainly as erythemas and furuncles with larvae in each nodule.

Lesions were generally located in the dermis, usually only one. However, some cases presented multiple lesions forming a linear array of inflammation and edema spanning an area of 2 to 3 cm. Pain and pruritus were common, as was secondary bacterial infection. In most cases, treatment was effective and consisted of surgical extraction and the administration of 0.2 mg of ivermectin per kilogram of weight.

The principal diagnostic procedure was visual inspection. Several cases, however, reported Doppler ultrasound scanning results, an optimal alternative procedure for identifying and quantifying larvae and registering their movement and parasitic developmental stage. Some of our cases evinced a well-defined, oval-shaped structure with a hypoechoic rim and hyperechoic center lines crossing the dermis and leading to the skin surface. In some ultrasound the larvae' movement even resembled vascular flow.

Table 2. Number and percentage of myiasis cases by department (N = 94)

Department	Cases (n)	%
Antioquia	13	14
Bogotá*	11	12
Cundinamarca	9	10
Meta	8	9
Santander	8	9
Tolima	6	6
Valle del Cauca	5	5
Caquetá	4	4
Huila	4	4
Boyacá	3	3
Atlántico	3	3
Caldas	3	3
Quindío	2	2
Sucre	2	2
Bolívar	2	2
Casanare	1	1
Norte de Santander	1	1
Putumayo	1	1
Amazonas	1	1
Nariño	1	1
Risaralda	1	1
Magdalena	1	1

* Bogotá is included because it is the Capital District of Colombia.

Table 3. Municipalities with the highest number of reported cases

Municipality	Department	Cases (n)	%
Bogotá	Cundinamarca	11	11.7
Medellín	Antioquia	7	7.4
Villavicencio	Meta	5	5.3
Bucaramanga	Santander	4	4.2
Cali	Valle del Cauca	4	4.2
Melgar	Tolima	3	3.2
Total		34	36.0

Discussion

The literature makes clear that myiasis is no newcomer to Colombia. Larvae infesting the skin were reported as a medical problem in the 1700s and 1800s (Aguirre *et al.*, 2021). In the early to mid-1800s in the Nuevo Reino de Granada (grouping the modern-day countries of northern South America), “worms in the skin” (cutaneous myiasis) were treated with plantain sap (*Musa paradisiaca*), a colonial remedy used in the 1700s (Aguirre *et al.*, 2021). In 1915, a case of nasal myiasis in a patient from the Atrato River in Chocó was

published. Seemingly, he was cured by applying creosote liquid, originally intended to treat cracks in calf hoofs (**Balfour**, 1915). Another case of nasal myiasis was reported in 1917 in Medellín (Antioquia) (**Restrepo**, 1917).

A 1934 article about *Cochliomyia* and myiasis in Tropical America mentioned what would be the first reference to a *C. hominivorax* adult specimen, which was captured in Colombia for the British Museum of Natural History (**Aubertin & Buxton**, 1934). The authors suggested that the form of myiasis caused by this species is more common in humans than in other animals (**Aubertin & Buxton**, 1934). In 1943, Bates observed that *D. hominis* was particularly common in the forested foothills of Colombia's eastern Andean Cordillera range (**Bates**, 1943). The article further described that gravid females felt attracted to hot-blooded animals (**Bates**, 1943). In 1961, the life cycle of *D. hominis* was described (**Mateus-Valles**, 1961), highlighting the species' affinity for the temperate, humid areas of the Andes (**Altamiranda et al.**, 2020; **Ramos et al.**, 2021). In 1971, the first case of vaginal myiasis caused by *D. hominis* was described in Colombia (**Cantillo & Rojas**, 1971) and a new period in myiasis studies started as reports became progressively more common. Before this date, the myiasis literature for Colombia was almost non-existent, which explains why our geographic distribution maps include cases from 1971 to 2021.

Here, we compiled myiasis reports from scientific and medical articles, biological collections, and clinical cases to determine their geographic distribution in Colombia (**Table S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3190/4555>). Although the dataset was relatively small (94 cases), this myiasis distribution is the most comprehensive for Colombia and may contribute to further research and public health promotion. As reported by other researchers, *D. hominis* and *C. hominivorax* are known to be the most common myiasis-causing fly species in South America (**Fresia et al.**, 2013). In our study, these two species accounted for 58% (55/94) of all myiasis cases. However, three additional species, *E. tenax*, *P. scutellaris*, and *C. baeri*, were also reported, expanding the known diversity of myiasis agents in Colombia.

Myiasis caused by rat-tailed maggots of the Eristalini tribe (family Syrphidae), including *E. tenax* and *P. scutellaris*, has been rarely documented and is only briefly mentioned in the specialized literature (**Aguilera et al.**, 1999; **Dulce-Villarreal et al.**, 2020). These fly larvae are classified as myiasis accidental agents, typically causing intestinal infections associated with the ingestion of contaminated food or water containing larvae, since *Eristalis* and *Palpada* species tend to oviposit near water sources or decomposing organic matter (**Jaimes-Dueñez et al.**, 2022). Although globally distributed and often found in urban environments, these species are a rare cause of human myiasis cases that are usually linked to poor socioeconomic conditions, lack of wastewater management, and limited access to healthcare (**Dulce-Villarreal et al.**, 2020).

In contrast, *Cuterebra* (family Oestridae) is a parasitic genus of botflies typically associated with wild mammals such as rabbits, squirrels, chipmunks, and mice. *C. baeri* has been reported as a biological controller of *Alouatta* (howler monkey) populations (**Newbold-Bernal et al.**, 2024), and there are no records of transmission to humans or other domestic animals (**Hnilica & Patterson**, 2017).

The proportion of cases caused by *D. hominis* and *C. hominivorax* species is likely higher than reported, since they are probably responsible for as much as 38% of the unspecified myiasis cases, in contrast to the rare and accidental myiasis caused by *E. tenax* and *P. scutellaris*.

Previous studies also register myiasis underreporting. We found only 94 cases over 54 years, although the disease is common. In other respects, our findings differed from previous ones. Compared to *C. hominivorax*, *D. hominis* is reported as the predominant cause of myiasis in the region (**Ragi et al.**, 2021); however, in our study, this relationship was reversed, as *C. hominivorax* accounted for 37% of all cases (36/94) and *D. hominis* for only 19% (18/94). Given that the cause of 38% (36/94) of the myiasis cases was unspecified, this result may not accurately reflect the species distribution in Colombia, but

if it does, it suggests that *C. hominivorax* may be a significantly greater cause of myiasis in Colombia than in other countries. Due to its long history and wide distribution, we concluded that myiasis is endemic in Colombia, as in Brazil and Belize (**Ragi et al.**, 2021).

We observed that myiasis was distributed throughout many regions of the country, but the highest number of cases (n=69) occurred in the Andean region, namely Antioquia, Cundinamarca (including Bogotá), Santander, Meta, Tolima, and, to a lesser extent, Boyacá, Caldas, Huila, Norte de Santander, Quindío, and Risaralda. The municipalities with the highest number of cases were the country's two largest urban centers, Bogotá (Cundinamarca) and Medellín (Antioquia), followed by Villavicencio (Meta), Bucaramanga (Santander), Cali (Valle del Cauca), and Melgar (Tolima). What explains this distribution? Human demographics likely play a role (**Fresia et al.**, 2013). The departments with the highest number of cases are also the most densely inhabited, housing most of the country's population, hospitals, and medical facilities. The presence of more and better health facilities leads to better reporting, and a larger population to more cases. The role of human populations in the configuration of species distribution may especially affect *C. hominivorax* (**Fresia et al.**, 2013). It is well-established that *C. hominivorax* is widely distributed, although it is uncommon in biological collections (**Amat**, 2009).

Beyond human factors, synanthropy and altitude also play a role. The Andean region is inhabited by blowflies (**Altamiranda et al.**, 2020), especially in medium to large cities in the Andes, due to the high degree of synanthropy there. As the cities where myiasis is concentrated bear these characteristics, it appears that *D. hominis* and *C. hominivorax* follow the same distribution pattern as blowflies. Thus, synanthropy may be involved in Colombia's myiasis distribution.

These cities are densely populated and mainly located at low to medium altitudes. This fact aligns with studies reporting that Diptera fly species richness decreases with altitude because the temperature and humidity at lower altitudes lead to higher decomposition of organic matter, which promotes greater biodiversity (**Ramos-Pastrana et al.**, 2021). The studies may also suggest that other Colombian low-altitude regions, such as Amazonas, Chocó, and the Orinoquia, could have widespread myiasis. Our findings, however, do not support this.

The most notable weakness in our study was the lack of data, mainly attributable to the following circumstances: Colombia's lack of a central disease reporting system; the impossibility of authors collecting medical records from many clinics across the entire country; the number and type of databases consulted, and the nationwide underreporting of myiasis in general. As most of the data we found comes from medical centers in large urban areas located in the Andes, it is logical that this could skew the distribution towards these centers and the Andes. Smaller municipalities, rural areas, and other regions may be underrepresented.

Conclusions

Myiasis is endemic in Colombia. The most affected areas appear to be the following provinces and urban centers located in Andean Cordillera: Antioquia (Medellín), Bogotá, Cundinamarca, Meta (Villavicencio), Bucaramanga (Santander), Cali (Valle del Cauca), and to a lesser extent, Boyacá, Caldas, Huila, Norte de Santander, Quindío, Risaralda, and Tolima. Finally, the scarcity of data did not allow us to calculate infection rates over time. Despite these limitations, this study provides useful information on the geographical distribution of myiasis in Colombia, highlighting the predominance of *C. hominivorax* and *D. hominis* as primary causative agents.

Supplementary information

See the in supplementary information <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3190/4555>

Acknowledgements

We thank Rosaura Velandia for creating the preliminary myiasis distribution maps, Neil Hunt for his translation and editing of the original Spanish text into English, Hannah Sofia Bedoya Vargas for editing the final version of the manuscript, preparing it for submission to the journal, correcting it after reviewing, and creating the final version of the myiasis distribution maps.

Funding

This research and its subsequent publication received no funding of any kind from public or private sources.

Conflicts of interest

The authors have no potential conflict of interest to disclose.

Author contributions

JCD: conceptualization, investigation, methodology, original draft preparation, review, and editing; ÁD: conceptualization, clinical presentation, original draft preparation, review, and editing; OLP: clinical presentation, review, and editing.

References

- Aguilera, A., Cid, A., Regueiro, B. J., Prieto, J. M., Noya, M. (1999). Intestinal myiasis caused by *Eristalis tenax*. *Journal of Clinical Microbiology*, 37(9), 3082. <https://doi.org/10.1128/JCM.37.9.3082-3082.1999>
- Aguirre-Bejarano, P., Martínez-Lozano, J. C., Briceño Balcázar, I., Melo-Pérez, L., Tuta-Quintero, E., Gómez-Gutiérrez, A. (2021). Gusanos: una receta médica del siglo XVIII para el manejo de miasis en el Nuevo Reino de Granada. *Gaceta Medica de Caracas*, 129(3), 717-722. <https://doi.org/10.47307/GMC.2021.129.3.19>
- Altamiranda, M., Amat, E., Gómez, L. M. (2020). Influence of montane altitudinal ranges on species distribution models: Evidence in Andean blow flies. *Peer Journal*, 8, e10370. <https://doi.org/10.7717/peerj.10370>
- Amat, E. (2009). Contribución al conocimiento de las Chrysomyinae y Toxotarsinae (Diptera: Calliphoridae) de Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(3), 693-708.
- Aubertin, D. & Buxton, P. A. (1934). *Cochliomyia* and myiasis in Tropical America. *Annals of Tropical Medicine Parasitology*, 28(2), 245-254. <https://doi.org/10.1080/00034983.1934.11684807>
- Balfour, A. (1915). Tropical problems in the New World. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 8(2), 75-108. [https://doi.org/10.1016/S0035-9203\(15\)90063-9](https://doi.org/10.1016/S0035-9203(15)90063-9)
- Bartlow, A. & Agosta, S. J. (2021). Phoresy in animals: Review and synthesis of a common but understudied mode of dispersal. *Biological Reviews*, 96(1), 223-246. <https://doi.org/10.1111/brv.12654>
- Bates, M. (1943). Mosquitoes as vectors of Dermatobia in eastern Colombia. *Annals of the Entomological Society of America*, 36(1), 21-24. <https://doi.org/10.1093/aesa/36.1.21>
- Baumgartner, D. & Greenber, B. (1985). Distribution and medical ecology of the blow flies (Diptera: Calliphoridae) of Perú. *Annals of the Entomological Society of America*, 78(4), 565-587. <https://doi.org/10.1093/aesa/78.5.565>
- Bueno, R. M., Almeida, A. P. G., Navarro, J. C. (2015). Emerging zoonoses: Eco-epidemiology, involved mechanisms, and public health implications. *Frontiers in Public Health*, 3, 157-2. <https://doi.org/10.3389/fpubh.2015.00157>
- Cantillo, J. & Rojas, L. (1971). Miasis Vaginal (*Dermatobia Hominis* o Nuche). Primer Caso. *Revista Colombiana de Obstetricia y Ginecología*, 22(5), 339-345. <https://doi.org/10.18597/rcog.1357>
- Cuestas, D., Pedraza, J., Herrera, H., Motta, A., Cuestas, A., Forero, Y., Porras, R., Urrea, F., Galvis, D., Galvis, I., Bernal, M.-A., Alvarado, M.-V., Bula, R., Velásquez, O., Villalba, D., Lamus, S., Ariza, G., Bayona, N., Gutiérrez, A., Segura, A., Patiño, M., Perafán, A.,

- Ramírez-Rodríguez, S., Rolon, M.** (2021). Cutaneous myiasis in skin cancer and malignant wounds: A systematic review. *International Journal of Dermatology*, 60(12), 1529-1546. <https://doi.org/10.1111/ijd.15672>
- Feasey, N., Wansbrough-Jones, M., Mabey, D. C. W., Solomon, A. W.** (2009). Neglected tropical diseases. *British Medical Bulletin*, 93(1), 179-200. <https://doi.org/10.1093/bmb/ldp046>
- Forero-Becerra, E. G., Cortés, J. A., Villamil, L. C.** (2007). Ecología y epidemiología del gusano barrenador del ganado, *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel, 1858). *Revista de Medicina Veterinaria*, 14, 37-49.
- Francesconi, F. & Lupi, O.** (2012). Myiasis. *Clinical Microbiology Reviews*, 25(1), 79-105. <https://doi.org/10.1128/CMR.00010-11>
- Fresia, P., Azeredo, A. M. L., Lyra, M. L.** (2013). The phylogeographic history of the New World screwworm fly, inferred by approximate Bayesian computation analysis. *PLoS ONE*, 8(10), e76168. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076168>
- Gonzalez Velez, S. de J., Olivera-Monroy, L., Cuervo-Maldonado, S., Moncada-Alvarez, L., Sanchez-Pedraza, R., Gomez-Rincon, J., Rojas-Garzon, L., Galindo-Pita, M.** (2022). Miasis en pacientes con cáncer en el Instituto Nacional de Cancerología entre 2008 y 2018: serie de casos. *Revista Colombiana de Cancerología*, 26(1), 31-38. <https://doi.org/10.35509/01239015.728>
- Hall, M. J. R., Wall, R. L., Stevens, J. R.** (2016). Traumatic myiasis: A neglected disease in a changing world. *Annual Review of Entomology*, 61, 159-176. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023655>
- Hnilica, K. A. & Patterson, A. P.** (2017). Parasitic skin disorders. In K. A. Hnilica & A. P. Patterson (Eds.), *Small animal dermatology* (4th ed., pp. 132–172). W.B. Saunders. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-37651-8.00005-5>
- Hotez, P. J. & Fujiwara, R. T.** (2014). Brazil's neglected tropical diseases: An overview and a report card. *Microbes and Infection*, 16(9), 601-606. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2014.07.006>
- James, M. T.** (1970). Family Calliphoridae. En M. T. James y N. Papavero (Eds.), *A catalogue of the America South of the United States* (88). São Paulo: Museu de Zoologia da USP.
- Jaimes-Dueñez, J., Leal-Rueda, D. A., Jaimes-Dueñez, J. D., Cáceres-Rivera, D. I., Castillo-Castañeda, A., Ramírez, J. D.** (2022). Human urogenital myiasis caused by the 'rat-tailed' larvae of *Palpada scutellaris* (Fabricius, 1805) in Santander, eastern Colombia: A case report. *Parasitology international*, 87, 102496. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2021.102496>
- Mateus, J.** (1961). *Estudios sobre ciclo evolutivo y control del nuche*. Universidad Nacional de Colombia.
- McGarry, J. W.** (2014). Tropical myiasis: Neglected and well-travelled. *The Lancet Infectious Diseases*, 14(8), 672-674. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(14\)70830-8](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(14)70830-8)
- Mulieri, P. R. & Patitucci, L. D.** (2019). Using ecological niche models to describe the geographical distribution of the myiasis-causing *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae) in southern South America. *Parasitology Research*, 118(4), 1077-1086. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06267-0>
- Newbold-Bernal, J., Arrocha-García, C., Torres-Serrano, L., Gutiérrez-Pineda, K., Méndez-Carvajal, P.** (2024). Frecuencia de miasis cutánea foruncular por *Cuterebra baeri* en *Alouatta palliata aequatorialis*, Parque Nacional Soberanía, Panamá. *Revista de Iniciación Científica*, 10(2), 23 - 29. <https://doi.org/10.33412/rev-ric.v10.2.4013>
- Organismo Internacional de Energía Atómica-OIEA, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura-FAO.** (2020). *Todo lo que usted debe saber sobre la erradicación de la miasis causada por el gusano barrenador del ganado* (Publicación N° 5075). Viena: Proyecto OIEA-RLA.
- Osorio, J., Moncada, L., Molano, A., Valderrama, S., Gualtero, S., Franco, P. C.** (2006). Role of ivermectin in the treatment of severe orbital myiasis due *Cochliomyia hominivorax*. *Clinical Infectious Diseases*, 43(5), e57-e59. <https://doi.org/10.1086/507038>
- Ragi, S. D., Kapila, R., Schwartz, R. A.** (2021). The botfly, a tropical menace: A distinctive myiasis caused by *Dermatobia hominis*. *American Journal of Clinical Dermatology*, 22(1), 81-88. <https://doi.org/10.1007/s40257-020-00522-2>
- Ramos-Pastrana, Y., Zambrano-Yepes, J., Wolff, M.** (2021). Altitudinal distribution of Calliphoridae (Diptera: Insecta) on the Eastern slope of the Eastern Mountain range in the Andean Amazon, Colombia. *Boletín Científico del Museo de Historia Natural*, 25, 85-109. <https://doi.org/10.17151/bccm.2021.25.1.6>

-
- Restrepo, M. E.** (1917). Miasis nasal. *Revista Clínica de Medellín*, 2, 232.
- Robbins, K. & Khachemoune, A.** (2010). Cutaneous myiasis: A review of the common types of myiasis. *International Journal of Dermatology*, 49(10), 1092-1098. <https://doi.org/10.1111/j.1365-4632.2010.04577.x>
- Rummens, E., van der Mieren, G., van Ropaey, V., Piessen, P., Somville, F.** (2020). Aural myiasis: A case report on a rare entity. *Cureus*, 12(9), e10617. <https://doi.org/10.7759/cureus.10617>
- Savic, S., Vidic, B., Grgic, Z., Potkonjak, A., Spasojevic, L.** (2014). Emerging vector-borne diseases – incidence through vectors. *Frontiers in Public Health*, 2, 267-4. <https://doi.org/10.3389/fpubh.2014.00267>
- Smith, S. M.** (2015). Treating infestations of the human botfly *Dermatobia hominis*. *The Lancet Infectious Diseases*, 15(5), 512. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(15\)70146-5](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(15)70146-5)
- Wall, R. & Shearer, D.** (2001). Myiasis. En R. Wall y D. Shearer (Eds.), *Veterinary ectoparasites: Biology, pathology, and control* (2ª ed., pp. 114-142). Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Zenner de Polanía, I, Hansen, K., Bayona, M.** (2006). La mosca abeja *Eristalis tenax* (L.) (Diptera: Syrphidae): ¿insecto benéfico o dañino? Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales.

Original article

Plant diversity of Neotropical dry forest fragments undergoing an ecological restoration process in the Colombian Caribbean

Diversidad vegetal en fragmentos de bosque estacionalmente secos sometidos a un proceso de restauración ecológica en el Caribe colombiano

Jorge D. Mercado-Gómez*, Hernando Gómez-Franklin, Greys Bertel

Grupo de Evolución y Sistemática Tropical, Departamento de Biología y Química, Universidad de Sucre, Sincelejo, Colombia

Abstract

Ecological restoration activities have been implemented in the tropical dry forest fragment of the Sanguaré Reserve, making it an ideal location for studying the effect of disturbances on the ecological structure of plant communities. Here, we analyze the impact of disturbance on alpha and beta diversity. Through Whittaker plots, we sampled weedy grassland, low shrub, tall shrub secondary forests, and mature forest vegetation covers. We calculated the effective number of species (alpha diversity) and communities (beta diversity), and performed cluster and detrended correspondence analyses (DCA). Sanguaré's diversity was lower than in other dry forests; besides containing the alien species *Morinda citrifolia*, its floristic composition also differed from other dry forest fragments, for example, in the absence of Capparaceae or Zygophyllaceae. The low shrub had the highest alpha diversity among the vegetation types. Beta diversity, cluster, and DCA analyses revealed three species assemblages. These results suggest that disturbance and restoration processes have allowed the formation of areas with different perturbation levels and species composition. The alpha diversity analysis suggested an intermediate disturbance hypothesis since tall shrubs had higher diversity values than the reference mature forest and the grassland. We found that biotic heterogenization had occurred in Sanguaré, showing that homogenization does not always occur under disturbance. Our outcomes show that the structure of communities under restoration has composition and structure differences compared to undisturbed forests.

Keywords: Diversity; Plants; Ecological restoration; Sanguaré, Sucre.

Resumen

En la Reserva del Sanguaré se han venido realizando actividades de restauración ecológica en los fragmentos de bosque seco tropical, lo que la convierte en un lugar ideal para estudiar el efecto de la perturbación sobre la estructura ecológica de las comunidades vegetales. En este estudio analizamos el efecto de la perturbación en la diversidad alfa y beta. En parcelas de Whittaker se muestrearon praderas herbáceas, arbustos bajos, bosques secundarios altos y coberturas de vegetación forestal madura. Se calculó el número efectivo de especies (diversidad alfa) y comunidades (diversidad beta), y se hizo un análisis de correspondencia corregido (DCA). Sanguaré tiene una diversidad más baja que otros bosques secos: además de contener la especie exótica *Morinda citrifolia*, la composición florística difiere de otros fragmentos forestales secos, por ejemplo en la ausencia de Capparaceae o Zygophyllaceae. Entre los tipos de vegetación, las coberturas de arbustales bajos presentaron la mayor diversidad alfa. Los análisis de diversidad beta, así como los de clúster y DCA, revelaron tres conjuntos de especies. Estos resultados sugieren que los procesos de perturbación y restauración han permitido la formación de áreas con diferentes niveles de perturbación y de composición de especies. Los resultados de la diversidad alfa sugieren que la hipótesis de perturbación intermedia ocurre en el área, ya que los arbustales altos tenían valores de diversidad más altos con respecto al bosque maduro de referencia y al

Citation: Mercado-Gómez, J.D., *et al.*
Plant diversity of Neotropical dry forest
fragments undergoing an ecological
restoration process in the Colombian
Caribbean. Revista de la Academia
Colombiana de Ciencias Exactas,
Físicas y Naturales. 49(191):291-306,
abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3164>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Corresponding author:**

Jorge D. Mercado;
jorge.mercado@unisucra.edu.co

Received: February 14, 2025

Accepted: April 8, 2025

Published on line: June 3, 2025



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

pastizal. En la diversidad beta se halló un proceso de heterogeneización biótica, lo que demuestra que la homogenización no siempre ocurre bajo perturbación. Los resultados de nuestro estudio muestran que la estructura de las comunidades en proceso de restauración o restauradas presentan diferencias en cuanto a su composición y estructura en comparación con bosques no perturbados.

Palabras claves: Diversidad; Plantas; Restauración ecológica; Sanguaré, Sucre.

Introduction

Disturbance is defined in ecology as an event that physically inhibits, injures, or kills some individuals in a community, creating opportunities for other individuals to grow or reproduce (**Baumgartner**, 2020). Despite being generally deemed the main factor influencing species diversity and ecosystem structure, variation in disturbance is poorly understood in areas undergoing ecological restoration (**Mackey & Currie**, 2001). Although species composition has been extensively studied to analyze the effect of disturbance on vegetation in dry forest fragments (**Calbi et al.**, 2020), relatively few studies have attempted to integrate the changes in species assemblages expressed in alpha and beta diversity indices and ecological succession in areas undergoing ecological restoration.

Disturbance affects primarily the temporal and spatial variability of community structure, thus influencing alpha diversity and altering plant community assembly. Diversity is higher during early succession as new species arrive, but through later succession stages, richness may also decline and increase the dominance of some taxa (**Dantas de Miranda et al.**, 2019; **Olascuaga et al.**, 2016). There is a relationship between species richness and diversity resulting in a hump-shaped disturbance, where plant and animal communities' diversity peaks at intermediate levels of disturbance (**Catford et al.**, 2012). This relationship is proposed as the result of trade-offs between species' ability to compete, colonize ecological niches, and tolerate disturbance (**Connell**, 1978).

Positive and negative responses of beta diversity to disturbance have been documented depending on processes acting at different scales (**Filgueiras et al.**, 2016; **Rito et al.**, 2021; **Socolar et al.**, 2016). Low or reduced levels of disturbance will lead to decreasing diversity through competitive exclusion and the dominance of long-lived species, while high or increased levels of disturbance will eliminate species that are unable of rapid recolonization and growth. As a result, community diversity shows two behaviors (**Huston**, 1979). On the one hand, disturbance can lead to low beta diversity because increasing niche selection of disturbance-tolerant species homogenizes the community composition (**Vellend et al.**, 2007). On the other hand, disturbance can increase beta diversity by causing divergence in community composition by increasing habitat filtering across environmental gradients, known as biotic heterogenization (**Myers et al.**, 2015). However, the effect of human disturbance remains poorly understood in Neotropical seasonally dry forests' beta diversity (**Rito et al.**, 2021).

Neotropical dry forests (NSDFs) occur in areas with rainfall less than 1800 mm per year and a period of 3 to 6 months of negative hydrological balance (<100 mm precipitation per month), resulting in mostly deciduous vegetation (**Banda et al.**, 2016). NSDF has a limited and disjointed geographic distribution from México to Argentina, including the Antilles (**Pennington et al.**, 2009). Seasonality makes NSDF forests particularly interesting ecosystems in the Neotropics (**De-Nova et al.**, 2012). Also, human settlements are commonly found in NSDF because of the favorable climatic conditions and easy-to-clear lands (**Murphy & Lugo**, 1995; **Sánchez-Azofeifa et al.**, 2005). NSDFs have been preferred for agriculture and human settlement in Mesoamerica, the Caribbean, and South America (**Banda et al.**, 2016; **Murphy & Lugo**, 1995; **Sánchez-Azofeifa et al.**, 2005). This chronic anthropogenic pressure (**Miles et al.**, 2006) has resulted in NSDF ranking third in terms of loss of forest cover, after boreal forests and humid tropical forests (**Chaturvedi et al.**, 2017). However, research in this ecosystem is underrepresented, generating a lag in our understanding of the effects of anthropogenic disturbance in NSDFs.

In Colombia, NSDF is mainly distributed in the Magdalena and Cauca valleys and the Caribbean plains (**Pizano *et al.*, 2014**), where they have been severely fragmented, degraded, and cleared, to the point that they are currently considered among the most threatened ecosystems (**Olascuaga *et al.*, 2016**). More than 90% of NSDF has been degraded, while only 11% of the original coverage remains (**Pizano *et al.*, 2014**) in protected areas, including civil society reserves (CSR). The Sanguaré CSR, located in the Caribbean plains in the department of Sucre, was strongly degraded; however, its biodiversity has improved after 20 years of ecological and reforestation projects (**Angarita-Hernández *et al.*, 2014**; **Sanmartín-Sierra *et al.*, 2016**). Nevertheless, areas in Sanguaré remain in various successional stages and, therefore, they are a good model for better understanding the effects of human disturbance on alpha and beta diversity, and hence, plant ecological community structure. Here, we analyzed the community structure of disturbed NSDF fragments within the CRS Sanguaré (Sucre, Colombia) to explore how ecological disturbance impacts the ecological structure (alpha and beta diversity) of plant communities. We aimed to answer the following questions: How do alpha and beta diversity change across different types of disturbed vegetation? Moreover, are species assemblages related to disturbed vegetation types, with the most disturbed communities showing homogenization (*e.g.*, low beta diversity)?

Materials and methods

Study area

The Sanguaré Natural Reserve is located at the northern tip of the Gulf of Morrosquillo (San Onofre, Sucre) (**Figure 1**). The annual mean temperature ranges between 24°C and 38°C. Mean annual rainfall is 800–1,000 mm with peaks in September–November and May–June, and dry periods during the rest of the year. Vegetation is represented mainly by the families Fabaceae, Malvaceae, Meliaceae, Rubiaceae, and Sapindaceae in tropical dry forest remnants, however, anthropogenic savannahs and mangroves also occur in this area (**Sanmartín-Sierra *et al.*, 2016**).

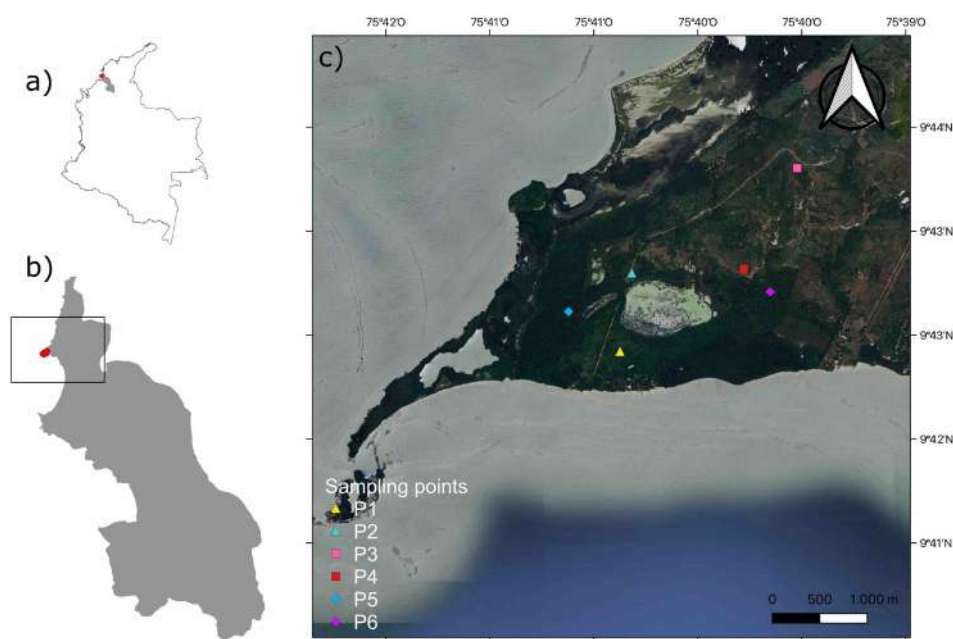


Figure 1. Geographic distribution of sampling sites in (a) Colombia, (b) the department of Sucre, and (c) Sanguaré, showing details of sampling units

Plant survey and taxonomic identification

To evaluate the impact of disturbance on the ecological structure of vegetation, we surveyed five types of vegetation: (P1-P2) weedy grassland, (P3) low shrub, (P4) tall shrub, (P5) secondary forest, and (P6) reference or mature forest. These vegetation types belong to different stages of ecological succession and were defined based on the diameter at breast height (DBH). Weedy grassland and low and tall shrubs were associated with current disturbance events, while secondary forest and reference or mature forest vegetation types were not undergoing current disturbance. In each vegetation type, we used Whittaker plots to perform multiscale sampling of vegetation (Whittaker, 1977). Each multiscale sampling plot (50×20 m) included the following subplots: 10 subplots of 2×0.5 m, where all herbaceous individuals (DBH) <1 cm were surveyed. Additionally, we measured all trees and shrubs with DBH 1–4.99 in two 5×2 m subplots. A central subplot of 20×5 m was included where we measured all trees with DBH 5–9.99 cm. Finally, all trees with DBH ≥ 10 cm were measured in the 50×20 m plot. This method provides better comparisons of community richness than single-scale measurements, allows the evaluation of the influence of spatial scale on local species richness patterns, and facilitates the development of the relationship between species, abundance, and the area to estimate larger-scale richness patterns (Stohlgren *et al.*, 1995).

We used taxonomic keys (Barajas *et al.*, 2005; Fernández-Alonso, 2003; Fernández-Alonso & Xhonneux, 2002; Gentry, 1993; Mendoza *et al.*, 2004) and comparisons with herbarium specimens at the HEUS herbarium to perform taxonomic identification. Acronyms followed Holmgren *et al.* (1990), updated based on Thiers (2018). Specimens were deposited at the HEUS herbarium.

Survey completeness

The expected number of species per cover type (forest and disturbed areas) was calculated using rarefaction and extrapolation–interpolation curves to establish whether the samples were representative of each transect (Chao *et al.*, 2014). This method, described by Chao *et al.* (2014), uses the sample and a completeness curve drawn with twice the size of the smallest reference sample to be compared, with a 95% confidence interval obtained by resampling 100 bootstrap pseudoreplicates. This analysis was implemented with the R package (Hsieh *et al.*, 2016) according to the parameters used by Chao *et al.* (2014) and Colwell (2012).

Alpha and beta diversity analyses

To compare species richness among locations, we used the effective numbers of species (Jost, 2007). Effective numbers of species (also known as equivalent numbers) can be analyzed using several levels or orders that allow the comparison of the magnitude of the differences in diversity between localities, quantifying how much diversity is lost or gained among localities (Moreno *et al.*, 2011). We calculated the zero-order diversity (0D_e) or species richness, first-order diversity (1D_e) or exponential of the Shannon index, which weights diversity by the relative abundance of species, and second-order diversity (2D_e), or the inverse of the Simpson index. All indices were based on the statistical estimation of the true effective number of any order $D \geq 0$, estimating diversity profiles via discovery rates of new species (Chao & Jost, 2015). We calculated these effective numbers of species with a 95% confidence interval obtained by resampling 100 bootstrap pseudo-replicates. The bootstrap method allowed us to obtain unconditional variances and confidence intervals for all rarefied and extrapolated estimators. The results of the diversity analyses were used to plot a diversity profile. In addition to extrapolation–interpolation curves, we used the R iNEXT package (Hsieh *et al.*, 2016), with the parameters used by Chao *et al.* (2014) and Colwell (2012), to calculate the effective number of species.

To determine whether beta diversity homogenization had occurred in the most disturbed communities, we measured variation among the samples using the Whittaker (1952) beta diversity index (β_{w}) (software Past 3.2) (Hammer *et al.*, 2001) and calculated

the effective number of communities (β_T) using the gamma multiplicative partition $D_\beta = D_Y/D_\alpha$ (Jost, 2007). We decomposed diversity and computed the confidence interval for α , β , and γ with Monte-Carlo simulations, assuming the species distribution and resampling them (Marcon *et al.*, 2012) with the R Entropart package (Marcon & Hérault, 2015). Beta diversity corresponds to the effective number of different communities in the landscape. It has a minimum value of one (no difference between sample units) and a maximum value equivalent to the number of sampling units, when these do not share any species (Halffter & Ros, 2013). We assumed that each type of vegetation represented one virtual community when each sampling unit differed from the others, assuming here a total of six virtual communities without differences.

To establish whether dissimilarity among the communities in the study area was shaped by spatial turnover or nestedness, and, therefore, test whether plant assemblages conformed to the nested subset pattern, we used the function ‘beta.multi.abund’ in the R package Betapart (Baselga & Orme, 2012). This function separates the Bray-Curtis (β_{BC}) dissimilarity index into a balanced variation component ($\beta_{BC,BAL}$), i.e., turnover, and an abundance gradient component ($\beta_{BC,GRA}$), i.e., nestedness (Baselga, 2017). Similarly, we used the ‘beta.pair.abund’ function to compute three distance matrices using pairwise dissimilarities ($\beta_{BC,BAL}$, $\beta_{BC,GRA}$, and β_{BC}). To visualize the similarity between species assemblages, we used the overall dissimilarity matrix, measured as Bray-Curtis (β_{BC}) multiple-site dissimilarity, to carry out a cluster analysis in the R package Vegan (Fisher-Reid *et al.*, 2012). Further, to establish if there were species assemblages related to disturbed types of vegetation, we carried out a non-metric multidimensional scaling analysis (MNS) to explore associations between species and types of vegetation. These analyses were performed in PAST 4.11 (Hammer *et al.*, 2001).

Results

Species composition

A total of 73 species distributed among 36 families (Table 1) were found in Sanguaré. Overall, Fabaceae (12 species), Rubiaceae (7), Bignoniaceae (5), and Poaceae (4) were the richest families, while the richest genera were *Machaerium* (43 species), *Psidium* (36), *Stylogyne* (34), and *Hiraea* (33). The species with the largest numbers of individuals were *Machaerium arboreum*, followed by *Psidium guineense*, *Stylogyne turbacensis*, *Mascagnia ovatifolia*, and *Ouratea nitida*.

The species composition of each vegetation cover was different, e.g. in P1 we found 17 species distributed among 17 genera and 17 families. We don’t find a dominant family or genus. In addition, *Cnidocolus*, *Commelina*, and *Hymenaea* were exclusive to this vegetation cover (Table 1). P2 have the poor species diversity with 15 species distributed in 15 genera and seven families. However, P2 is different to P1, because of species mainly belong to Bignoniaceae, Fabaceae, Rubiaceae, and Malpighiaceae. As well as P2, in P3 Bignoniaceae and Fabaceae are the richest families, but we also found a lot of species of Dilleniaceae. A total of 12 species, 10 genera, and 10 families were found in P3. P4 is composed of 20 species that belong to 18 genera and 18 families, being also Fabaceae and Bignoniaceae the richest families. In P5, we found the highest values of richest with 35 species distributed in 31 genera and 23 families. In addition, Fabaceae and Rubiaceae are the richest families. P6 is composed of 16 species that belong to 15 genera and 10 families. As well as P5 Fabaceae and Rubiaceae are the richest families.

Survey completeness

The species completeness for the whole study area was 100%, suggesting that the sampling was representative reaching 90% for P1, 95% for P2 and P5, 94% for P3, 98% for P4, and 93.7% for P6. For each type of cover, sampling completeness estimates slightly differed by increasing the size of the reference sample in terms of individuals to double (from 72 to 144 in P1, 121 to 242 in P2, 175 to 350 in P3, 137 to 274 in P4, 46 to 92 in P5, and

Table 1. Checklist of species found in the Sanguaré tropical dry forest, Sucre, Colombia. Lowercase letters *a-h* indicate species with restricted occurrence in the sampling units: species that mainly occur in: a) P3; b) P4 and P3; c) P4; d) P1; e) P2; f) P5; g) P6 and other sampling units, and h) species that mainly occur in P6.

<i>Helicteres guazumifolia</i> Kunth ^a	<i>Lecythis minor</i> Jacq. ^c
<i>Bactris guineensis</i> (L.) H.E. Moore ^a	<i>Davilla nitida</i> (Vahl) Kubitzki ^c
<i>Chomelia spinosa</i> Jacq. ^a	<i>Erythroxylum carthagenense</i> Jacq. ^d
<i>Coccoloba coronata</i> Jacq. ^a	<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv. ^d
<i>Coutoubea spicata</i> Aubl. ^a	<i>Bidens riparia</i> Kunth ^d
<i>Hexasepalum teres</i> (Walter) J.H.Kirkbr ^a	<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Janti ^d
<i>Handroanthus coralibe</i> (Standl.) S.O. Grose ^a	<i>Securidaca diversifolia</i> (L.) S.F. Blake ^d
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit. ^a	<i>Calliandra pittieri</i> Standl. ^d
<i>Ipomoea trifida</i> (Kunth) G. Don ^a	<i>Ouratea nitida</i> (Sw.) Engl. ^d
<i>Macroptilium lathyroides</i> (L.) Urb. ^a	<i>Hymenaea courbaril</i> L. ^c
<i>Mimosa pigra</i> L. ^a	<i>Rosenbergiodendron formosum</i> (Jacq.) Fagerl. ^c
<i>Mimosa pudica</i> L. ^a	<i>Hybanthus calceolaria</i> (L.) Oken ^c
<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC. ^a	<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl. ^c
<i>Rauvolfia viridis</i> Willd. ex Roem. & Schult. ^a	<i>Morinda citrifolia</i> L. ^c
<i>Sida linifolia</i> Juss. ex Cav. ^a	<i>Fridericia chica</i> (Bonpl.) L.G. Lohmann ^c
<i>Sida urens</i> L. ^a	<i>Senna mutisiana</i> (Kunth) H.S. Irwin & Barneby ^c
<i>Spermacoce verticillata</i> L. ^a	<i>Hiraea reclinata</i> Jacq. ^c
<i>Stachytarpheta orubica</i> Vahl ^a	<i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl. ^f
<i>Varronia curassavica</i> Jacq. ^a	<i>Cecropia peltata</i> L. ^f
<i>Waltheria indica</i> L. ^a	<i>Coursetia ferruginea</i> (Kunth) Lavin ^f
<i>Xylosma intermedia</i> (Seem.) Triana & Planch. ^a	<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq. ^f
<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f. ^b	<i>Piper aduncum</i> L. ^f
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton ^b	<i>Stylogyne turbacensis</i> (Kunth) Mez ^g
<i>Turnera subulata</i> Sm. ^b	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. ^g
<i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon & S.W.L.Jacobs ^b	<i>Copaifera canime</i> Harms ^g
<i>Cyperus compressus</i> Jacq. ^b	<i>Crescentia cujete</i> L. ^g
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn. ^b	<i>Cupania latifolia</i> Kunth ^g
<i>Psidium guineense</i> Sm. ^b	<i>Ficus nymphaeifolia</i> Mill. ^g
<i>Cyperus odoratus</i> L. ^b	<i>Hamelia axillaris</i> Sw. ^g
<i>Spermacoce alata</i> Aubl. ^b	<i>Spondias mombin</i> L. ^g
<i>Commelina diffusa</i> Burm. f. ^b	<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst. ^g
<i>Bauhinia ungulata</i> L. ^c	<i>Allophylus racemosus</i> Sw. ^h
<i>Curatella americana</i> L. ^c	<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L. f.) Wess. Boer ^h
<i>Erythrina fusca</i> Lour. ^c	<i>Tabernaemontana cymosa</i> Jacq. ^h
<i>Machaerium arboreum</i> (Jacq.) Benth. ^c	<i>Bignonia corymbosa</i> Vent. Bureau ex K. Schum. ^h
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth ^c	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb. ^h

81 to 162 in P6). This means that, even if more individuals were collected in the study area, the sampling would continue to represent the five types of vegetation: (P1-P2) weedy grassland, (P3) low shrub, (P4) tall shrub, (P5) secondary forest, and (P6) reference or mature forest (**Figure 2a-2b**). Furthermore, when richness was compared between the five types of vegetation, we found with 95% confidence that the expected richness would continue to be higher in P3, even if all the existing species were recorded.

Alpha and beta diversity analyses

Comparing the effective number of species across vegetation types showed that P3 was the richest and most diverse (**Figure 3**). P5 had the lowest value of richness (0D) but a similar effective number of species (1D) and effective number of dominant species (2D) to

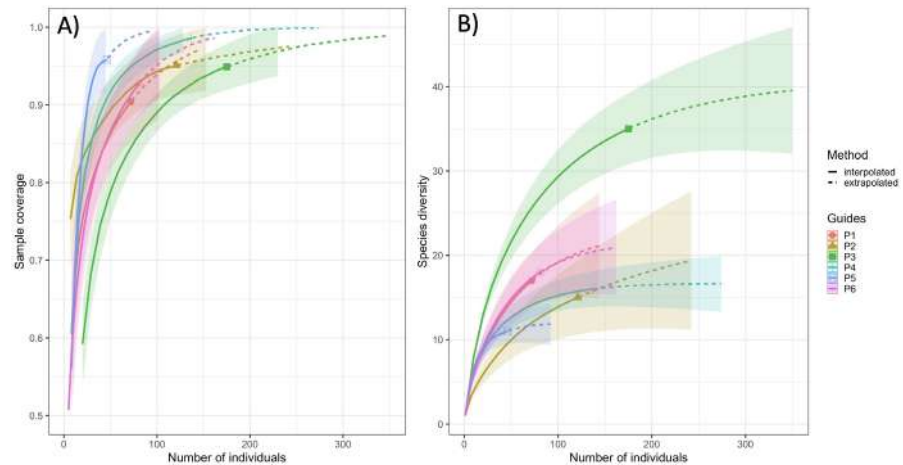


Figure 2. (a) Sample completeness curves using rarefaction and interpolation-extrapolation based on woody plant abundance. Solid lines represent sample coverage (interpolation), while broken lines show extrapolation from the samples. (b) Rarefaction, interpolation-extrapolation curves based on woody plant abundance. Solid lines represent the species richness sampled (interpolation) and broken lines show the species richness extrapolation.

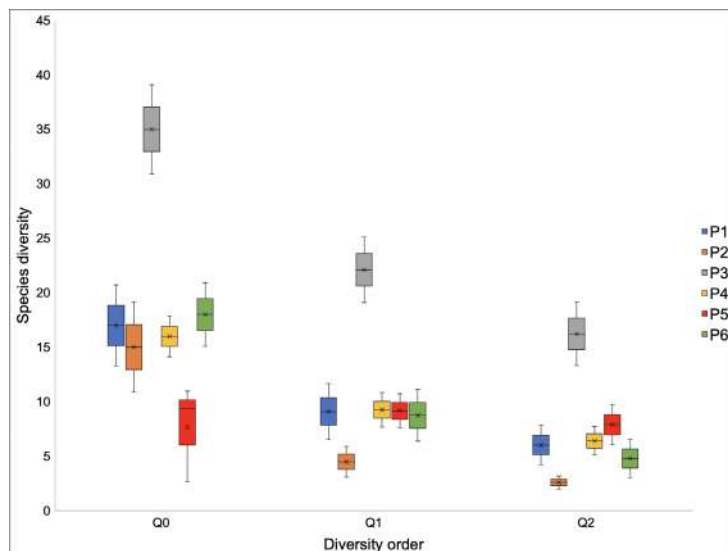


Figure 3. Alpha diversity profiles as a function of q order for ordinary Hill numbers q D (0D , 1D and 2D) of the localities sampled in Sanguaré, Colombia

P1, P4, and P6 (**Figure 3**). P2 had similar richness (0D) to P1, P4, and P6 but lower 1D and 2D values than P1, P4, and P6 (**Figure 3**). According to the Whittaker beta diversity index ($\beta_w = 2.9$) and the effective number of communities (${}^0D_\beta = 3.4$), the six types of vegetation cover formed three distinct species assemblages. The Bray-Curtis-based cluster analysis also found three groups, although dissimilarity was high: Group 1 contained P1 and P2 with 63% dissimilarity, Group 2 contained P3 and P4 with 76% dissimilarity, and Group 3 contained P5 and P6 with 88% dissimilarity (**Figure 4**).

The DCA-based vegetation covers and species composition returned two axes that together explained 94% of the variation (88% and 6%) (**Figure 5**). Axis 1 of the DCA grouped species abundance and occurrence of different vegetation covers. We found eight

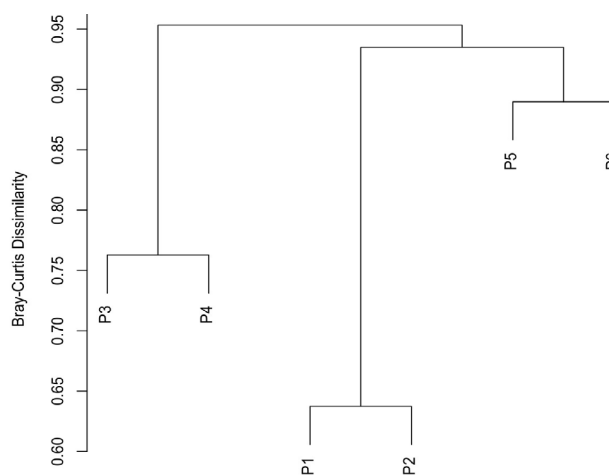


Figure 4. Cluster analysis based on Bray-Curtis dissimilarity (beta diversity) of vegetation covers in the study area

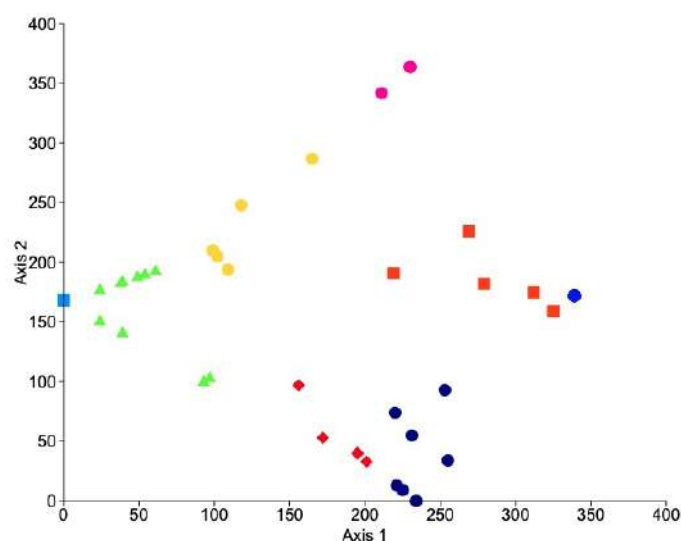


Figure 5. DCA analysis of 184 woody plant taxa in communities from six vegetation cover types in Sanguaré: Species that only occur in P3 (blue square); species that mainly occur in P4 and P3 (green triangle); species that only occur in P4 (yellow dot); species that only occur in P1 (red diamond); species that mainly occur in P1 and P2 (orange dot); species that mainly occur in P5 (pink dot); species that mainly occur in P6 but are also present at low abundance in other vegetation covers (blue dot), and species that mainly occur in P6 (light blue dot)

groups: (a) species that only occurred in P3; (b) species that mainly occurred in P3, and P4; (c) species that only occurred in P4; (d) species that only occurred in P1; (e) species that mainly occurred in P1 and P2; (f) species that mainly occurred in P5; (g) species occurring mostly in P6 but also in other vegetation covers at lower abundance, and (h) species that mainly occurred in P6 (**Tabla 1**).

Discussion

Species composition

The floristic diversity of Sanguaré is similar to other dry forest fragments where Fabaceae is the richest and most abundant family (**Carrillo-Fajardo et al.**, 2007; **Gentry**, 1995; **Mendoza**, 1999; **Olascuaga et al.**, 2016). While Fabaceae is the richest family in dry forests overall (**Banda et al.**, 2016; **Mercado-Gómez et al.**, 2021), this outcome also suggests that the study area has responded positively to the restoration process in Sanguaré (**Pizano et al.**, 2014; **Vargas Figueroa et al.**, 2016; **Vargas**, 2012). This family has several adaptations that make it successful in dry forests, including easy propagation, high growth rates, low water loss due to compound leaves, and defensive structures (spines) (**Ceroni-Stuva**, 2003; **Gei et al.**, 2018). Furthermore, Fabaceae species are nitrogen-fixers (**Bhaskar et al.**, 2016; **Vargas et al.**, 2015), which makes them important in early regeneration areas and promotes resilience and shifts in succession in a forest type with almost no pioneer species, and an important taxon for ecological restoration (**Avendaño-Yáñez et al.**, 2018). This result also suggests that most of the forest fragments in Sanguaré are in the secondary succession stage, as high Fabaceae richness has been found in secondary dry forest fragments in the Caribbean, Valle del Cauca, and Magdalena regions of Colombia (**Mendoza**, 1999).

Besides Fabaceae, we found a high richness and abundance of Rubiaceae. Different floristics studies of dry forests have reported Rubiaceae as one of the four richest families in dry forests (**Herazo-Vitola et al.**, 2017; **Luna-Blanco et al.**, 2022; **Mercado-Gómez et al.**, 2021). However, in Sanguaré, the species compositions are typical of forests undergoing regeneration (**Mendoza et al.**, 2004). **Tobgay et al.** (2021) have found that Rubiaceae species have a wide adaptability range, making them relatively resilient to anthropogenic effects. On the other hand, although floristic composition studies in dry forests have found high diversity of Capparaceae, Malvaceae, and Euphorbiaceae, this was not the case in Sanguaré; in fact, we did not record Capparaceae species, which are normally found in dry forests (**Mercado-Gómez & Escalante**, 2020; **Mercado-Gómez et al.**, 2019). Plant cover loss, microclimate changes, and competition for resources may have influenced the failure of the establishment and development of native plant species in Sanguaré, including species from Capparaceae and Malvaceae (**Carbonó-Delahoz & García**, 2010).

Alpha and beta diversity analyses

Diversity analysis revealed that disturbances can promote alpha diversity under certain conditions, creating opportunities for new species to colonize or for existing species to expand and occupy new ecological areas. We found that 1D and 2D values were lower in weedy grassland (P1 and P2). These areas are mainly composed of grasses and lianas, but also contain *Morinda citrifolia*, an exotic species that typically occurs in disturbed forests, exotic grasslands, open areas near the shoreline and around villages, littoral forest understory, and fallow areas and waste dumps (**Heryanto et al.**, 2009). Usually, *M. citrifolia* is found in disturbed forests at early stages of ecological succession, suggesting that this species can rapidly colonize areas that have been altered by human activities like logging or agriculture (**Olascuaga et al.**, 2016). We also found *Hiraea reclinata* in weedy grassland (P1 and P2). This woody vine is distributed in wet or dry primary and secondary forests (**Anderson**, 2016). **Schnitzer et al.** (2021) demonstrate that liana abundance within tropical forests is increasing rapidly because of forest gaps; thus, the disturbance has emerged as one of the leading hypotheses to explain increasing liana and vine abundance in Sanguaré. Ecological processes such as environmental filtering may have also mediated grassland community assembly following restoration; however, a phylogenetic community structure analysis is necessary to test this hypothesis (**Mudrák et al.**, 2023).

Although we sampled forest fragments composed of broadleaf or leafy trees, they had low diversity values (1D and 2D) (**Figure 3**), showing that tall shrubs, secondary forests, and mature forests are not necessarily the richest vegetation cover. These areas are composed of species that are typical of more advanced states of succession; for example, secondary forest (P5) had a high abundance of *Cecropia peltata*, a fast-growing pioneer typical of larger disturbed patches in Neotropical forest (**Fleming & Williams, 1990**). **McKey** (1988) pointed out that this species allows the arrival of other taxa and, therefore, facilitates the colonization of disturbed areas by lianas and small trees. *Machaerium arboreum* Vogel also occurs in these vegetation covers; this species is wind-dispersed, facilitating its propagation in dry environments. It plays an important role in the restoration process in Sanguaré because it contributes to the recovery and enrichment of impoverished soils (**Meléndez González, 2009**). *Stylogyne turbacensis* also had a high abundance and, likewise, has been associated with disturbed forests (**Luna-Blanco et al., 2022**). These species limit the development of herbaceous plants, lianas, and shrubs, leading to the local extinction of shade-intolerant or early succession species, which tend to have a short life cycle (**Luna-Blanco et al., 2022**).

The Low shrub vegetation type (P3) had higher values of 0D , 1D , and 2D . Low shrubs present high environmental variability and, therefore, a wide range of microhabitats that can be colonized by different species, including grasses, vines, lianas, and trees with the capacity to compete and tolerate disturbance in both disturbed and undisturbed forests (**Chambers et al., 2014**). Our findings revealed that diversity is low in the early stages of succession when several pioneer species are introduced, reaches its maximum during the mid-succession period when mid-succession and climax species co-occur, and, finally, declines due to competitive exclusion among climax species (**Nakadai & Suzuki, 2022**). This outcome of diversity can be explained by the intermediate disturbance hypothesis of **Connell** (1978) predicts higher diversity in areas with an intermediate degree of disturbance. Besides, the IDH suggests that sufficient disturbance facilitates the establishment of early-stage (disturbance-dependent) species in late-stage formations and, thus, can increase diversity, whereas excessive disturbance is intolerable for some species and, so, will reduce diversity even in early-stage communities (**Connell, 1978**; **Sheil & Burslem, 2013**). This pattern of diversity has also been found in different ecosystems where diversity values are higher in an area with intermediate disturbance than in undisturbed forests (**Addo-Fordjour et al., 2015**; **Ghazoul, 2002**; **Swart et al., 2019**).

Although we found that the beta diversity index suggests approximately three species assemblages and the Bray-Curtis dissimilarity showed shared species among P1-P2, P3-P4, and P5-6, cluster analysis indicated that each vegetation cover was distinct due to the high dissimilarity among the groups. Although P2 and P1, or weedy grassland, shared more species than other vegetation covers, this similarity was relatively low, only 35%. Low and tall shrub plots also shared species, but they had a 75% dissimilarity among them, while between secondary forest and mature forest the dissimilarity was even higher (90%). DCA outcomes support the idea that each vegetation cover is different because we found eight groups, only three of which represent species turnover: P4-P3, P1-P2, and P6, with the other sampling units supporting the β_w and $^0D_\beta$ outcomes. The dissimilarity index allowed us to interpret the amount of variation in species composition between sampling units. In this sense, we found a high variation, which is explained as a high beta diversity index because of the low level of similarity between the species composition of the weedy grassland, low shrub, tall shrub, secondary forest, and reference or mature forest (**Whittaker, 1960**).

Forest fragments in Sanguaré were cleared for cattle grazing or crop cultivation, leaving these areas devoid of vegetation. High or increased levels of disturbance in Sanguaré eliminated native species that are incapable of rapid recolonization and growth, and, hence, they facilitated biological invasion by species from nearby fragments or nonnative taxa that grow rapidly (**Catford et al., 2012**). Disturbance causes divergence in plant community composition (high beta diversity) between different sites by

increasing habitat filtering across environmental gradients and forming dissimilar species assemblages (Socolar *et al.*, 2016). In Sangaré, disturbance altered beta diversity by changing the relative importance of community assembly mechanisms that influence spatial aggregation of species across landscapes.

The higher observed beta diversity in Sangaré indicated an overall biotic heterogenization process consistent with the idea that the originally diverse vegetation is now reduced to small and isolated patches, with unique disturbance histories and impoverished communities derived from a larger regional species pool (Vidal *et al.*, 2019). To explain post-disturbance increases in beta diversity or heterogenization, Tatsumi *et al.* (2020) suggest that disturbance excludes similar sets of regionally abundant species existing across large numbers of patches. Furthermore, disturbance removes regionally abundant species, but only some of them across different local patches, leaving new or rare species less susceptible to the climatic conditions of the open areas in these new ones, which results in different floristic compositions (Stewart & Globig, 2016). We found rare species at all sampling sites, including alien taxa. In Sangaré, beta diversity should increase because disturbance promotes spatial variation in population establishment via environmental heterogeneity, which provides new habits for rare species. Stewart and Globig (2016) pointed out that disturbed sites exhibited higher frequencies of rare species and, thus, higher beta diversity than undisturbed sites. Therefore, disturbance induces colonization of new species in such a way that each species colonizes a small number of patches, like the sampling units in Sangaré.

Conclusions

The initial set of species present in Sangaré was removed due to disturbance. Nevertheless, the establishment of native species such as *Spondias mombim* or *Bursera simaruba* has contributed to the recovery of diversity levels to those before the anthropic impact representing a positive result of the restoration process that is being carried out in the study area. However, we also found alien species, likely due to the removal of the natural cover that has left empty areas more easily colonized by alien species better adapted to anthropogenic disturbance.

Our results show that diversity will be low at both extremes of the disturbance degree: weedy grassland and mature forest. The lower alpha diversity is presumably due to a reduction in the generalist species and the loss of rare and native species. Diversity appears to peak at an intermediate level of disturbance in low shrubs, which we attribute to the coexistence of dominant competitors and rapid colonizers (Svensson *et al.*, 2012). The IDH has been validated in areas under ecological restoration. In the paper that originally proposed the IDH, the hypothesis is primarily concerned with richness, i.e., the number of species. However, here, we found that other aspects of diversity, such as the relative abundance of species, evenness, and dominance, also follow the IDH predictions.

Although our initial prediction was that biotic homogenization had occurred in Sangaré, we suggest that the results of beta diversity cannot be used to unambiguously identify homogenization changes in assembly mechanisms that influence clumping of species in disturbed and undisturbed landscapes. Thus, relationships among beta diversity, disturbance, and community assembly are not yet generalizable. Our results are relevant to ecosystem management and conservation. A rich understanding of the mechanisms by which disturbance alters beta diversity would not only help advance community assembly theory but also our knowledge of how to preserve and restore biodiversity in human-modified ecosystems.

Acknowledgments

We thank the Evolución y Sistemática Tropical group at Universidad de Sucre for their support in transect development, and the reviewers and editors for their valuable comments on the manuscript. We would also like to thank Lynna Kiere for her English revision and edition of the manuscript.

Conflict of interest

There have been no involvements that might raise the question of bias in the work reported or in the conclusions, implications, or opinions stated.

Author contributions

MGJ: Conceptualization, formal analysis, methodology, writing of the original draft, review, and editing; **GFH:** Conceptualization and methodology; **BG:** Conceptualization, formal analysis, methodology, data curation, and investigation.

References

- Addo-Fordjour, P., Osei, B., Kpontsu, E.** (2015). Butterfly community assemblages in relation to human disturbance in a tropical upland forest in Ghana, and implications for conservation. *Journal of Insect Biodiversity*, 3, 1-18. <https://doi.org/https://doi.org/10.12976/jib/2015.3.6>
- Anderson, C.** (2016). Circumscription and nomenclature of *Hiraea barclayana*, *H. reclinata*, and *H. ternifolia* (Malpighiaceae), and of seven species misassigned to them. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 61, 125-146. <https://doi.org/https://doi.org/10.3767/000651916x692906>
- Angarita-Hernández, D., D. S. & Mercado-Gómez, J.** (2014). Nuevos registro corológicos para Sucre (Sanguaré - Colombia). *Recia*, 6(2), 360-373.
- Avendaño-Yáñez, M. d. I. L., López-Ortiz, S., Perroni, Y., Pérez-Elizalde, S.** (2018). Leguminous trees from tropical dry forest generate fertility islands in pastures. *Arid Land Research and Management*, 32(1), 57-70. <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/15324982.2017.1377782>
- Banda, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez, G. M., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P., Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren, A., Arteaga, J. C., Aymard, G., Castaño, A., Ceballos-Mago, N., Cogollo, A., ...Pennington, R. T.** (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383-1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Barajas, F., Fernández, J., Galindo, R.** (2005). Diversidad y composición de la familia Boraginaceae en el departamento de Santander (Colombia). *Caldasia*, 27(2), 151-172. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2806499>
- Baselga, A.** (2017). Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(7), 799-808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>
- Baselga, A. & Orme, C. D. L.** (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Baumgartner, M. T.** (2020). Connectance and nestedness as stabilizing factors in response to pulse disturbances in adaptive antagonistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 486, 110073. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.110073>
- Calbi, M., Clerici, N., Borsch, T., Brokamp, G.** (2020). Reconstructing Long Term High Andean Forest Dynamics Using Historical Aerial Imagery: A Case Study in Colombia. *Forests*, 11(8), 788. <https://www.mdpi.com/1999-4907/11/8/788>
- Carbonó-Delahoz, E. & García, H.** (2010). La vegetación terrestre en la ensenada de Neguanje, parque nacional natural Tayrona (Magdalena, Colombia). *Caldasia*, 32, 235-256. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-52322010000200001&nrm=iso
- Carrillo-Fajardo, M., Rivera-Díaz, O., Sánchez-Montaña, R.** (2007). Caracterización florística y estructural del bosque seco tropical del Cerro Tasajero, San José de Cúcuta (Norte de Santander), Colombia. *Actualidades biológicas*, 29, 55-73. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0304-35842007000100005&nrm=iso
- Catford, J. A., Daehler, C. C., Murphy, H. T., Sheppard, A. W., Hardesty, B. D., Westcott, D. A., Rejmánek, M., Bellingham, P. J., Pergl, J., Horvitz, C. C., Hulme, P. E.** (2012). The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), 231-241. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.12.002>
- Ceroni-Stuva, A.** (2003). Distribución de las leguminosas de la parte alta de la cuenca La Gallega. Morropón. Piura. *Ecología Aplicada*, 2, 9-13.

- Chambers, J. C., Miller, R. F., Board, D. I., Pyke, D. A., Roundy, B. A., Grace, J. B., Schupp, E. W., Tausch, R. J.** (2014). Resilience and Resistance of Sagebrush Ecosystems: Implications for State and Transition Models and Management Treatments. *Rangeland Ecology & Management*, 67(5), 440-454. <https://doi.org/10.2111/REM-D-13-00074.1>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T., Sander, E. L., Ma, K., Colwell, R. K., Ellison, A. M.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 1557-7015. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao, A. & Jost, L.** (2015). Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(8), 873-882. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12349>
- Chaturvedi, R. K., Raghubanshi, A. S., Tomlinson, K. W., Singh, J. S.** (2017). Impacts of human disturbance in tropical dry forests increase with soil moisture stress. *Journal of Vegetation Science*, 28(5), 997-1007. <https://doi.org/10.1111/jvs.12547>
- Colwell, R., Chao, A., Gotelli, N., Shang-Yi, L., Chang Xuan, M., Robin L, C., Jhon T, L.** (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1), 3-21.
- Connell, J.** (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Dantas de Miranda, M., Pereira, H. M., Corley, M. F., Merckx, T.** (2019). Beta diversity patterns reveal positive effects of farmland abandonment on moth communities. *Scientific Reports*, 9(1), 1549. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38200-3>
- De-Nova, J. A., Medina, R., Montero, J. C., Weeks, A., Rosell, J. A., Olson, M. E., Eguarte, L. E., Magallón, S.** (2012). Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist*, 193, 276-287.
- Fernández-Alonso, J.** (2003). Bombacaceae neotropicae novae vel minus cognitae VI. Novedades en los géneros *Cavanillesia*, *Eriotheca*, *Matisia* y *Pachira*. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas*, 27(102), 25-37.
- Fernández-Alonso, J. & Xhonneux, G.** (2002). Novedades taxonómicas y sinopsis del género *Melocactus* Link & Otto (Cactaceae) en Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas*, 26(100), 353-365.
- Filgueiras, K., Tabarelli, M., Leal, I., Vaz-de-Mello, F. Z., Peres, C. A., Iannuzzi, L.** (2016). Spatial replacement of dung beetles in edge-affected habitats: biotic homogenization or divergence in fragmented tropical forest landscapes? *Diversity and Distributions*, 22(4), 400-409. <https://doi.org/10.1111/ddi.12410>
- Fisher-Reid, M. C., Kozak, K. H., Wiens, J. J.** (2012). How is the rate of climatic-niche evolution related to climatic-niche breadth? *Evolution*, 66(12), 3836-3851. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01729.x>
- Fleming, T. H. & Williams, C. F.** (1990). Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6(2), 163-178. <https://doi.org/10.1017/S0266467400004260>
- Gei, M., Rozendaal, D. M. A., Poorter, L., Bongers, F., Sprent, J. I., Garner, M. D., Aide, T. M., Andrade, J. L., Balvanera, P., Becknell, J. M., Brancalion, P. H. S., Cabral, G. A. L., César, R. G., Chazdon, R. L., Cole, R. J., Colletta, G. D., de Jong, B., Denslow, J. S., Dent, D. H., DeWalt, S.J., ...Powers, J. S.** (2018). Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nature Ecology & Evolution*, 2(7), 1104-1111. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0559-6>
- Gentry, A.** (1993). *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America : (Colombia, Ecuador, Peru) : With Supplementary Notes on herbaceous taxa*. Conservations International.
- Gentry, A.** (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (Vol. 85, pp. 146-194). Cambridge University Press. http://books.google.com.co/books?id=aaBOAAAIAAJ&printsec=frontcover&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=true
- Ghazoul, J.** (2002). Impact of logging on the richness and diversity of forest butterflies in a tropical dry forest in Thailand. *Biodiversity & Conservation*, 11(3), 521-541. <https://doi.org/10.1023/A:1014812701423>

- Halffter, G., & Ros, M.** (2013). A strategy for measuring biodiversity. *Acta Zoologica Mexicana*, 29, 400-411. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372013000200011&nrm=iso
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D.** (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Herazo-Vitola, F., Mendoza-Cifuentes, H., Mercado-Gómez, J.** (2017). Estructura y composición florística del bosque seco tropical en los Montes de María (Sucre – Colombia). *Ciencia en Desarrollo*, 8(1), 79-90. <https://doi.org/10.19053/01217488.v8.n1.2017.5912>
- Heryanto, R., Arlianti, T., WahyuniM, S., Purwiyanti, S.** (2009). Observation and morphological character of Noni (*Morinda citrifolia* L.) in Ciampea, Bogor Regency. *E3S Web of Conferences*, 373(03017), 1-7.
- Holmgren, P., Holmgren, N., Barnett, L.** (1990). *Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World. Octava edición* (Octava ed.). International Association for Plant Taxonomy - The New York Botanical Garden. file:///D:/SCIENTS/DOCUMENTOS%20ACROBAT/Botanica/Rosaceae/Consequences%20of%20the%20pollination%20system%20on%20genetic%20structure%20and%20patterns%20of%20species%20distribution%20in%20the%20Andean%20genus%20Polylepis%20(Rosaceae)%20a%20comparative%20study.pdf
- Hsieh, T., Ma, K., Chao, A.** (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Jost, L.** (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Luna-Blanco, C., Álvarez-Perez, P., Mercado Gomez, J.** (2022). Diversidad y estructura fisionómica en dos fragmentos de bosques riparios asociados a ecosistemas secos en el Caribe colombiano (Montes de María -Sucre). *Ciencia en Desarrollo*, 13(2), 11-24. <https://doi.org/10.19053/01217488.v13.n2.2022.14137>
- Mackey, R. L. & Currie, D. J.** (2001). The diversity–disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology*, 82(12), 3479-3492. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3479:TD DRII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3479:TD DRII]2.0.CO;2)
- Marcon, E., Hérault, B.** (2015). entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity [biodiversity; entropy; partitioning]. *2015*, 67(8), 26. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08>
- Marcon, E., Hérault, B., Baraloto, C., Lang, G.** (2012). The decomposition of Shannon's entropy and a confidence interval for beta diversity. *Oikos*, 121(4), 516-522. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19267.x>
- McKey, D.** (1988). *Cecropia peltata*, an Introduced Neotropical Pioneer Tree, is Replacing *Musanga cecropioides* in Southwestern Cameroon. *Biotropica*, 20(3), 262-264. <https://doi.org/10.2307/2388243>
- Meléndez-González, P. A.** (2009). Sinopsis del género machaerium pers. (leguminosae-papilionoideae-dalbergieae) en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, 32, 363-416. http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0084-59062009000200005&nrm=iso
- Mendoza, H.** (1999). Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia*, 21(1), 70-94.
- Mendoza, H., Ramírez, B., Jiménez, L. C.** (2004). *Rubiaceae de Colombia. Guía ilustrada de géneros*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Mercado-Gómez, J. & Escalante, T.** (2020). Track analysis of Neotropical species of Capparaceae. *Australian Systematic Botany*, 33, 129–136.
- Mercado-Gómez, J., Giraldo-Sánchez, C., Escalante, T.** (2021). Geographic distance and environmental variation drive community structure of woody plants in Neotropical seasonally dry forest fragments in the Colombian Caribbean. *Plant Ecology & Diversity*, 14, 1-13. <https://doi.org/10.1080/17550874.2021.2002455>
- Mercado-Gómez, J., Gonzales, M., Morales-Puentes, M. E.** (2019). Synopsis of Capparaceae to the flora of Colombia *Rodriguesia*, 70(e00232018), 1-23.
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, P.** (2011). Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1249-1261.
- Mudrák, O., Jongepierová, I., Řehouňková, K., Prach, K.** (2023). Large-scale restoration of species-rich dry grasslands on arable land: Environmental filtering drives successful species establishment over a period of 10 years. *Journal of Applied Ecology*, 60(9), 1893-1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14456>

- Murphy, P. G. & Lugo, A. E.** (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (Vol. 85, pp. 9-34). Cambridge University Press. <http://ebooks.cambridge.org/chapter.jsf?bid=CBO9780511753398&cid=CBO9780511753398A010>
- Myers, J. A., Chase, J. M., Crandall, R. M., Jiménez, I.** (2015). Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. *Journal of Ecology*, 103(5), 1291-1299. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12436>
- Nakadai, R. & Suzuki, S. N.** (2022). Ecological succession revisited from a temporal beta-diversity perspective. *bioRxiv*, 2022.2009.2011.507494. <https://doi.org/10.1101/2022.09.11.507494>
- Olascuaga, D., Sánchez-Montaña, R., Mercado-Gómez, J.** (2016). Análisis de la vegetación sucesional en un fragmento de bosque seco tropical en Toluviéjo-Sucre (Colombia). *Colombia forestal* 19(1), 23-40. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2016.1.a02>
- Pennington, R. T., Lavin, M., Oliveira-Filho, A.** (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 437-457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pizano, C., Gonzalez, R., González, M., Castro-Lima, R., Rodríguez, N., Idarraga, A., Vargas, W., Vergara-Varela, H., Castaño-Naranjo, A., Devia, W., Rojas, A., Cuadros, H., Lazaro-Toro, J.** (2014). Plantas de los bosques secos de Colombia. In C. Pizano & H. García (Eds.), *El bosque seco tropical en Colombia* (pp. 37-48). Instituto de Investigaciones Alexander von Humbolt.
- Rito, K. F., Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Santo-Silva, E. E., Souza, G., Leal, I. R., Tabarelli, M.** (2021). Unraveling the drivers of plant taxonomic and phylogenetic β -diversity in a human-modified tropical dry forest. *Biodiversity and Conservation*, 30(4), 1049-1065. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02131-9>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A., Cuevas-Reyes, P.** (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests *Biotropica*, 37(4), 477-485. <https://doi.org/10.1046/j.0950-091x.2001.00153.x-i1>
- Sanmartín-Sierra, D. R., Angarita-Hernández, D. F., Mercado-Gómez, J. D.** (2016). Estructura y composición florística del bosque seco tropical de Sanguaré-Sucre (Colombia). *Ciencia en Desarrollo*, 7(2), 43-56.
- Schnitzer, S. A., DeFilippis, D. M., Visser, M., Estrada-Villegas, S., Rivera-Camaña, R., Bernal, B., Pérez, S., Valdéz, A., Valdéz, S., Aguilar, A., Dalling, J. W., Broadbent, E. N., Almeyda Zambrano, A. M., Hubbell, S. P., García-León, M.** (2021). Local canopy disturbance as an explanation for long-term increases in liana abundance. *Ecology Letters*, 24(12), 2635-2647. <https://doi.org/10.1111/ele.13881>
- Sheil, D. & Burslem, D. F. R. P.** (2013). Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(10), 571-572. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.07.006>
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., Edwards, D. P.** (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(1), 67-80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Stewart, P. & Globig, S.** (2016). *Phytopathology in Plants*. Apple Academic Press Inc. <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2745.12436>
- Stohlgren, T. J., Falkner, M. B., Schell, L. D.** (1995). A Modified-Whittaker nested vegetation sampling method. *Vegetation*, 117(2), 113-121. <https://doi.org/10.1007/BF00045503>
- Svensson, J. R., Lindegarth, M., Jonsson, P. R., Pavia, H.** (2012). Disturbance-diversity models: what do they really predict and how are they tested? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1736), 2163-2170. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2620>
- Swart, R. C., Pryke, J. S., Roets, F.** (2019). The intermediate disturbance hypothesis explains arthropod beta-diversity responses to roads that cut through natural forests. *Biological Conservation*, 236, 243-251. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.045>
- Tatsumi, S., Strengbom, J., Čugunovs, M., Kouki, J.** (2020). Partitioning the colonization and extinction components of beta diversity across disturbance gradients. *Ecology*, 101(12), e03183. <https://doi.org/10.1002/ecy.3183>
- Thiers, B.** (2018). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. *New York Botanical Garden's virtual herbarium*. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>

- Tobgay, Jamtsho, T., Sridith, K.** (2021). The resilience of Rubiaceae to anthropogenic factors: a case study from the Himalayan range of Western Bhutan. *Environmental Protection and Natural Resources*, 32, 13-20.
- Vargas-Figueroa, J. A., González-Colorado, Á. M., Barona-Cortés, E., Bolívar-García, W.** (2016). Composición y estructura vegetal de fragmentos de bosque seco tropical y de dos zonas con actividad antrópica en La Dorada y Victoria, Caldas. *Revista de Ciencias*, 20, 13-60. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0121-19352016000300002&nrm=iso
- Vargas, W.** (2012). Los bosques secos del Valle del Cauca, Colombia: una aproximación a su flora actual. *Biota Colombiana*, 13(2), 102-164.
- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van calster, H., Peterken, H., Graae, B., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F., Hermy, M.** (2007). Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, 95(3), 565-573. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01233.x>
- Vidal, C. Y., Souza Bezerra Rocha, D., Ferreira de Siqueira, M., Rodrigues, R. R., Siqueira, T.** (2019). Heterogenization of remaining biodiversity in fragmented tropical forests across agricultural landscapes. *bioRxiv*, 629782. <https://doi.org/10.1101/629782>
- Whittaker, R.** (1952). A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 22, 1-44.
- Whittaker, R.** (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279-338.
- Whittaker, R. H.** (1977). Evolution of species diversity on land communities. *Evolutionary Biology*, 10, 1-67.

Artículo original

Caracterización biológica del isópodo gigante (*Bathynomus giganteus*) en aguas profundas del Caribe colombiano

Biological characterization of the giant isopod (*Bathynomus giganteus*) in deep waters of the Colombian Caribbean

✉ Nadya L. Chaves-Aguilar, ✉ Paula D. Muñoz, ✉ Leonardo Panche, ✉ Luisa F. Dueñas*

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá, Bogotá, Colombia

Resumen

El conocimiento de la distribución y la estructura demográfica de *Bathynomus giganteus* en el Caribe colombiano es crucial para su conservación y manejo. En este estudio se abordan tres aspectos importantes de la especie: a) su distribución batimétrica y latitudinal mediante la identificación de los patrones verticales y horizontales que revelan su alcance geográfico; b) la estructura de su tamaño en diferentes etapas de desarrollo según la variación en la longitud corporal y el peso húmedo desde mancas hasta adultos, y c) la proporción de sexos en los adultos, información clave sobre la dinámica poblacional en la región. Entre 2017 y 2018 se recolectaron 308 individuos de *B. giganteus* en ocho localidades del Caribe colombiano a profundidades entre los 500 y los 2.300 m. Los resultados evidenciaron que la mayoría de los especímenes adultos se registró entre los 700 y los 900 m, con un ligero predominio de los machos (53,1 %) sobre las hembras (46,9 %). Se encontró una correlación significativa entre la longitud corporal y el peso húmedo, evidenciándose un crecimiento continuo durante las distintas etapas de desarrollo. Este es el primer estudio en Colombia sobre la biología de *B. giganteus* en el Caribe occidental, lo que proporciona una línea base útil para las acciones de manejo sostenible en los ambientes de aguas profundas del país y el Caribe.

Palabras clave: Distribución geográfica; Estructura de tamaños; Etapas de desarrollo; Proporciones sexuales.

Abstract

Understanding the distribution and demographic structure of *Bathynomus giganteus* in the Colombian Caribbean is crucial for its conservation and management. Here we address three important aspects: a) the bathymetric and latitudinal distribution, identifying vertical and horizontal patterns that reveal its geographic range; b) the size structure at different stages of development, analyzing the variation in body length and wet weight from mancas to adults, and c) the sex ratio in adults, providing key information on population dynamics in the region. Between 2017 and 2018, 308 individuals of *B. giganteus* were collected in eight locations in the Colombian Caribbean at depths between 500 m and 2,300 m. We found that the largest number of adults was recorded between 700 m and 900 m, with a slight predominance of males (53.1%) over females (46.9%). A significant correlation was found between body length and wet weight, showing continuous growth during the different stages of development. This is the first study in Colombia to supply valuable information on the biology of *B. giganteus* in the Western Caribbean, providing useful baseline information that can be used in sustainable management actions for deep-water environments in Colombia and the Caribbean.

Keywords: Geographical distribution; Size structure; Developmental stages; Sex ratios.

Citación: Chaves-Aguilar NL, et al. Caracterización biológica del isópodo gigante (*Bathynomus giganteus*) en aguas profundas del Caribe colombiano. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):307-320, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3090>

Editor: Hernando Campos

***Correspondencia:**

Luisa Dueñas; lduenasm@unal.edu.co

Recibido: 20 de agosto de 2024

Aceptado: 11 de abril de 2025

Publicado en línea: 7 de mayo de 2025



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

Introducción

Los ecosistemas de aguas profundas son, quizás, uno de los ambientes naturales con menos información sobre la composición, la diversidad y la distribución de los organismos que los habitan. Particularmente en Colombia, el conocimiento de las aguas profundas se

ha incrementado en las dos últimas décadas (**Polanco *et al.*, 2017**), lo que ha permitido identificar ecosistemas específicos y abundantes grupos de organismos asociados a ellos, lo cual, a su vez, facilita el conocimiento de los estados de conservación de sus ecosistemas y el rol de las comunidades y especies que viven en ellos, así como los esfuerzos de conservación necesarios para mantenerlos en el tiempo.

Los isópodos gigantes del género *Bathynomus* Milne-Edwards, 1879 albergan 22 especies descritas y registradas a nivel mundial (**Boyko *et al.*, 2025**). Entre estas, *Bathynomus giganteus* Milne-Edwards, 1879 se destaca como la única especie registrada en el Caribe colombiano, con presencia en zonas cercanas a la plataforma continental (**Pardo-Castro *et al.*, 2023**), aunque recientemente también se ha reportado en ambientes oceánicos como el banco Serranilla (**Dueñas *et al.*, 2024**). Este isópodo habita fondos blandos y tiene una distribución geográfica amplia, desde el estado de Virginia (Estados Unidos), en el norte del Atlántico occidental, pasando por el golfo de México y el mar Caribe, hasta Río de Janeiro (Brasil) en el sur (**Milne-Edwards, 1879**).

El isópodo gigante *B. giganteus* posee una serie de características morfológicas y anatómicas que ayudan a distinguirlo de otras especies del mismo género. Como su nombre lo indica, *B. giganteus* es conocido por su gran tamaño en comparación con otros isópodos marinos de aguas profundas. Los individuos pueden alcanzar longitudes de varios centímetros, con registros de hasta 50 cm, por lo que ha sido catalogado como un isópodo supergigante (**Lowry & Dempsey, 2006**). El cuerpo de *B. giganteus* es aplanado dorsoventralmente, lo que le permite moverse con facilidad sobre el sedimento del fondo marino y enterrarse en él. Su cuerpo se divide en tres regiones: una cabeza formada por segmentos fusionados, un pereión compuesto por siete segmentos, y un abdomen con cinco segmentos (**Poore & Bruce, 2012**). Sus segmentos abdominales están libres y posee una aleta caudal desarrollada con 10 a 15 espinas (**Milne-Edwards, 1879; Soto & Mincarone, 2001**). Asimismo, *B. giganteus* posee antenas bien desarrolladas que utiliza para la detección de alimento y la navegación en su entorno (**Nayak *et al.*, 2007**) y ojos compuestos que le permiten detectar la luz y los movimientos a grandes profundidades y en condiciones de baja luminosidad (**Milne-Edwards, 1879; Chamberlain *et al.*, 1986**).

Los isópodos gigantes atraviesan por tres etapas claramente distinguibles en su ciclo de vida: manca, juveniles y adultos. Las mancas son individuos sexualmente inmaduros que no poseen el séptimo par de pereiópodos como tampoco estructuras reproductivas (**Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez, 1991**). Los juveniles sí exhiben el séptimo par de pereiópodos, pero también carecen de estructuras reproductivas, las cuales son conspicuas solo en los individuos adultos. El dimorfismo sexual es evidente en la etapa adulta. Los machos que alcanzan la madurez presentan papilas genitales ubicadas en la cara ventral del séptimo pereiómero y apéndices masculinos (**Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez, 1991; Barradas-Ortiz *et al.*, 2003**). Las hembras se consideran maduras cuando presentan oostegitos funcionales, que son láminas que se extienden formando una bolsa o marsupio en donde anidan las crías hasta que emergen como juveniles (**Boos *et al.*, 2021**).

Debido al poco conocimiento de *B. giganteus* en el país, se ha pasado por alto su importancia ecológica y su papel en los ambientes de aguas profundas. Por ello, en el presente estudio nos propusimos contribuir a la línea base del conocimiento de estos organismos, caracterizando su población en el Caribe colombiano. El estudio busca analizar la distribución batimétrica y geográfica de los isópodos gigantes, así como la estructura de su tamaño (longitud corporal y peso húmedo) diferenciada por sexo y etapa de desarrollo (manca, juvenil y adulto).

Metodología

Área de estudio

El área marítima del Caribe que le corresponde a Colombia es una zona amplia, que se extiende a lo largo de 65.800 km² en el sector central del mar Caribe y cubre aproximadamente su quinta parte (**Franco & Leyva, 1998**). El área de estudio incluyó ocho

localidades de muestreo (**Figura 1**) cercanas a la plataforma continental, las cuales han sido analizadas por diferentes instituciones y empresas en el curso de actividades exploratorias de hidrocarburos desde el norte en La Guajira hasta el suroccidente en el Chocó, en la frontera marítima con Panamá.

Entre 2017 y 2018 se realizaron una serie de expediciones del sector de hidrocarburos en el Caribe colombiano a profundidades entre los 500 y los 2.300 m. En el marco de tales expediciones, se recolectaron en ocho localidades 308 individuos de *B. giganteus* mediante redes de arrastre y nasas con cebo (**Figura 1, Tabla 1**). Los especímenes recolectados se almacenaron en lotes preservados en etanol al 70 % y depositados en la colección del Museo de Historia Natural Marina de Colombia – Makuriwa, perteneciente al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR) en Santa Marta.

Obtención de datos morfológicos

En el Museo Makuriwa se realizó la fase de laboratorio. A cada individuo se le asignó un código único mediante una etiqueta. Luego, se determinó su estadio de desarrollo, clasificándolo como “manca”, “juvenil” o “adulto” según los criterios mencionados en la introducción y definidos por **Barradas-Ortiz et al.** (2003). Para determinar el sexo de los individuos adultos, se inspeccionaron sus apéndices sexuales. En los machos se observó el endopodito del segundo par de pleópodos y las papilas genitales en el esternito del séptimo pereonito y en las hembras se identificaron los oostegitos en la base del primero al quinto apéndice (**Trejo, 2014**) (**Figura 2**).

El peso húmedo se midió utilizando una balanza analítica (Sartorius CPA4202S: peso máximo = 4.200 g, d=0,01). Antes del pesaje, los ejemplares fueron escurridos y secados con una toalla de papel. Además, se registró la longitud total de cada individuo en vista dorsal utilizando un metro flexible para seguir el contorno del caparazón y medir la lon-

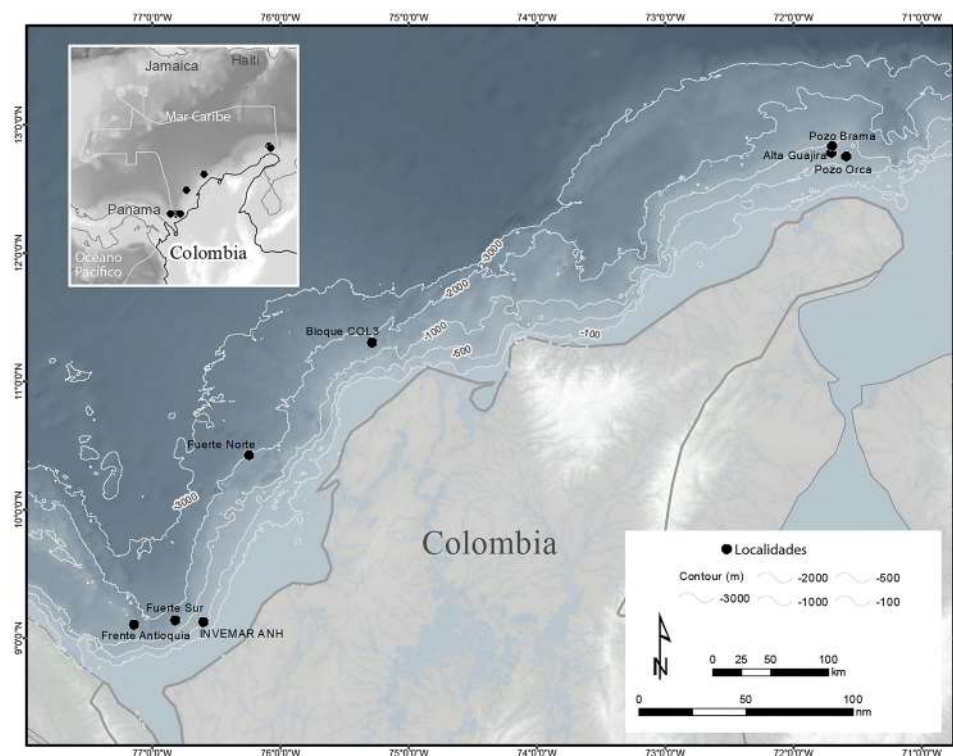


Figura 1. Mapa del Caribe colombiano con las ocho localidades de muestreo donde se recolectaron los individuos de *Bathynomus giganteus*. Las isolíneas de contorno corresponden a la profundidad del fondo marino.

Tabla 1. Localidades de muestreo para el estudio de *Bathynomus giganteus* en el Caribe colombiano. Las localidades se encuentran divididas en tres zonas: norte, centro y sur. Se reportan las coordenadas de cada localidad, así como el rango de profundidad, el método de muestreo empleado, el número de estaciones y el número de individuos recolectados.

Zona	Localidad	Latitud	Longitud	Rango de profundidad (m)	Método de muestreo	No. de estaciones de muestreo	No. individuos
Norte	Alta Guajira	12°47' 3,405"	-71° 42' 0,782"	715-860	Nasas con cebo	6	139
	Pozo Brama	12° 50' 20,534"	-71° 41' 45,867"	763-922	Nasas con cebo	7	61
	Pozo Orca	12° 45' 19,400"	-71° 35' 0,470"	600-840	Nasas con cebo	17	98
Centro	Bloque COL 3	11° 18' 15,600"	-75° 17' 2,800"	1200-1300	Nasas con cebo	2	2
Sur	Fuerte Norte	10° 25' 34,526"	-76° 14' 35,544"	1600-1800	Nasas con cebo	1	1
	Fuerte Sur	9° 8' 15,862"	-76° 49' 6,2328"	1600-2300	Nasas con cebo	3	5
	Frente Antioquia	9° 6' 5,810"	-77° 8' 41,580"	1408	Arrastre bentónico	1	1
	INVEMAR - ANH	9° 7' 31,540"	-76° 36' 5,600"	500	Arrastre bentónico	1	1
Total						38	308

gitud desde el inicio de la cabeza hasta el final del pleotelson, sin tomar en cuenta las espinas o dientes (Barradas-Ortiz *et al.*, 2003). Por último, se hizo el registro fotográfico de los ejemplares en vista dorsal, ventral y lateral.

Es importante destacar que en este estudio se empleó material disponible de colecciones biológicas conformadas por individuos recolectados por otras entidades. Si bien los datos recopilados presentan algunas limitaciones, como la falta de muestreo sistemático de profundidad y diferencias en el tamaño de la muestra por localidad, nuestros análisis ofrecen una visión general de la población de *B. giganteus* en la región del Caribe colombiano.

Análisis estadísticos

La caracterización de la distribución y los rasgos biológicos de *B. giganteus* en el Caribe colombiano se hizo a partir de análisis descriptivos y pruebas de hipótesis no paramétricas. Los análisis descriptivos incluyeron el cálculo de medidas de tendencia central (media y mediana) y dispersión (desviación estándar y rango intercuartílico) para las variables continuas de profundidad, longitud total y peso húmedo. Las variables cualitativas, es decir, estadio de desarrollo y sexo, se analizaron mediante frecuencias relativas y absolutas.

La normalidad de los datos se evaluó utilizando la prueba de Shapiro-Wilk para cada variable continua. Dado que los resultados indicaron desviaciones significativas con respecto a la distribución normal ($p < 0,05$ en todas las variables evaluadas), se emplearon pruebas no paramétricas para los análisis inferenciales. Se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis para evaluar diferencias en la distribución de las profundidades entre los diferentes estadios de desarrollo (manca, juvenil, adulto) y entre sexos (macho y hembra). Cuando se encontraron diferencias significativas, se hicieron comparaciones múltiples utilizando la prueba de Dunn con corrección de Bonferroni.

Para analizar la relación entre las variables continuas (longitud corporal, peso húmedo y profundidad), se utilizó la correlación de Spearman. El nivel de significación estadística se estableció en $\alpha = 0,05$, y los análisis se llevaron a cabo con un nivel de confianza del 95 %. Todos los procedimientos estadísticos se hicieron con los programas STATISTICA 13 (Stat-Soft, 2018) y CENTURIO 2.1 (Centurio Data Analytics, 2018).

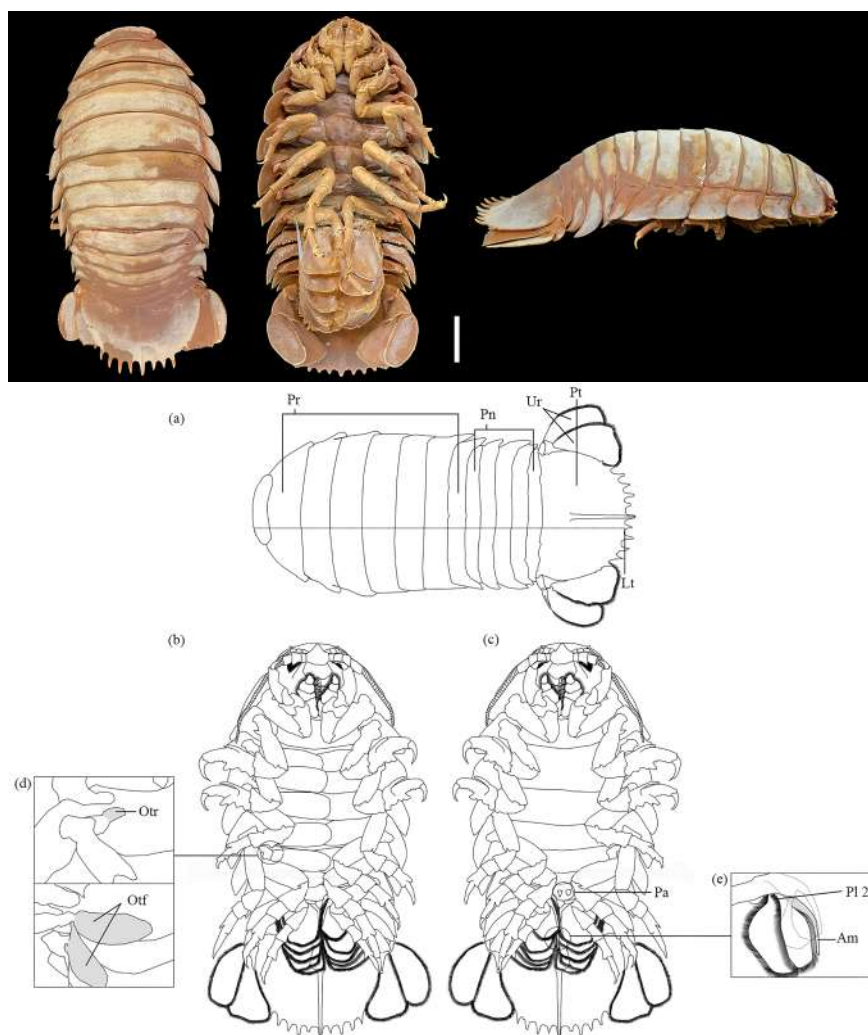


Figura 2. Morfología del isópodo gigante, *Bathynomus giganteus*. Panel superior: fotografías del ejemplar Bg099 que reposa en la colección del Museo de Historia Natural Marina de Colombia – Makuriwa. De izquierda a derecha se observa la vista dorsal, la vista ventral y la vista lateral del isópodo. La barra blanca corresponde a una longitud de 5 cm. Panel inferior: esquema de reconocimiento de sexo en adultos de *Bathynomus giganteus*. a) Vista dorsal; Pr: pereión, Pn: pleón, Pt: pleotelson, Ur: urópodo, Lt: longitud total. b) Vista ventral de una hembra. c) Vista ventral de un macho; Pa: papila genital. d) Vista detallada de los órganos femeninos; Otr: oostegito rudimentario; Otf: oostegito funcional. e) Vista detallada de los órganos masculinos maduros; Pa: papilas genitales; Pl 2: segundo pleópodo; Am: apéndice masculino

Resultados

Se evaluaron 308 individuos de *B. giganteus* en el Caribe colombiano, recolectados en 38 estaciones de ocho localidades a lo largo de la plataforma continental (Tabla 1, Figura 1).

Distribución batimétrica y geográfica

La distribución geográfica de *B. giganteus* evidenció su presencia en fondos blandos de la plataforma continental desde La Guajira, al nororiente, hasta las inmediaciones del Golfo de Urabá, en el suroccidente. Entre las estaciones de muestreo se destacaron tres localidades en las cuales se registró la mayor parte de los especímenes analizados: alta Guajira, con 139 individuos, pozo Brama, con 61 individuos y pozo Orca, con 98 individuos (Tabla 1, Figura 1).

La distribución batimétrica se concentró en las profundidades de interés para las actividades de exploración de hidrocarburos, pero da una idea amplia de la distribución vertical de los organismos. Teniendo en cuenta la totalidad de los individuos, la mayoría de los datos se restringió a profundidades de menos de 1.000 m. En la zona norte, localidad de alta Guajira, los registros se dieron en un rango de profundidades de 773 a 854 m, con la mayoría de los individuos (27,2 % del total) concentrados en una profundidad de 815 m. En el pozo Brama, los registros se distribuyeron en un rango de profundidades de 736 a 922 m, concentrándose la mayoría de individuos (15,3 % del total) en una profundidad de 921 m. En la estación del pozo Orca, los registros se produjeron en un rango de profundidades de 650 a 770 m, con la mayoría de los individuos (15,0 % del total) encontrados a una profundidad de 750 m. En la zona sur, en la localidad de INVEMAR – ANH, se registró un único individuo a una profundidad de 500 m, siendo la menor registrada en este estudio.

Por debajo de los 1.000 m de profundidad se reportaron individuos en las zonas centro y sur. En la localidad del bloque COL 3, los registros se dieron a una profundidad mínima de 1.200 m; en Fuerte Norte a 1.600 m; en Fuerte Sur, a 1.600 m, y en Frente Antioquia, a 1.408 m. En la estación Fuerte Sur se recabó información única de la zona batipelágica (2,0 % del total de los registros) en un rango de profundidades de 1.700 a 2.300 m, con la mayoría de los registros (tres) a los 2.300 m.

En cuanto a los estadios de vida de los isópodos, se registraron mancas, juveniles y adultos. Con respecto a la distribución geográfica y batimétrica de los estadios de vida, en las estaciones de la zonas centro y sur solo se encontraron adultos, en tanto que en las estaciones de la zona norte se encontraron los tres estadios. No hubo diferencias significativas en la distribución de profundidades entre mancas, juveniles y adultos ($p=0,0661$), aunque los datos sugieren una ligera variación que debe interpretarse con cautela (**Figura 3a**). Los adultos se registraron en casi todo el rango de profundidad del estudio (500 a 2.300 m), pero las mancas y los juveniles solo entre los 600 y los 922 m.

En cuanto a las hembras adultas, estas se encontraron a profundidades entre los 500 y los 2.300 m (promedio $\pm$ desviación estándar de $880,0 \pm 191,5$ m) y los machos en un rango similar, entre los 700 y los 2.300 m ($896,8 \pm 190,7$ m), es decir, no hubo diferencias significativas en la distribución vertical entre machos y hembras ($p=0,0676$) (**Figura 3b**).

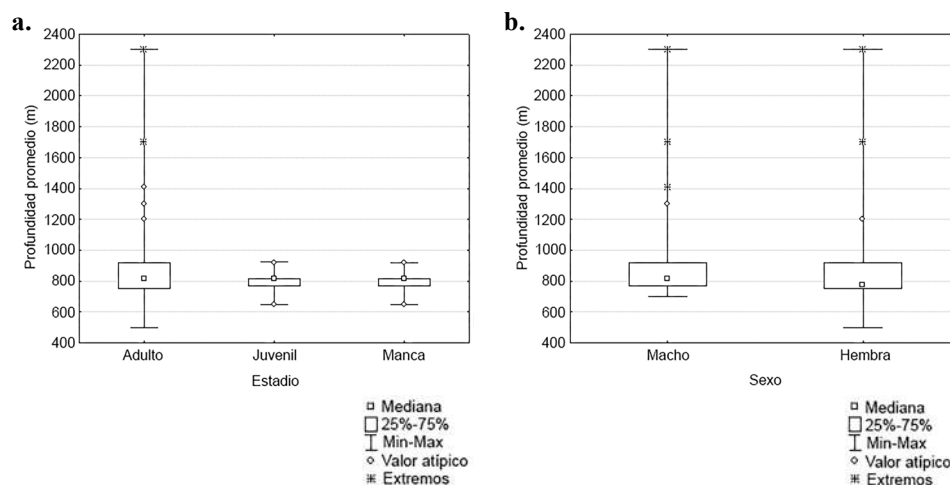


Figura 3. Diagramas de caja y bigotes que muestran la distribución batimétrica (profundidad en metros) de *Bathynomus giganteus* en el Caribe colombiano. a) Distribución según estadio de desarrollo (adulto, juvenil y manca). b) Distribución por sexo (macho y hembra). La línea dentro de cada caja indica la mediana, los límites de la caja representan el rango intercuartílico (25 %-75 %), y los puntos fuera de las barras son valores atípicos. Se observa una distribución batimétrica más amplia para adultos y más restringida para mancas y juveniles.

Estructura de tamaños

En términos generales, los adultos de *B. giganteus* mostraron valores entre los 9,2 y los 39,1 cm ($24,1 \pm 6,0$ cm). Los machos presentaron tallas entre los 9,2 cm y los 39,1 cm ($13,7 \pm 9,4$ cm), y las hembras entre 13,4 cm y 29,7 cm ($21,6 \pm 9,3$ cm). Al evaluar por sexo, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$). En cuanto al peso húmedo, los valores oscilaron entre los 22,9 gr y los 1.087,4 gr ($286,3 \pm 202,8$ gr) en todos los adultos. Los machos presentaron pesos entre los 22,9 gr y los 1.087,4 gr ($329,9 \pm 203,6$ gr) y las hembras entre los 32,1 gr y los 497,5 gr ($267,2 \pm 199,3$ gr). Al igual que la longitud total, el peso húmedo no evidenció diferencias significativas entre machos y hembras ($p > 0,05$).

Los individuos más grandes y pesados de *B. giganteus* se registraron principalmente en el pozo Orca: el individuo de mayor longitud total (cm) y peso húmedo (gr) fue un macho de 39,1 cm y 1.087,4 gr, seguido por otro macho que midió 34,5 cm y pesó 753,1 gr. La hembra más grande se encontró en el pozo Orca, con una longitud de 27,2 cm y un peso de 497,5 gr, seguida por una hembra encontrada en el pozo Brama con una longitud de 29,7 cm y un peso de 406,1 gr.

Por otro lado, los juveniles exhibieron longitudes de 5,1 a 16,4 cm ($6,1 \pm 2,0$ cm) y pesos de 2,6 a 104,6 gr ($7,8 \pm 12,6$ gr), en tanto que las mancas mostraron longitudes entre 6,1 y 16,2 cm ($7,9 \pm 1,8$ cm) y pesos entre 6,6 y 96,8 gr ($14,7 \pm 13,8$ gr). Este resultado evidenció una superposición de las tallas de juveniles y mancas (**Figura 4a-b**), sin diferencias significativas entre ellos, pero sí entre mancas y juveniles comparados con los adultos.

Al analizar la relación entre la longitud total (cm) y el peso húmedo (g) de los individuos, se encontró una correlación exponencial positiva y estadísticamente significativa (coeficiente=0,9436, $p=0$) (**Figura 5a**). El modelo ajustado para esta correlación fue: peso húmedo (g) = $-141,8423 + 20,418 * \text{la longitud (cm)}$.

Se observó una relación marginal entre la longitud total (cm) y la profundidad (m) y una correlación estadísticamente significativa entre la profundidad y la longitud de los individuos ($p=0,0063$), aunque el coeficiente de correlación ($r=0,1558$) indicó que dicha relación era débil y podría no tener relevancia biológica significativa (**Figura 5b**). En cuanto a la relación entre el peso húmedo (g) y la profundidad (m), no se encontró una relación significativa ($r=0,0711$, $p=0,2151$) (**Figura 5c**), es decir que la profundidad no generó una estratificación por tallas.

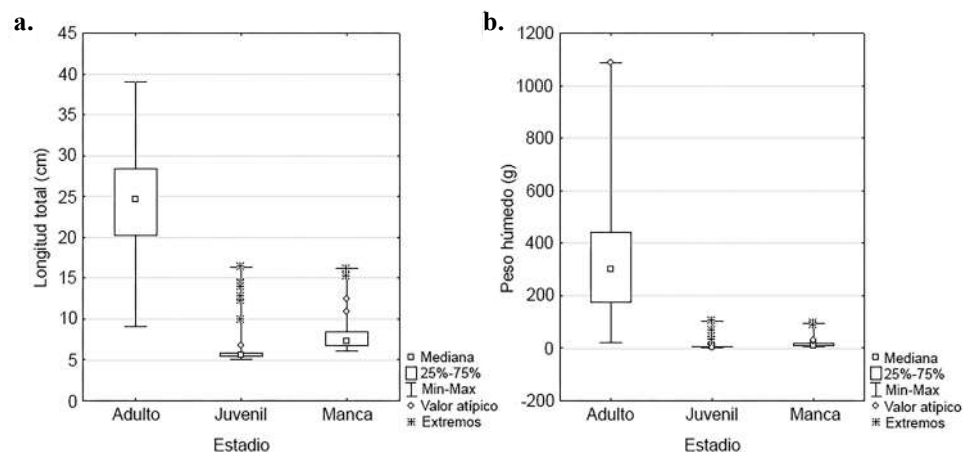


Figura 4. Diagramas de caja y bigotes que muestran la longitud y el peso húmedo de *Bathynomus giganteus* en el Caribe colombiano para los diferentes estadios de desarrollo. a) Distribución de la longitud total (cm) según estadio de desarrollo (adulto, juvenil y manca). b) Distribución del peso húmedo (g) según estadio de desarrollo (adulto, juvenil y manca). La línea dentro de cada caja indica la mediana, los límites de la caja representan el rango intercuartílico (25 %-75 %), y los puntos fuera de las barras son valores atípicos.

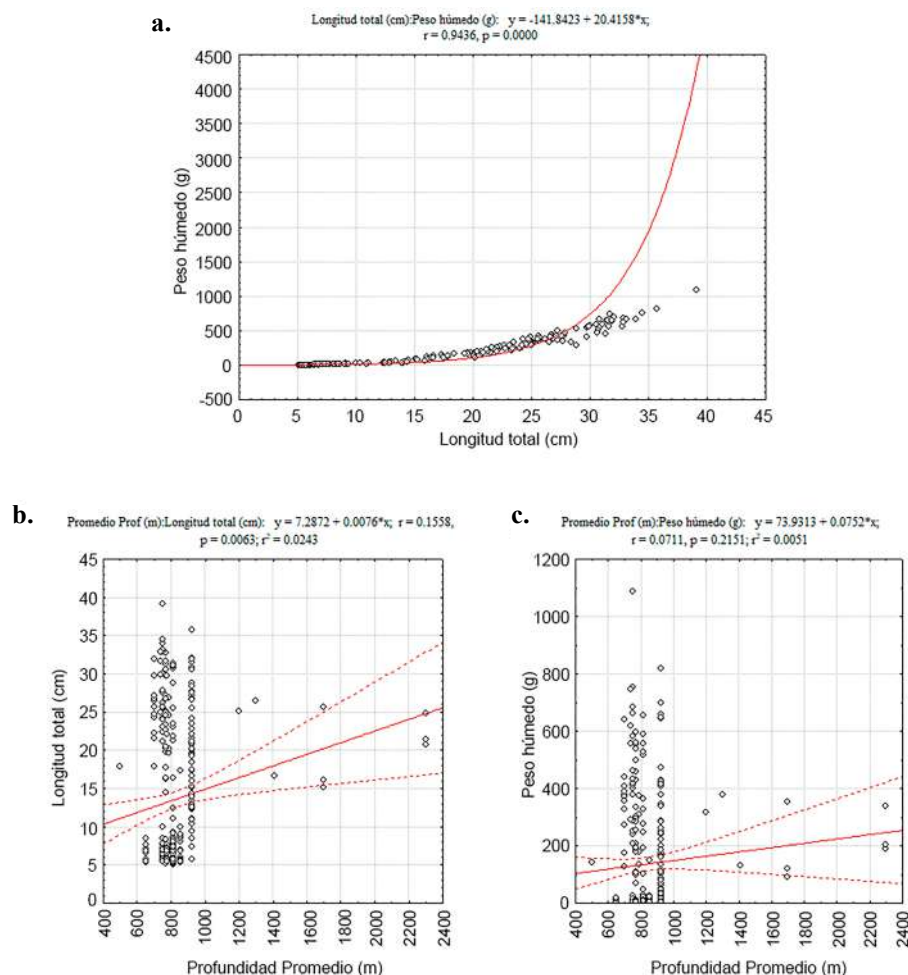


Figura 5. Diagramas de correlación de *Bathynomus giganteus* en el Caribe colombiano. a) Correlación positiva y significativa entre la longitud total (cm) y el peso húmedo (g), con una relación de ajuste exponencial ($r=0,9436$, $p=0,0000$). b) Relación entre la longitud total (cm) y la profundidad promedio (m), sin correlación significativa ($r=0,1558$, $p=0,0063$). c) Relación entre el peso húmedo (g) y la profundidad promedio (m), sin correlación significativa ($r=0,0711$, $p=0,2151$). Las líneas continuas representan los modelos de regresión ajustados y las líneas punteadas indican los intervalos de confianza del 95 %.

Proporción de sexos y estadios de desarrollo

Teniendo en cuenta todas las localidades e individuos adultos, la proporción general de los sexos fue cercana a 1:1, con variaciones en cada una de las estaciones de muestreo (**Figura 6a**). En la muestra total se registró un 46,9 % de hembras y un 53,1 % de machos. Si bien se observó una mayor proporción de machos que de hembras, no se realizaron pruebas estadísticas para determinar si esta diferencia era significativa. A nivel general, la población de *B. giganteus* presentó un ligero predominio de machos en todas las localidades, salvo en pozo Orca, donde las hembras fueron más numerosas.

La proporción de sexos varió según la localidad, con algunas áreas que mostraron una tendencia al equilibrio entre machos y hembras, mientras que otras presentaron un marcado predominio de un solo sexo, principalmente aquellas con muestras escasas. En la zona norte, en la alta Guajira, se encontró una proporción de machos notablemente mayor que la de hembras, de 17 machos frente a cinco hembras, es decir, una relación de 3,4 machos por cada hembra. En la localidad de pozo Brama la proporción de machos superó

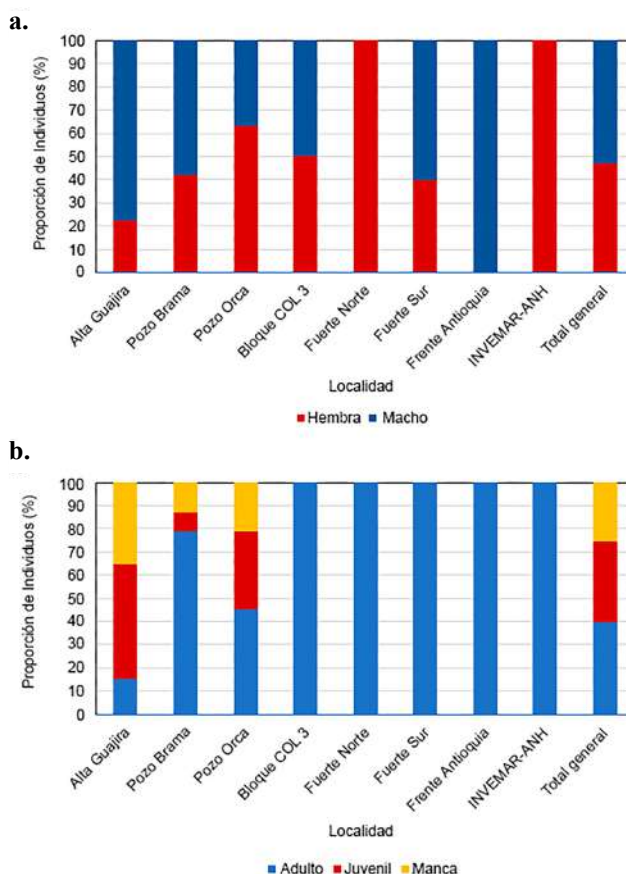


Figura 6. Gráfico de barras de la proporción de sexos o estadios de desarrollo del isópodo *Bathynomus giganteus* en cada localidad evaluada en el Caribe colombiano. a) Proporción de hembras (rojo) y machos (azul) según localidad. b) Proporción de estadios de desarrollo de mancas (amarillo), juveniles (rojo) y adultos (azul) según localidad.

ligeramente a la de hembras, con 30 machos frente a 22 hembras, o sea, aproximadamente 1,4 machos por cada hembra. En la localidad de Pozo Orca se observó una proporción inversa a la de pozo Brama, con 29 hembras frente a 17 machos, lo que equivale aproximadamente a 0,6 machos por cada hembra, es decir un claro predominio de las hembras.

En la zona centro, localidad del bloque COL 3, la proporción fue equilibrada: se registraron un macho y una hembra. En la zona sur, en cambio, no fue posible estimar la proporcionalidad debido a que se recolectó un solo individuo en las localidades de Fuente Norte (una hembra), Frente Antioquia (un macho), e INVEMAR - ANH (una hembra). Sin embargo, en la localidad de Fuente Sur, la distribución mostró un ligero predominio de machos, con tres machos por cada dos hembras.

En cinco de las ocho localidades evaluadas solo se encontraron individuos adultos, lo que muy probablemente representa un sesgo en el esfuerzo de muestreo, ya que en las zonas centro y sur se muestrearon pocas estaciones. Por el contrario, en la zona norte sí se registraron los tres estadios de desarrollo, con un esfuerzo de muestreo mayor (Tabla 1). La distribución por estadio de desarrollo fue de 123 individuos adultos (39,9 %), 107 individuos juveniles (34,8 %) y 78 individuos mancas (25,3 %).

En la zona norte se observó una variación en la proporción de los estadios de desarrollo de los individuos de *B. giganteus* a lo largo de las localidades de muestreo. En cuanto al total de individuos muestreados, se observó que los adultos constituyeron la mayor proporción, representando el 40 % del total de individuos analizados, seguidos por los juveniles, con el

35 %, y, por último, las mancás, con apenas el 25 % del total registrado (**Figura 6b**). Las diferencias en la proporción de estadios de desarrollo entre las localidades son descriptivas, pues no se hicieron pruebas de hipótesis para evaluar su significación estadística.

En la localidad de alta Guajira, el 15,0 % (21) de los individuos fueron adultos, el 49,6 % (69) fueron juveniles y el 35,2 % (49), mancás. En la localidad de pozo Brama, la mayoría de los individuos fueron adultos, con un 78,7 % (48 individuos); el 8,2 % (5 individuos) correspondió a juveniles y el 13,1 % (8 individuos) a mancás. En la localidad de pozo Orca, el 44,9 % (44 individuos) correspondió a adultos, el 33,7 % (33 individuos) a juveniles, y 21,4 % (21 individuos) a mancás.

Las localidades bloque COL 3, Fuerte Norte, Fuerte Sur, Frente Antioquia e INVEMAR - ANH presentaron una menor cantidad de individuos, y en algunas solo hubo uno o dos registros.

Discusión

Este es el primer estudio en Colombia en el que se recopilan y analizan las distribuciones geográfica y batimétrica de *B. giganteus* a nivel local, así como rasgos de la biología de la especie. Todos los datos aquí analizados se depositaron en SiBColombia, con enlaces a GBIF y OBIS, y pueden consultarse gratuitamente (**Pardo-Castro et al., 2023**).

La distribución vertical encontrada no difiere de las reportadas para esta misma especie en otras regiones cercanas ni a nivel mundial. Reportamos para el Caribe colombiano una distribución vertical de *B. giganteus* entre los 500 y los 2.300 m, con una mayor proporción de individuos hallada por encima de los 1.000 m de profundidad. En otro estudio realizado en el banco Serranilla, porción oceánica del país, se reportó un avistamiento a los 650 m (**Dueñas et al., 2024**), lo que también concuerda con la distribución del isópodo en la plataforma continental (**Pardo-Castro et al., 2023**). A nivel mundial, la distribución vertical de la especie se reporta entre los 350 y los 2.100 m, con el 84 % de los registros por encima de los 1.000 m de profundidad (**Holthuis & Mikulka, 1972**). En el golfo de México se han reportado distribuciones similares en profundidades entre los 360 y 2.300 m (**Kensley & Schotte, 1989**), las cuales se basan en los estudios de **Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez (1991)** (distribución vertical 349-733 m), **Barradas-Ortiz et al. (2003)** (distribución vertical 359-1.050 m), y **Trejo (2014)** (distribución vertical 406 – 1.144 m). El último estudio encontró una mayor proporción de individuos a profundidades entre los 600 y 800 m (**Trejo, 2014**), lo que concuerda con la mayor proporción de individuos registrada por encima de los 1.000 m. En Brasil la distribución no es muy diferente: en el sur de Brasil **Boos et al. (2021)** reportaron *B. giganteus* en profundidades entre los 600 y 1.000 m y en el norte **Ferreira et al. (2023)** registraron el isópodo a profundidades cercanas a los 550 m.

En el Caribe suroccidental hay muy poca variación en los parámetros fisicoquímicos del agua (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto) por debajo de los 100 m, incluso durante los cambios estacionales en la época seca (febrero) o lluviosa (septiembre) (**Devis-Morales & Montoya Sánchez, 2021**). Como es de esperarse, la temperatura y la salinidad decaen con la profundidad a valores cercanos a los 4 °C y 35 g kg⁻¹ a los 1.000 m (**Devis-Morales & Montoya Sánchez, 2021**). La zona con menores valores de oxígeno disuelto (3 mg L⁻¹) se presenta entre los 300 y los 800 m de profundidad, con un incremento por debajo de los 1.000 m, y valores cercanos a aquellos de aguas superficiales (>4 mg L⁻¹), lo que corresponde al flujo de Agua Central del Atlántico Noroeste (*Western North Atlantic Central Water*, wNACW) (**Correa-Ramírez et al., 2020**). Dado que la distribución del isópodo gigante en el Caribe colombiano se reporta en rangos tan amplios de profundidad (500 – 2.300 m), es evidente que la temperatura, la salinidad y la disponibilidad de oxígeno no son factores limitantes para la especie, aunque en aguas poco oxigenadas se encuentren abundancias de la especie superiores.

Con respecto a las características del sedimento marino en la región profunda continental del Caribe colombiano, la zona comprendida entre el talud continental y la zona abisal (500 – 4.000 m) se compone principalmente de partículas finas (<0,063 mm) (**García Suarez**

& Bottin, 2021), lo que coincide con las preferencias de hábitat de *B. giganteus*. En esta misma región se han reportado valores de pH del sedimento de tendencia neutra o alcalina (pH 6,8 – 8,5), con un incremento en el pH y en las concentraciones de carbono orgánico total en la zona sur, lo que sugiere una activa degradación de materia orgánica acumulada (García Suarez & Bottin, 2021). En nuestro estudio, en la zona sur se encontró una menor abundancia de isópodos y, aunque esta diferencia se atribuye al bajo esfuerzo de muestreo, no se descarta la influencia de factores físicos y químicos del sedimento en la preferencia de hábitat de la especie. Se requieren estudios adicionales para determinar la influencia directa o indirecta de estos factores.

En cuanto al tamaño de *B. giganteus*, la longitud máxima reportada para la especie es de 50 cm (Lowry & Dempsey, 2006). En otros estudios, los tamaños máximos registrados han estado por debajo del máximo de la especie, siendo de 35,6 cm según Schmitt (1931), de 36,5 cm según Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez (1991), y de 30,9 cm según Trejo (2014), valores todos registrados en isópodos macho. En el presente estudio, la máxima longitud, de 39,1 cm, también se registró en un macho; este valor está por debajo del máximo reportado, pero es superior a los valores reportados por Schmitt (1931), Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez (1991), y Trejo (2014).

McClain *et al.* (2015) encontraron dimorfismo sexual con respecto a los tamaños de machos y hembras, siendo los machos en promedio 5 cm más grandes que las hembras (hembras, promedio=22,1 ± 4,6; machos, promedio=27,7 ± 8,8; $p < 2,2 \times 10^{-16}$). En nuestro caso las hembras fueron, en promedio, más grandes que los machos, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas al compararlas (hembras, promedio=21,62 ± 9,26 cm; machos, promedio=13,72 ± 9,39 cm; $p > 0,05$). Dichos valores no permiten determinar un dimorfismo sexual basado en las tallas de los individuos en los isópodos del Caribe colombiano.

Al comparar la estructura de tamaño con la profundidad, no se encontró una relación entre la profundidad y el peso de los organismos. Para la longitud, la correlación fue significativa pero débil y podría no tener relevancia biológica significativa. En el golfo de México, no obstante, Trejo (2014) encontró en los adultos una tendencia al incremento en el peso y la longitud con la profundidad. Por el contrario, en el sur de Brasil Boose *et al.* (2021) observaron una tendencia al registro de individuos más grandes y pesados en profundidades menores. Los patrones obtenidos contrastan y parecen estar determinados por características propias de cada región.

En cuanto a la proporción de sexos, en nuestro estudio la proporción general fue cercana a 1:1, aunque no se evaluó su significación. La proporción equitativa de machos y hembras parece ser un patrón general en la especie, ya que en Brasil y el golfo de México se ha encontrado una proporción entre sexos cercana a 1:1 sin importar la temporada del año ni la profundidad (Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez, 1991; Boos *et al.*, 2021).

En el presente estudio también se evaluaron los diferentes estadios de desarrollo de *B. giganteus*, pero sin tomar en cuenta la temporada en que se recolectaron las muestras debido a la eventual imprecisión de los datos de los individuos registrados en la colección del Museo Makuriwa cuando fueron depositados allí. Sin embargo, se pueden hacer algunas inferencias sobre el ciclo de vida de los isópodos. Dado que la muestra incluyó todas las categorías de desarrollo, es posible concluir que la zona norte es un lugar de crianza del isópodo gigante. También se encontraron hembras con oostegitos funcionales en toda la distribución horizontal y vertical, lo que sugiere que la capacidad reproductiva se mantiene en todo el intervalo geográfico y de profundidades de la especie en el Caribe colombiano.

Los momentos de la reproducción de *B. giganteus*, por lo menos en el golfo de México y Brasil, parecen mantenerse a lo largo de todo el año, aunque se observa un pico reproductivo durante otoño e invierno (Briones-Fourzan & Lozano-Álvarez, 1991; Boos *et al.*, 2021). Aun así, la captura tanto de hembras ovígeras como de hembras en estado de incubación de larvas fue escasa, lo que puede estar relacionado con los métodos de captura que, en su mayoría, recurrieron al cebo. Algunos estudios sugieren que en el caso de las

hembras ovígeras, estas se entierran en el fondo cuando se están en la etapa de incubación y dejan de alimentarse, por lo cual es difícil capturarlas usando pesca de arrastre o trampa de carnada (Tso & Mok, 1991). Esta misma situación también podría explicar la ausencia de hembras ovígeras en las muestras analizadas en el presente estudio.

La importancia de *B. giganteus* para los ambientes de fondos blandos en aguas profundas radica en el ciclo de nutrientes, que podría llevar al secuestro de carbono. La mayoría de especies del género *Bathynomus* se caracteriza por tener hábitos carroñeros y, en menor medida, oportunistas y carnívoros (Lowry & Dempsey, 2006), debido a la escasa disponibilidad de fuentes alimenticias en aguas profundas. La dieta de *B. giganteus* depende de la periodicidad y la cantidad de alimento en partículas (nieve marina) que descienda desde la superficie hacia las profundidades; esta es una de las principales fuentes de alimento que permite la subsistencia de cientos de especies en aguas profundas (Dixon *et al.*, 2022). La nieve marina está compuesta de materia inorgánica (minerales), orgánica (zooplankton, gránulos fecales, restos o fragmentos de organismos, exudados, mucus, etc.), incluye incluso cuerpos enteros de organismos invertebrados y vertebrados de gran tamaño que mueren en aguas someras y caen a las profundidades (Trudnowska *et al.*, 2021). Considerando lo anterior, se podría decir que el isópodo gigante contribuye de dos maneras al ciclo del carbono en aguas profundas: 1) asimilando en su organismo el carbono proveniente del alimento que llega a las aguas profundas, que una vez muere el isópodo, será enterrado en el sedimento, y (2) desechando parte de este carbono en sus heces, que también son enterradas con el tiempo en los sedimentos. Sin importar el mecanismo, el carbono será secuestrado y permanecerá por miles de años en los sedimentos marinos de aguas profundas, fortaleciendo así este sumidero de carbono. Aunque no se han probado estas hipótesis ni la magnitud del rol de los isópodos gigantes en el secuestro de carbono en aguas profundas, se espera que este estudio brinde conocimientos de línea de base e incentive el interés sobre estos organismos para plantear y responder preguntas que lleven a su conservación.

Conclusión

La distribución batimétrica y latitudinal de *B. giganteus* en el Caribe colombiano, así como la estructura de sus tamaños y la proporción de sexos, pone de manifiesto la complejidad de las dinámicas poblacionales en este entorno. Aunque pueden hacerse inferencias sobre la población de *B. giganteus* en Colombia, no es posible llegar a conclusiones sólidas en ciertas localidades debido a las diferencias en el esfuerzo de muestreo. Además, en futuros muestreos es necesario considerar factores ambientales que pueden estar ejerciendo presiones sobre esta especie o definiendo su nicho, tales como las condiciones físico-químicas del agua y los factores granulométricos del sedimento en el que habitan.

Bathynomus giganteus exhibe una distribución latitudinal y batimétrica amplia en el Caribe colombiano, evidenciando que se trata de una especie cosmopolita en aguas profundas. Se observó que particularmente en la zona norte, caracterizada por un mayor esfuerzo de muestreo, se presentó un gran número de individuos de ambos sexos, con proporciones cercanas a 1:1, y la presencia de todos los estadios de desarrollo (manca, juvenil y adulto), por lo que constituye un lugar de crianza.

Contribución de los autores

LFD escribió el proyecto; LFD, LP y PDM recolectaron los datos y realizaron informes preliminares de los resultados; NLC-A hizo el análisis estadístico y lideró la escritura del manuscrito; NLC y LFD escribieron el manuscrito. Todos los autores revisaron y aprobaron la versión final del manuscrito.

Declaración de conflicto de interés

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

Agradecimientos

LFD obtuvo financiación para este proyecto de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá a través de su “Convocatoria de la Facultad de Ciencias Sede Bogotá de la Universidad Nacional de Colombia para apoyar a profesores que no cuenten con proyectos financiados en la vigencia 2019-2021” (código Hermes No. 53464). Queremos agradecer especialmente al equipo del Museo de Historia Natural Marina de Colombia - Makuriwa, del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, por su colaboración y disposición durante el procesamiento húmedo de las muestras. Agradecemos también las revisiones constructivas de dos revisores anónimos, cuyos comentarios ayudaron a mejorar de manera significativa este manuscrito.

Referencias

- Barradas-Ortiz, C., Briones-Fourzan, P., Álvarez, E. (2003). Seasonal reproduction and feeding ecology of giant isopods *Bathynomus giganteus* from the continental slope of the Yucatan peninsula. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 50, 495-513.
- Boos, H., Scalco, A., Araujo, P. (2021). Biological and ecological traits of *Bathynomus giganteus* and *Bathynomus miyarei* (Crustacea: Isopoda): Contribution to the conservation of deep-sea in southern Brazil. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31, 1-11. <https://doi.org/10.1002/aqc.3583>
- Boyko, C. B., Bruce, N. L., Hadfield, K. A., Merrin, K. L., Ota, Y., Poore, G. C. B., Taiti, S. (Eds.) (2025). *World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans database*. <https://www.marinespecies.org/isopoda> on 2025-01-03. <https://doi.org/10.14284/365>.
- Briones-Fourzan, P. & Lozano-Álvarez, E. (1991). Aspects of the Biology of the Giant Isopod *Bathynomus giganteus* a. Milne Edwards, 1879 (Flabellifera: Cirolanidae), Off the Yucatan Peninsula. *Journal of Crustacean Biology*, 11(3), 375-385. <https://doi.org/10.2307/1548464>
- Centurio Data Analytics. (2018). *CENTURIO* (Versión 2.1) [Software].
- Chamberlain, S. C., Meyer-Rochow, V. B., Dossert, W. P. (1986). Morphology of the compound eye of the giant deep-sea isopod *Bathynomus giganteus*. *Journal of Morphology*, 189 (2), Article 2. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051890205>
- Correa-Ramírez, M., Rodríguez-Santana, Á., Ricaurte-Villota, C., Páramo, J. (2020). The Southern Caribbean upwelling system off Colombia: Water masses and mixing processes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 155, 103145. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.103145>
- Dixon, S.R., Nunnally, C., Hanks, G., McClain, C. (2022). The macrofaunal metropolis in the sediments around the first- ever deep-sea alligator fall. *Marine Ecology*, 43, e12707. <https://doi.org/10.1111/maec.12707>
- Devis-Morales, A. & Montoya Sánchez, R. A. (2021). Oceanografía y clima marítimo p. 75-107. En Sánchez-Ramírez, C. (ed.). *Aportes al conocimiento de la biodiversidad marina en la región profunda del Caribe colombiano. Contribución del sector petróleo y gas*. (390 p). Anadarko Colombia Company Sucursal Colombia, Ecopetrol S.A., Aqua-biósfera SAS.
- Dueñas, L. F., Bolaños-Cubillos, N., Abril-Howard, A., Mayorga, J. S., Friedlander, A. M., Goodell, W. (2024). First Record of *Bathynomus giganteus* A. Milne-Edwards, 1879 (Crustacea: Isopoda) in Oceanic Waters of the Western Colombian Caribbean. *Caribbean Journal of Science*, 54 (2), 185-188. <https://doi.org/10.18475/cjos.v54i2.a1>
- Ferreira, R. C. P., Viana, D. de L., de Oliveira, P. G. V., Roque, P. C. G., Branco-Nunes, I. S. L., Pires, A. M. A., Nunes, D. M., Hazin, F. H. V. (2023). Abundance and diversity of deep-sea crustaceans (Decapoda and Isopoda) in the upper slope of state of Pernambuco–Brazil: With five new records. *Regional Studies in Marine Science*, 60, 102878. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.102878>
- Franco, P. L. & Leyva, P. (1998). El medio ambiente en Colombia. *Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Ministerio de Medio Ambiente, República de Colombia*, 5, 203-207.
- García-Suárez, L. & Bottin, M. (2021). En Sánchez-Ramírez, C. (ed). *Características físicas y químicas de los sedimentos marinos*. p. 125-140). Anadarko Colombia Company Sucursal Colombia, Ecopetrol S.A., Aqua- biósfera SAS.
- Holthuis, L. & Mikulka, W. (1972). Notes on the deep-sea isopods of the genus *Bathynomus* A. Milne-Edwards, 1879. *Bulletin of Marine Science*, 22, 575-591.

- Kensley, B. & Schotte, M.** (1989). *Guide to the marine isopod crustaceans of the Caribbean*. Smithsonian Institution Press.
- Lowry, J. & Dempsey, K.** (2006). The giant deep-sea scavenger genus *Bathynomus* (Crustacea, Isopoda, Cirolanidae) in the Indo-West Pacific. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 193, 163-192.
- McClain, C. R., Balk, M. A., Benfield, M. C., Branch, T. A., Chen, C., Cosgrove, J., Dove, A. D. M., Gaskins, L., Helm, R. R., Hochberg, F. G., Lee, F. B., Marshall, A., McMurray, S. E., Schanche, C., Stone, S. N., Thaler, A. D.** (2015). Sizing ocean giants: Patterns of intraspecific size variation in marine megafauna. *PeerJ*, 3, e715. <https://doi.org/10.7717/peerj.715>
- Milne-Edwards, M. A.** (1879). On a gigantic Isopod from the great depths of the Sea. *Annals and Magazine of Natural History*, 3(15), 241-243. <https://doi.org/10.1080/00222937908694095>
- Nayak, T., Ap, D., Zacharia, P. U.** (2007). A note on the capture of «Giant Isopod», *Bathynomus giganteus* A. Milne Edwards, 1879 off Mangalore coast, India. *Journal of Bombay Natural History Society*, 104, 369-370.
- Pardo-Castro, L., Muñoz, P. D., Panche, A. L., Dueñas, L. F., Montoya-Cadavid, E.** (2023). *Bathynomus giganteus* de la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural Marina de Colombia—Makuriwa. Version 1.1. Universidad Nacional de Colombia. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15472/yabp1s> https://ipt.biodiversidad.co/sibm/resource?r=bathynomus_giganteus-mhnm
- Polanco, A., Cedeño-Posso, C., Montoya-Cadavid, E., Borrero-Perez, G., Dorado-Roncancio, E., Garrido, M., Cárdenas, A., Yepes-Gaurisas, D., Yepes, V., Escarria, E., Alejandra Mutis, M., Gracia, C., Gutierrez, J., Alonso-Carvajal, D., Santodomingo, N., Arteaga-Florez, C., Flórez, P., Benavides, M., Suárez-Mozo, N., Caldera, S.** (2017). Twenty years of deep sea research in the Colombian Caribbean. *Deep-Sea Life*, 10.
- Poore, G. C. B. & Bruce, N. L.** (2012). Global Diversity of Marine Isopods (Except Asellota and Crustacean Symbionts). *PLOS ONE*, 7(8), Article 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043529>
- Schmitt, W.** (1931). Some carcinological results of the deeper water trawlings of the Anton Dohrn, including description of two new species of Crustacea. *Yearbook of the Carnegie Institution of Washington*, 30, 389-394.
- Soto, J. & Mincarone, M.** (2001). Distribution and morphology of the giant isopods *Bathynomus giganteus* and *Bathynomus miyarei* (Flabellifera, Cirolanidae) off southern Brazil. *Mare Magnum*, 1(2), Article 2.
- StatSoft.** (2018). *STATISTICA* (Versión 13) [Software]. StatSoft Inc.
- Trejo, H.** (2014). *Abundancia y distribución de Bathynomus Giganteus (Crustacea: Isopoda: Cirolanidae) en el sur del golfo de México*. Universidad Autónoma de México. <https://ru.dgb.unam.mx/jspui/handle/20.500.14330/TES01000719365>
- Trudnowska, E., Lacour, L., Ardyna, M., Rogge, A., Irisson, J.O., Waite, A.M., Babin, M., Stemann, L.** (2021). Marine snow morphology illuminates the evolution of phytoplankton blooms and determines their subsequent vertical export. *Nature Communications*, 12, 2816. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22994-4>
- Tso, S. F. & Mok, H. K.** (1991). Development, reproduction and nutrition of the giant isopod *Bathynomus doederleini* Ortmann, 1894 (Isopoda, Flabellifera, Cirolanidae). *Crustaceana*, 61, Article Leiden. <https://www.jstor.org/stable/20104692>.

Artículo original

Composición y distribución de los helechos y licófitos del bosque muy húmedo premontano: vereda Vergel Alto (Cubarral – Meta), Colombia

Composition and distribution of ferns and lycophytes of the very humid premontane forest: Vergel Alto (Cubarral - Meta, Colombia)

Alejandra Morales-G¹,  José Murillo-A^{2,*},  Luz Stella Suárez-S¹

¹ Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de los Llanos, Villavicencio, Colombia

² Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Resumen

Se presenta aquí la composición y distribución de los helechos y los licófitos de un bosque muy húmedo premontano localizado en la vereda Vergel Alto, municipio de Cubarral, Meta, cordillera Oriental de Colombia, entre los 1000 y los 1900 m de altitud. Se registraron 116 especies pertenecientes a 51 géneros de 19 familias. Se encontraron 110 especies de helechos y solo seis especies de licófitos. Este es el primer registro de 53 de tales especies en el departamento del Meta. Las familias con mayor número de géneros fueron Polypodiaceae (10), Blechnaceae (5), Dryopteridaceae (5) y Pteridaceae (5). Los géneros con el mayor número de especies fueron *Elaphoglossum* (10 spp.), *Asplenium* (9 spp.), *Cyathea* (7 spp.) e *Hymenophyllum* (7 spp.). Los restantes géneros incluyeron cinco o menos especies. La mayoría de las especies son exclusivamente terrestres (36,2 %) y en menor proporción hay epífitas (31,9 %) y rupícolas (6 %). La mayor concentración de especies se presentó a los 1600 m de altitud. Al comparar la composición de especies con regiones cercanas, se encontró que la vereda Vergel Alto presenta mayor similitud con la región del Guavio y Santa María (46,7 %) que con La Macarena (40,3 %). Se elaboró, además, un catálogo con las especies de la región, que incluye datos sobre su distribución, su hábito, su hábitat y las colecciones examinadas.

Palabras clave: Catálogo; Distribución altitudinal; Diversidad; Monilofitos; Pteridófitas.

Abstract

We present here the composition and distribution of ferns and lycophytes of a very humid premontane forest located between 1000 and 1900 m of elevation in the Vergel Alto rural district, municipality of Cubarral, Meta, Colombian Eastern Cordillera. We recorded 116 species belonging to 51 genera and 19 families: 110 fern species and only six lycophyte species. Fifty-three species were recorded for the first time in the department of Meta. The families with the highest number of genera were Polypodiaceae (10), Blechnaceae (5), Dryopteridaceae (5), and Pteridaceae (5). The genera with the highest number of species were *Elaphoglossum* (10 spp.), *Asplenium* (9 spp.), *Cyathea* (7 spp.), and *Hymenophyllum* (7 spp.). The remaining genera have five or fewer species. Most of the species are exclusively terrestrial (36.2%) and, to a lesser extent, epiphytes (31.9%) or rupicolous (6%). The highest concentration of species occurred at 1600 m of elevation. Comparing the species composition with nearby regions, we found that Vergel Alto is more similar to the Guavio and Santa María regions (46.7%) than La Macarena (40.3%). We also prepared a catalog with all species from Vergel Alto, including data on their distribution, habit, habitat, and the collections examined.

Keywords: Altitudinal distribution; Catalogue; Diversity, Monilophytes, Pteridophytes.

Citación: Morales-G A, *et al.*
Composición y distribución de los helechos y licófitos del bosque muy húmedo premontano: vereda Vergel Alto (Cubarral – Meta), Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):321-335, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3158>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

José Murillo-A; jcmurilloa@unal.edu.co

Recibido: 4 de febrero de 2025

Aceptado: 22 de abril de 2025

Publicado en línea: 7 de mayo de 2025



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

Introducción

Dentro del grupo de las plantas vasculares sin semillas se encuentran cerca de 10.600 especies de helechos y 1.330 especies de licófitos (**Pteridophyte Phylogeny Group-PPG I**, 2016), de las cuales en América se presentan cerca de 3.000 (**Tryon & Tryon**, 1982). En Colombia hay una considerable diversidad de helechos y licófitos, con cerca de 1.650 especies agrupadas en 157 géneros y 41 familias (**Murillo-A. & Murillo-P.**, 2017; **Murillo-P. et al.**, 2016), que corresponden al 55 % de la riqueza de América y al 13,8 % de la riqueza mundial. Diversas regiones de Colombia se han estudiado para establecer la composición de estas plantas, entre ellas: Antioquia (**Rodríguez**, 2008), Boyacá (**López et al.**, 2007; **Méndez & Murillo-A.**, 2014), Caldas (**Sanín et al.**, 2008) Caquetá (**Alfonso & Murillo-A.**, 2000), Cauca (**Ramírez & Macías**, 2007), Chocó (**Forero & Gentry**, 1989; **Lellinger**, 1989; **Murillo-A.**, 2004), Cundinamarca (**Murillo-P. & Murillo-A.**, 2001; **Triana-Moreno & Murillo-A.**, 2005), La Gorgona (**Murillo-P.**, 1988; **Murillo-P. & Lozano**, 1989), Huila (**Osorio**, 1984), Nariño (**Ramírez & Mendoza**, 2002) y Santander (**Bustos**, 2001).

Para la Orinoquía, **Rincón et al.** (2014) registran 254 especies distribuidas en 77 géneros y 30 familias. En el departamento del Meta se han registrado 334 especies (**Murillo-P. et al.**, 2016), de las cuales 180, pertenecientes a 58 géneros y 17 familias, crecen en La Macarena (**Murillo-P.**, 1997). **Méndez y Murillo-A.** (2014) han llevado a cabo trabajos en el piedemonte de la cordillera Oriental en Santa María, Boyacá, donde se registraron 183 especies, y en la región del Guavio, Cundinamarca, 278 especies (**Murillo-A. et al.**, 2008).

Aunque el estudio de los helechos y licófitos en Colombia ha empezado a cobrar importancia en el marco de las investigaciones botánicas nacionales, el estado de conocimiento de estas plantas en el departamento del Meta es insuficiente aún. Ante esta situación, la generación de inventarios florísticos se vuelve esencial, ya que son herramientas útiles para caracterizar los ecosistemas y conocer la distribución y la ecología de las especies, además, son la base de las estrategias de conservación de plantas (**Minorta & Rangel-Ch.**, 2014). En este estudio nos propusimos conocer la composición y la diversidad de los helechos y licófitos de un bosque muy húmedo premontano de la cordillera Oriental, ubicado en la vereda Vergel Alto del municipio de Cubarral-Meta, como un primer aporte al estudio de estos grupos vegetales en la región.

Área de estudio

El estudio se realizó en la vereda Vergel Alto (VVA) del municipio de Cubarral, localizada al suroccidente del departamento del Meta a 63 km de Villavicencio (03°46'45" N - 73°51'50" W) (**Sistema integral de información departamental-SIID**, 2011) (**Figura 1**). La vereda hace parte de la microcuenca Aguas Claras, que pertenece a la subcuenca del río Ariari. La VVA tiene una superficie de 1.675,85 ha, que equivalen al 37,25 % del área total de la microcuenca (**Plan de Ordenación y Manejo de Cuencas Hidrográficas-POMCA Aguas Claras**, 2005). La zona pertenece al bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) según **Holdridge** (1987), al bosque subandino según **van der Hammen y Rangel** (1997) o al orobioma subandino de la cordillera Oriental según el **Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-IAvH** (2004). Presenta temperaturas que oscilan entre los 12 y los 23 °C (**Cormacarena**, 1999), la precipitación es superior a 4.500 mm/año, la evaporación media es de 1.332 mm/año (**POMCA Aguas Claras**, 2005) y la humedad relativa es del 96 % (**Carvajal & Murcia**, 2012).

Materiales y métodos

Se hicieron cuatro salidas de campo entre abril y junio de 2016, durante las cuales se levantaron inventarios generales desde los 1.000 m (03° 49.5' N - 73° 53.4' W) hasta los 1.957 m (03° 51' N - 73° 54' W) de altitud. Se recolectaron muestras botánicas de los helechos y licófitos según la metodología estandarizada por **Croft** (1999). Las

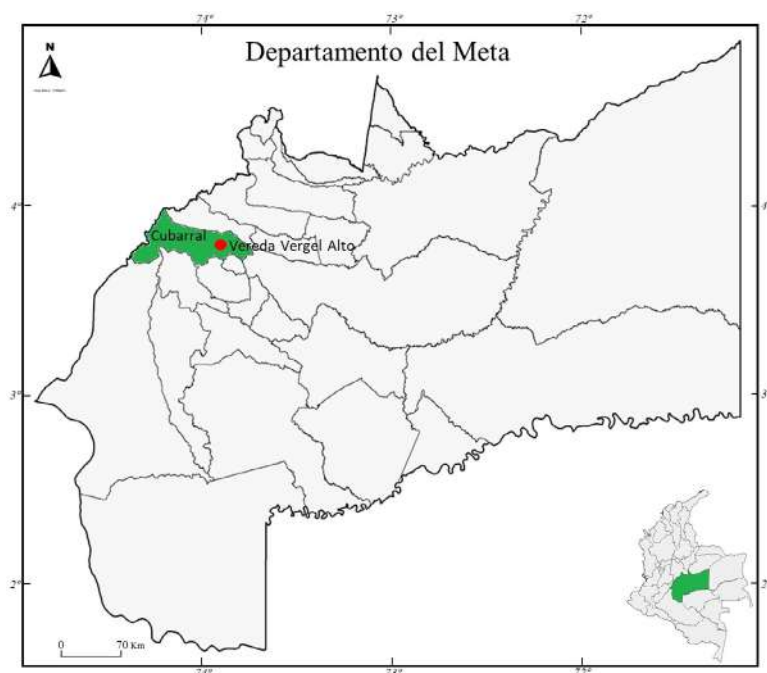


Figura 1. Localización de la vereda Vergel Alto, municipio de Cubarral, microcuenca Aguas Claras

recolecciones se realizaron bajo el permiso marco 0255 (marzo de 2014) expedido por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales para la Universidad Nacional de Colombia. Los acrónimos de los herbarios están citados de acuerdo con **Thiers** (2024). Los ejemplares se prensaron, se preservaron en alcohol y se llevaron al Herbario de la Universidad de los Llanos (LLANOS), donde se secaron y etiquetaron.

Las especies se identificaron usando las claves de **Lellinger** (1989), **Tryon y Stolze** (1991, 1992, 1993), **Moran y Riba** (1995), **Steyermark et al.** (1995) y **Mickel y Smith** (2004). Se utilizaron las claves de **León-B.** (1993) para *Campyloneurum*, **León-P.** (2012) para *Ceradenia*, **Navarrete y Ollgaard** (2000) para *Dennstaedtia*, y **Rojas** (2010) para *Saccoloma*. Se siguió el sistema de clasificación propuesto por el **PPG I** (2016).

Los especímenes se compararon con los ejemplares del Herbario Nacional Colombiano (COL) y fueron corroborados por especialistas en los géneros *Elaphoglossum*, *Cyathea*, *Meniscium*, *Pleopeltis* y *Serpocaulon*. La escritura de los nombres científicos y su actualización nomenclatural se consultó en el **International Plants Names Index-IPNI** (2024), la **Ferns and Lycophytes List** (**Hassler**, 1994-2024) y **Tropicos.org** (2024). Los ejemplares fueron incluidos en las colecciones de LLANOS, con duplicados en COL.

Análisis de datos

Para evaluar las afinidades florísticas entre diferentes áreas de la vertiente oriental de la cordillera Oriental, se comparó la composición de especies de VVA con la región del Guavio en Cundinamarca (**Murillo-A. et al.**, 2008) y Santa María en Boyacá (**Méndez & Murillo-A.**, 2014), y se incluyó también la serranía de La Macarena (**Murillo-P.**, 1997). En el Guavio se seleccionaron únicamente aquellas especies dentro del rango altitudinal de los 1000 a los 2000 m, en el que se incluyen 122 especies de las 278 reportadas para esta región (**Murillo-A. et al.**, 2008). La similitud entre regiones y por rango altitudinal se analizó con el coeficiente de Jaccard cualitativo calculado con el programa PAST Version 3.14 (**Hammer et al.**, 2001), el cual expresa la semejanza entre dos muestras solo considerando la composición de especies a partir de datos cualitativos (presencia/ausencia de especies) (**Moreno**, 2001).

Cátalogo

Con las especies encontradas se elaboró un catálogo (ver material suplementario) organizado en orden alfabético siguiendo el sistema de clasificación propuesto por el **PPG I** (2016). Debajo del nombre de la familia aparece el número de géneros y especies encontrados y bajo cada género aparece el número de especies que tiene. Para cada especie aparece el hábito, el hábitat y la altitud registrados en la VVA; también se incluye información sobre la distribución mundial (**Moran & Riba**, 1995) y nacional (**Murillo-P. et al.**, 2016). Además, se incluyen los ejemplares examinados indicando el recolector, el número de colección y los herbarios en los que fueron depositados.

Resultados y discusión

Composición

En la VVA se encontraron 116 especies pertenecientes a 51 géneros y 19 familias; 110 especies eran helechos y seis especies licófitos (**Tabla 1**). Los estudios locales de helechos y licófitos en el Meta se han hecho únicamente en la serranía de La Macarena (**Murillo-P.**, 1997); otros estudios de índole regional son los de **Rincón et al.** (2014) para toda la Orinoquía y, más recientemente, el catálogo de los pteridófitos de Colombia (**Murillo-P. et al.**, 2016), en el que se registraron 334 especies en este departamento. Este es uno de los trabajos pioneros en el bosque muy húmedo premontano de la cordillera Oriental en el Meta, donde el número de especies de helechos y licófitos registrados en la VVA representan el 34,7 % de la pteridoflora del departamento y el 7 % de la nacional. De estas, 53 especies corresponden a nuevos registros para el Meta, elevando el número de especies a 387, lo que contribuye claramente al conocimiento de estas plantas en la región. El elevado número de nuevos registros se debe principalmente a los escasos muestreos que se habían hecho en el departamento, por lo que se insta a realizar más recolecciones para tener una mejor aproximación a la riqueza de especies en esta zona del país.

Otros estudios en la cordillera Oriental comprenden áreas y rangos altitudinales mayores. De la región del Guavio, con 366.556 ha, se incluyeron ocho municipios del departamento de Cundinamarca y gran parte de la vertiente oriental entre los 400 y los 3.875 m, donde se registraron 278 especies (0,00076 especie/ha) (**Murillo-A. et al.**, 2008). El estudio en el municipio de Santa María (Boyacá), compuesta por 20 veredas entre los 400 y 2600 m y una extensión menor a las 32.600 ha, se registraron 183 especies (0,006 especies/ha) (**Méndez & Murillo-A.**, 2014). Además, en la serranía de La Macarena, con 629.280 ha y un rango altitudinal entre los 500 y los 2000 m, se registraron 180 especies (0,0029 especies/ha) (**Murillo-P.**, 1997). Comparada con estos estudios, la VVA, cuya área es de 1.675 ha y se registraron 116 especies, tiene 0,07 especies/ha, lo que la convierte en una zona de alta diversidad de helechos y licófitos, riqueza que se ve favorecida por la alta precipitación (>4.500 mm/año) (**POMCA Aguas Claras**, 2005) y humedad relativa (96 %) (**Carvajal & Murcia**, 2012) de la región. Estas características ambientales se consideran de gran importancia para el establecimiento de los helechos y licófitos (**Page**, 2002), lo que explica la gran diversidad de estos grupos de plantas en zonas tropicales (**Kreft et al.**, 2010).

La familia con el mayor número de géneros fue Polypodiaceae (10 géneros, 19,6 %). Con cinco géneros están Dryopteridaceae (9,8 %), Blechnaceae (9,8 %) y Pteridaceae (9,8 %), en tanto que las familias restantes registraron menos de cuatro géneros. En 11 familias se presentó un solo género (21,5%) (**Tabla 1**). El patrón de diversidad de las familias más ricas de helechos en la VVA es similar al de Guavio (**Murillo-A. et al.**, 2008), Santa María (**Méndez & Murillo-A.**, 2014) y la serranía de La Macarena (**Murillo-P.**, 1997). En la VVA la mayor diversidad se encontró en la familia Polypodiaceae, similar a la encontrada por **Méndez y Murillo-A.** (2014) en Santa María, por **Murillo-P.** (1997) en La Macarena y por **Murillo-A. et al.** (2008) en el Guavio. Otras familias con gran diversidad en todas estas regiones son Dryopteridaceae, Hymenophyllaceae y Pteridaceae. Entre los licófitos, la VVA está pobremente representada, con solo seis especies, resultado similar a

Tabla 1. Composición de los helechos y licófitos de la vereda Vergel Alto

Familia	No. de géneros	No. especies	Género	No. especies
Aspleniaceae	1	9	<i>Asplenium</i>	9
Athyriaceae	1	2	<i>Diplazium</i>	2
Blechnaceae	5	9	<i>Austroblechnum</i>	2
			<i>Blechnum</i>	2
			<i>Lomaridium</i>	2
			<i>Parablechnum</i>	2
			<i>Salpichlaena</i>	1
Cyatheaceae	1	7	<i>Cyathea</i>	7
Dennstaedtiaceae	4	6	<i>Blotiella</i>	1
			<i>Dennstaedtia</i>	2
			<i>Histiopteris</i>	1
			<i>Hypolepis</i>	2
Dicksoniaceae	1	1	<i>Lophosoria</i>	1
Dryopteridaceae	5	14	<i>Bolbitis</i>	1
			<i>Elaphoglossum</i>	10
			<i>Megalastrum</i>	1
			<i>Olfersia</i>	1
			<i>Polybotrya</i>	1
Gleicheniaceae	1	1	<i>Sticherus</i>	1
Hymenophyllaceae	4	14	<i>Didymoglossum</i>	1
			<i>Hymenophyllum</i>	7
			<i>Polyphlebium</i>	2
			<i>Trichomanes</i>	4
Lindsaeaceae	1	1	<i>Lindsaea</i>	1
Lomariopsidaceae	1	1	<i>Dracoglossum</i>	1
Lycopodiaceae	3	4	<i>Lycopodium</i>	1
			<i>Palhinhaea</i>	1
			<i>Phlegmariurus</i>	2
Nephrolepidaceae	1	2	<i>Nephrolepis</i>	2
Oleandraceae	1	1	<i>Oleandra</i>	1
Polypodiaceae	10	26	<i>Alansmia</i>	1
			<i>Campyloneurum</i>	4
			<i>Ceradenia</i>	2
			<i>Cochlidium</i>	2
			<i>Melpomene</i>	1
			<i>Microgramma</i>	3
			<i>Moranopteris</i>	1
			<i>Mycopteris</i>	1
			<i>Pleopeltis</i>	5
			<i>Serpocaulon</i>	6
Pteridaceae	5	7	<i>Jamesonia</i>	1
			<i>Pityrogramma</i>	1
			<i>Pteris</i>	3
			<i>Radiovittaria</i>	1
			<i>Vittaria</i>	1
Saccolomataceae	1	1	<i>Saccoloma</i>	1
Thelypteridaceae	4	8	<i>Amauropelta</i>	4
			<i>Cyclosorus</i>	1
			<i>Meniscium</i>	2
			<i>Steiropteris</i>	1
Selaginellaceae	1	2	<i>Selaginella</i>	2
Total 19	51	116	51	116

lo obtenido en el Guavio (Murillo-A. et al., 2008), donde se registraron nueve especies, pero contrario a lo registrado en Santa María (Méndez & Murillo-A., 2014) y La Macarena (Murillo-P., 1997), donde son más diversos, con 14 y 17 especies, respectivamente.

En la VVA los géneros con el mayor número de especies fueron *Elaphoglossum* (10 spp.), *Asplenium* (9 spp.), *Cyathea* (7 spp.), *Hymenophyllum* (7 spp.), *Serpocaulon* (6 spp.) y *Pleopeltis* (5 spp.). Nueve géneros presentaron dos especies y 25 géneros solo registraron una especie (Tabla 1). La riqueza de géneros es similar a la del Guavio (Murillo-A. et al., 2008), Santa María (Méndez & Murillo-A., 2014) y la serranía de La Macarena (Murillo-P., 1997). Cabe anotar que *Adiantum* es muy diverso en las regiones con las que se ha comparado la VVA, en la que no se registró ninguna especie de este género. La recolección en aquellos sitios donde no se tuvo acceso por lo inhóspito de la zona, quizás permitiría encontrar especies de *Adiantum* y, así, aumentar la riqueza de especies de VVA.

Hábito y hábitat de los helechos y licófitos

Las especies de helechos y licófitos de la VVA prefieren hábitos terrestres (36,2 %, 42 spp.) y epífitos (31,9 %, 37 spp.), en tanto que solo el 6,03 % (7 spp.) son rupícolas y el 0,86 % hemiepífitas (una especie) (Figura 2, Tabla 2). El 12,1 % (14 especies) son

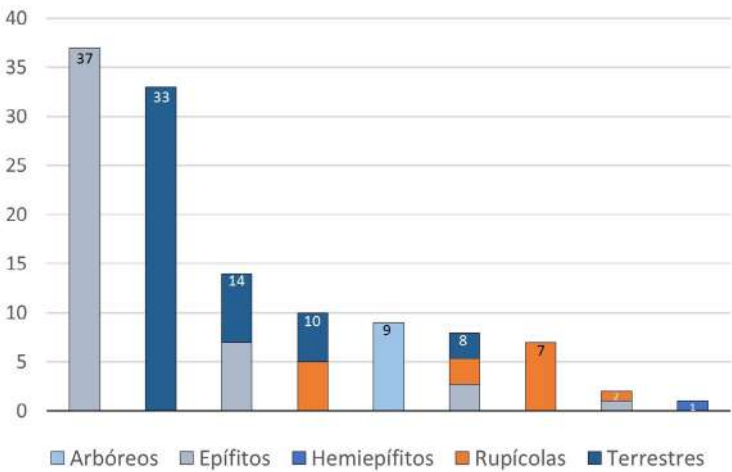


Figura 2. Número de especies por hábitos de crecimiento

Tabla 2. Distribución altitudinal, hábito y hábitat de los helechos y licófitos de la vereda Vergel Alto. Ar.: arbóreo; Epí.: epífito; Hem.: hemiepífito; Rup.: rupícola; Ter.: terrestre; B.: interior del bosque; Q.: borde de quebrada; S.: borde de sendero; P.: potrero

Especie	Altitud (m)	Hábito	Hábitat
<i>Alansmia cultrata</i> (Bory ex Willd.) Moguel y M. Kessler	1957	Epí.	Q.
<i>Amauropelta linkiana</i> (C. Presl) Pic. Serm.	1145	Ter.	S.
<i>Amauropelta oligocarpa</i> (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Pic. Serm.	1153 – 1617	Ter.	S., P.
<i>Amauropelta pterioidea</i> (Klotzsch) O. Alvarez	1768 – 1790	Ter.	S.
<i>Amauropelta rudis</i> (Kunze) Pic. Serm.	1617	Ter.	P.
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	1806	Epí.	S.
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	1091 – 1657	Epí., Ter., Rup.	S., Q., P.
<i>Asplenium cirrhatum</i> Rich. ex Willd.	1123 – 1145	Epí., Ter.	S.
<i>Asplenium dissectum</i> Sw.	1640	Epí.	Q.
<i>Asplenium flabellulatum</i> Kunze	1131	Epí., Ter.	S.
<i>Asplenium juglandifolium</i> Lam.	1120	Terr.	S.
<i>Asplenium rutaceum</i> (Willd.) Mett.	1123 – 1645	Epí., Ter., Rup.	S., P.

Especie	Altitud (m)	Hábito	Hábitat
<i>Asplenium salicifolium</i> L.	1091 – 1123	Epí., Ter.	S.
<i>Asplenium</i> sp.	1131 – 1674	Epí.	S., B.
<i>Austroblechnum divergens</i> (Kunze) Gasper y V.A.O. Dittrich	1081	Epí.	Q.
<i>Austroblechnum lehmannii</i> (Hieron.) Gasper y V.A.O. Dittrich	1617 – 1657	Ter.	P.
<i>Blechnum polypodioides</i> Raddi	1131 – 1657	Epí., Ter., Rup.	S., P.
<i>Blechnum</i> sp.	1859	Ter.	S.
<i>Blotiella aurita</i> (L.) Boudrie, Cremers & Viane	1518	Ter.	S.
<i>Bolbitis aliena</i> (Sw.) Alston	1105 – 1518	Ter.	S.
<i>Campyloneurum brevifolium</i> (Lodd. ex Link) Link	1107 – 1194	Epí.	S.
<i>Campyloneurum chlorolepis</i> Alston	1120	Epí.	S.
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C. Presl	1093	Epí.	S.
<i>Campyloneurum repens</i> (Aubl.) C. Presl	1096 – 1105	Epí.	S., Q.
<i>Ceradenia kalbreyeri</i> (Baker) L.E. Bishop	1640 – 1765	Epí., Ter.	S., B.
<i>Ceradenia meridensis</i> (Klotzsch) L.E. Bishop	1617	Epí.	P.
<i>Christella hispidula</i> (Decne.) Holtum	1617	Ter.	P.
<i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C. Chr.	1546 – 1750	Epí.	Q., P.
<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E. Bishop	1069 – 1869	Epí., Ter., Rup.	S., Q., P.
<i>Cyathea andina</i> (H. Karst.) Domin	1091	Ar.	Q.
<i>Cyathea delgadii</i> Pohl ex Sternb.	1104	Ar.	S.
<i>Cyathea horrida</i> (L.) Sm.	1190	Ar.	S.
<i>Cyathea lindeniana</i> C. Presl	1668	Ar.	B.
<i>Cyathea pauciflora</i> (Kuhn) Lellinger	1229 – 1506	Ar.	S., Q.
<i>Cyathea squamipes</i> H. Karst.	1567 – 1815	Ar.	Q., B.
<i>Cyathea</i> sp.	1546	Ar.	P.
<i>Dennstaedtia cornuta</i> (Kaulf.) Mett.	1675 – 1815	Ter.	S., B.
<i>Dennstaedtia obtusifolia</i> (Willd.) T. Moore	1120	Ter.	S.
<i>Didymoglossum kraussii</i> (Hook. y Grev.) C.Presl	1083	Epí.	Q.
<i>Diplazium carnosum</i> Christ	1081 – 1675	Ter.	S., Q., B.
<i>Diplazium diplazioides</i> (Klotzsch y H. Karst.) Alston	1104 – 1650	Ter.	S., P.
<i>Dracoglossum plantagineum</i> (Jacq.) Christenh.	1083 – 1096	Ter., Rup.	Q.
<i>Elaphoglossum aschersonii</i> Hieron.	1617	Epí.	P.
<i>Elaphoglossum ciliatum</i> (C. Presl) T. Moore	1227 – 1229	Epí.	S., Q.
<i>Elaphoglossum eximium</i> (Mett.) Christ	1640 – 1834	Epí., Ter., Rup.	S., B.
<i>Elaphoglossum laminarioides</i> (Bory) T. Moore	1105	Epí.	S.
<i>Elaphoglossum lingua</i> (Raddi) Brack.	1617 - 1668	Epí.	B., P.
<i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb.	1145	Epí.	S.
<i>Elaphoglossum productum</i> Rosenst.	1617	Epí.	P.
<i>Elaphoglossum</i> sp. 1	1640	Ter.	P.
<i>Elaphoglossum</i> sp. 2	1668 – 1834	Epí.	S., B.
<i>Elaphoglossum</i> sp. 3	1617 - 1640	Epí., Ter.	P.
<i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J. Sm.	1617 – 1814	Ter.	S.
<i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw.	1776 – 1957	Epí.	S., Q.
<i>Hymenophyllum karstenianum</i> J.W. Sturm	1617 – 1640	Epí., Ter.	P.
<i>Hymenophyllum lindenii</i> Hook.	1675 – 1802	Epí.	S., B.
<i>Hymenophyllum microcarpum</i> Desv.	1567 – 1957	Terr., Rup.	S., Q., B.
<i>Hymenophyllum myriocarpum</i> Hook.	1546	Rup.	P.
<i>Hymenophyllum plumieri</i> Hook. y Grev.	1546 – 1957	Epí.	Q., O.
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	1123 – 1850	Epí., Ter.	S., Q., B.
<i>Hypolepis hostilis</i> (Kunze) C. Presl	1506	Ter.	S.
<i>Hypolepis stuebelii</i> Hieron.	1617	Ter.	P.
<i>Jamesonia flexuosa</i> (Humb. y Bonpl.) Christenh.	1867 – 1869	Epí., Ter.	S.
<i>Lindsaea quadrangularis</i> Raddi	1403	Rup.	S.

Especie	Altitud (m)	Hábito	Hábitat
<i>Lomaridium binervatum</i> (Poir.) Gasper y V.A.O. Dittrich	1675 – 1811	Ter., Rup.	S., B.
<i>Lomaridium ensiforme</i> (Liebm.) Gasper y V.A.O. Dittrich	1666	Rup.	B.
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr.	1506 – 1650	Ar.	S., Q., B., P.
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	1547 – 1550	Ter.	P.
<i>Megalastrum</i> sp.	1145	Ter.	S.
<i>Melpomene</i> sp.	1567	Epí.	Q.
<i>Meniscium arborescens</i> Humb y & Bonpl. ex Willd.	1617	Ter.	P.
<i>Meniscium serratum</i> Cav.	1120	Ter.	S.
<i>Microgramma dictyophylla</i> (Kunze ex Mett.) de la Sota	1096 – 1107	Epí.	S., Q.
<i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.	1083 – 1617	Epí., Ter.	Q., P.
<i>Microgramma percussa</i> (Cav.) de la Sota	1145 – 1657	Epí.	S., P.
<i>Moranopteris taenifolia</i> (Jenman) R.Y. Hirai y J. Prado	1198 – 1567	Epí., Ter.	S., Q.
<i>Mycopteris semihirsuta</i> (Klotzsch) Sundue	1662 – 1957	Epí.	S., Q., B.
<i>Nephrolepis cordifolia</i> (L.) C. Presl	1123	Ter.	S.
<i>Nephrolepis undulata</i> (Afzel. ex Sw.) J. Sm.	1123 – 1617	Epí., Ter.	S., P.
<i>Oleandra pilosa</i> Hook.	1516	Epí.	S.
<i>Olfersia cervina</i> (L.) Kunze	1120 – 1123	Ter.	S.
<i>Palhinhaea cernua</i> (L.) Vasc. y Franco	1547 – 1550	Ter.	P.
<i>Parablechnum cordatum</i> (Desv.) Gasper y Salino	1859	Ter.	S.
<i>Parablechnum falciforme</i> (Liebm.) Gasper y Salino	1823	Ter.	S.
<i>Phlegmariurus aqualupianus</i> (Spring) B. Øllg.	1617 – 1750	Epí., Rup.	B., P.
<i>Phlegmariurus reflexus</i> (Lam.) B. Øllg.	1617 – 1750	Rup.	B., P.
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link	1140	Ter.	Q.
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn.	1107	Epí.	S.
<i>Pleopeltis complanata</i> (Weath.) E.A. Hooper	1123 – 1640	Epí., Ter.	S., P.
<i>Pleopeltis furcata</i> aff. (L.) A.R. Sm.	1107 – 1123	Epí.	S.
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	1657	Epí.	S., B., P.
<i>Pleopeltis remota</i> (Desv.) A.R. Sm.	1091 – 1657	Epí.	Q., P.
<i>Polybotrya suberecta</i> (Baker) C. Chr.	1403	Epí.	S.
<i>Polyphlebium diaphanum</i> (Kunth) Ebihara y Dubuisson	1123	Rup.	S.
<i>Polyphlebium hymenophylloides</i> (Bosch) Ebihara y Dubuisson	1812	Rup.	Q.
<i>Pteris altissima</i> Poir.	1069 – 1081	Ter.	Q.
<i>Pteris podophylla</i> Sw.	1069	Ter.	Q.
<i>Pteris speciosa</i> Kuhn	1190	Ter.	S.
<i>Radiovittaria stipitata</i> (Kunze) E.H. Crane	1528	Epí.	S.
<i>Saccoloma nigrescens</i> (Kunze) A. Rojas	1675	Ter.	B.
<i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J. Sm.	1518 – 1815	Hem.	S., B.
<i>Selaginella chrysoleuca</i> Spring	1546 – 1753	Ter., Rup.	S., P.
<i>Selaginella flexuosa</i> Spring	1567	Rup.	Q.
<i>Serpocaulon articulatum</i> (C. Presl) Schwartsb. y A.R. Sm.	1093 – 1111	Epí.	S.
<i>Serpocaulon caceresii</i> (Sodi) A.R. Sm.	1083 – 1123	Epí., Ter.	S., Q.
<i>Serpocaulon dissimile</i> (L.) A.R. Sm.	1107 – 1271	Epí.	S.
<i>Serpocaulon fraxinifolium</i> (Jacq.) A.R. Sm.	1617 – 1675	Epí.	Q., B., P.
<i>Serpocaulon levigatum</i> (Cav.) A.R. Sm.	1617 – 1657	Epí.	P.
<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R. Sm.	1123 – 1668	Epí., Ter., Rup.	S., P.
<i>Steiropteris decussata</i> (L.) A.R. Sm.	1643 – 1818	Ar.	S., Q., B.
<i>Sticherus pallescens</i> (Mett.) Vareschi	1506	Ter.	S.
<i>Trichomanes crinitum</i> Sw.	1546 – 1802	Epí., Rup.	S., P.
<i>Trichomanes elegans</i> Rich.	1123 – 1145	Ter., Rup.	S.
<i>Trichomanes pellucens</i> Kunze	1542 – 1846	Epí., Ter., Rup.	S., Q., B., P.
<i>Trichomanes vandenboschii</i> P.G. Windisch	1145 – 1650	Epí., Ter., Rup.	S., Q., P.
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	1617 – 1750	Epí., Ter.	B., P.

terrestres y epífitas, el 4,3 % (5 especies) terrestres y rupícolas y el 1,7 % (2 especies) epífitas y rupícolas. El 6,9 % (8 especies) de las especies son terrestres, epífitas y rupícolas. En cuanto al hábitat (**Figura 3**), el 60,3 % (70 spp.) de las especies crecen en un solo hábitat; el 33,62 % (39 spp.) se encontraron en el borde de los senderos, el 13,8 % (16 spp.) en potreros, el 10,3 % (12 spp.) en bordes de quebrada y el 2,6 % (3 spp.) en el interior del bosque. El 39,7 % (46 spp.) de las especies crecían en más de un hábitat, el 29,3 % (34 spp.), en dos y el 8,6 % (10 spp.), en tres. *Lophosoria quadripinnata* (J.F. Gmel.) C. Chr. y *Trichomanes pellucens* Kunze se encontraron en todos los hábitats.

Distribución altitudinal

La mayor riqueza de helechos y licófitos se encontró a los 1600 m (47,4 %, 55 spp.), con una menor diversidad a menor y mayor altitud (**Figura 4**). Resultados similares también se han hallado en otros estudios que han analizado cómo el patrón de distribución de los helechos y licófitos depende de la variación altitudinal, encontrándose una mayor diversidad en altitudes medias (Hemp, 2002; Kluge & Kessler, 2011; Kessler *et al.*, 2011). Algo similar se encontró en la región del Guavio (Murillo-A. *et al.*, 2008), aunque la mayor concentración de especies se localizó a una altitud mayor, entre los 2000 y los 2500 m. La serranía de La Macarena (Murillo-P., 1997), no obstante, se diferencia en esto, pues la mayor riqueza se presentó entre los 200 y 540 m, quizás por las características tan particulares de este sistema montañoso, donde confluyen elementos amazónicos, guyaneses y andinos (Hernández & Sánchez, 1992).

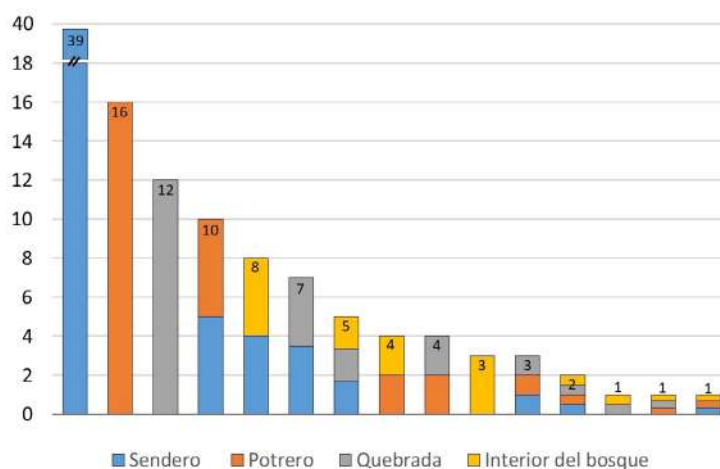


Figura 3. Número de especies por hábitats

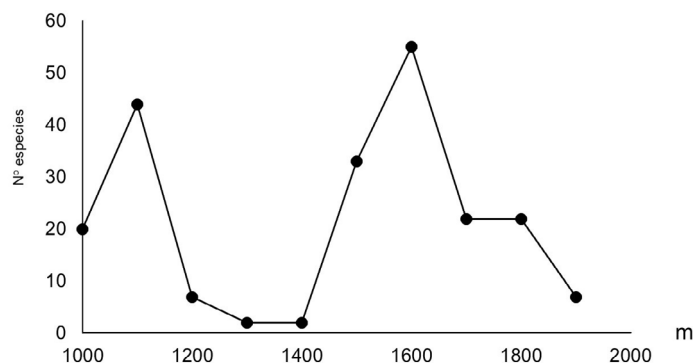


Figura 4. Distribución altitudinal de especies

La mayoría de las especies (80,2 %, 93 spp.) presentó una distribución altitudinal restringida (menos de 207 m, **Figura S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3158/4543>). Solamente 13 especies tuvieron una distribución altitudinal mayor de 500 m. *Cochlidium serrulatum* (Sw.) L.E. Bishop (800 m) e *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. (727 m) fueron las especies con mayor distribución altitudinal. En Ecuador (**Sklenář & Jørgensen**, 1999) y en África (**Hemp**, 2002) se han encontrado amplios rangos altitudinales para los helechos (>1000 m), mientras que en Bolivia los rangos son más cortos (en promedio 500 m) (**Bach et al.**, 2007). Debido a que las esporas de los helechos y licófitos son muy fácilmente dispersadas por el viento, se les considera como plantas con un amplio rango de distribución y por ello se ha propuesto que tienen una baja tasa de recambio de especies, con un índice de diversidad beta bajo (**Qian**, 2009). No obstante, en la VVA la mayoría de las especies tenían una distribución altitudinal restringida (**Figura S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3158/4543>) y poca similitud (cerca del 12 %) entre los distintos rangos altitudinales de la zona (**Figura 5**), lo que sugiere un alto recambio de especies. Un índice de diversidad beta alto también se ha encontrado en las montañas de México (**Sanginés-Franco et al.**, 2015).

En diversos estudios se ha evidenciado que estos grupos de plantas están adaptados a diversos factores ambientales y topográficos, entre ellos, la humedad, la temperatura, la radiación y la fertilidad del suelo (**Kreft et al.**, 2010; **Nagalingum et al.**, 2015). Todos estos factores determinan una gran complejidad de ambientes en todo el rango de la variación altitudinal, lo que estaría influyendo en la distribución y en la diversidad de los helechos y licófitos.

Los helechos en las regiones tropicales son más abundantes y tienen bajos rangos de distribución (**Rapoport**, 1982), lo que podría estar determinado por la poca tolerancia de las especies a los cambios ambientales en estas regiones (**Stevens**, 1989), lo que los hace más especialistas que generalistas. Al parecer, los taxones con alta diversidad beta a lo largo de un gradiente son aquellos poco tolerantes a los cambios ambientales (**Harrison et al.**, 1992), lo que podría explicar la distribución restringida de la mayoría de helechos y licófitos en la VVA.

En la zona de estudio se presenta un solo tipo de bosque, el bosque muy húmedo premontano, con un régimen de humedad similar a lo largo de la variación altitudinal, sin embargo, la complejidad topográfica, que incluye el tipo de suelo y la temperatura (que aquí no fueron evaluados), podrían influir en el establecimiento de los helechos y licófitos en la VVA. Se requieren estudios que contemplen la variación ambiental y topográfica para establecer las causas del alto recambio de especies en la VVA.

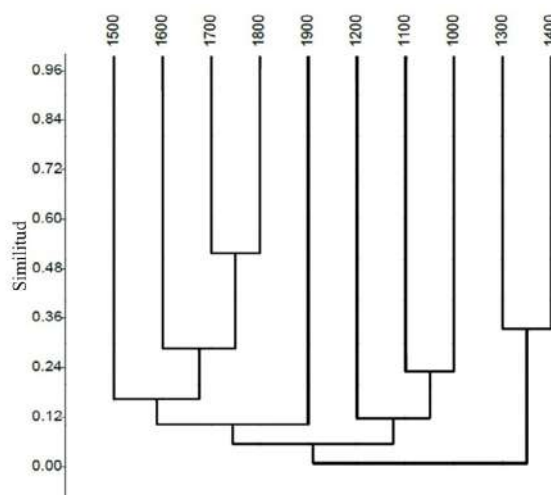


Figura 5. Dendrograma de similitud para datos de presencia y ausencia de especies por rango altitudinal

Distribución geográfica

La mayoría de las especies encontradas en la VVA es neotropical (ver el catálogo en material suplementario), aunque algunas también se distribuyen en Canadá, Estados Unidos y Argentina. Con una mayor distribución en el Viejo Mundo están *Asplenium auritum* Sw., *Cochlidium serrulatum* (Sw.) L.E. Bishop, *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Sm. *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. *Nephrolepis cordifolia* (L.) C. Presl, *Nephrolepis undulata* (Afzel. ex Sw.) J. Sm., *Palhinhaea cernua* (L.) Vasc. y Franco, *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. y *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link.

Al comparar la composición de especies con la de regiones cercanas se encontró que la VVA tiene una similitud del 46,7 % con el Guavio (Murillo-A. *et al.*, 2008) y Santa María (Méndez & Murillo-A., 2014) (Figura 6), es decir, la vereda comparte con estas otras regiones el 43,1 % (50 spp.) de la riqueza de especies. Hay una menor similitud (40,3 %) de estas tres regiones con La Macarena (Figura 6). La afinidad florística se podría explicar por la cercanía geográfica de las tres áreas dentro de la cordillera Oriental. De acuerdo con el ensamblaje de dispersión, la similitud florística disminuye con la distancia geográfica y depende de la dispersión de las especies desde las comunidades circundantes (Jones *et al.*, 2006; Nóbrega *et al.*, 2011). El Guavio dista de la VVA cerca de 100 km y cerca de 130 km de Santa María, en tanto que La Macarena es más cercana (ca 85 km), por consiguiente, la similitud florística no estaría afectada por la distancia geográfica. En una comunidad también podría presentarse el ensamble de nicho, el cual depende de los factores ambientales (Jones *et al.*, 2006; Nóbrega *et al.*, 2011). Tanto la VVA como Santa María y el Guavio están localizados en la vertiente oriental de la cordillera Oriental y comparten el mismo tipo de bosque, muy húmedo premontano, lo que sugiere que podrían estar sujetos a factores ambientales similares, lo que permite una mayor área de distribución de las especies. Sin embargo, se requieren estudios adicionales para establecer si los eventos de dispersión o los factores ecológicos están influyendo en el patrón de distribución de los helechos y licófitos del piedemonte llanero.

Aunque la serranía de La Macarena tiene el menor índice de similitud con respecto a las otras regiones analizadas, comparte un buen número de especies con la VVA (40,3 %). Este elevado número de especies compartidas podría deberse a que, por su cercanía geográfica, La Macarena presenta afinidades florísticas significativas con la región andina y, además, constituye un refugio biogeográfico y eslabón de las biotas amazónica, orinocense, andina, guyanense, del Chocó colombiano y de Centroamérica (Gentry, 1982; Berry *et al.*, 1995).

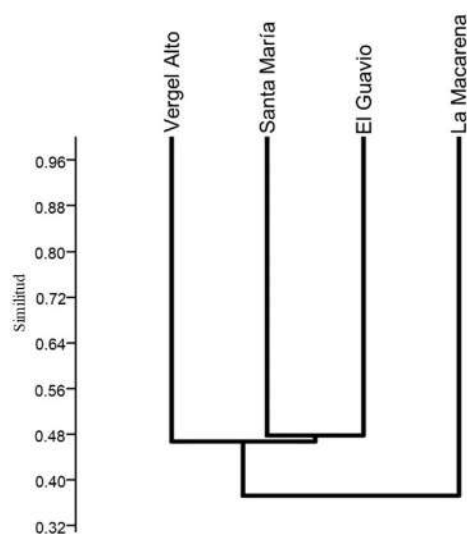


Figura 6. Dendrograma de similitud para datos de presencia y ausencia de especies por regiones

Conclusiones

El bosque muy húmedo premontano representa un ecosistema de gran valor biótico, con una gran diversidad de especies vegetales, especialmente de angiospermas. Son pocos los trabajos sobre los helechos y licófitos en este tipo de bosque. Específicamente en la cordillera Oriental solo están los trabajos realizados en la región del Guavio y en Santa María. Con este estudio en la VVA, departamento del Meta, se confirma la importancia de este bosque, pues de las 116 especies encontradas, 53 son nuevos registros para el departamento, elevando el número de especies del Meta a 387, lo que contribuye a un mejor conocimiento de estas plantas en la región. El gran número de nuevos registros se debe principalmente a los escasos muestreos que se han hecho en el departamento, que se han centrado principalmente en La Macarena. Es necesario hacer más recolecciones en diferentes zonas del departamento, lo que permitirá tener un mejor panorama de la riqueza de especies en esta zona del país.

Información suplementaria

Ver información suplementaria en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/3158/4543>

Agradecimientos

Este trabajo forma parte de los resultados finales del proyecto “Helechos y Licófitos de la vereda Vergel Alto, municipio de Cubarral, Meta”, financiado por el Fondo Social para la educación superior del Meta – FSES en el marco del programa de formación del capital humano de alto nivel en el departamento del Meta 2016 - Jóvenes Investigadores. Agradecemos a los herbarios COL, LLANOS y UDBC por permitir la consulta de los ejemplares. Al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia por el uso de sus instalaciones y los equipos necesarios para el desarrollo del proyecto. Al programa de informática de la diversidad del Instituto de Ciencias Naturales y a Lauren Raz por facilitar los registros de las especies de la zona de estudio. A Carlos Parra por las facilidades brindadas en COL. A Lyndon Carvajal por facilitar toda la logística de campo en la Reserva Natural “Las Palmeras”. A David Camelo, Diana Forero, Fernando Giraldo, David Gutiérrez, Marcus Lehnert, Wilson Rodríguez, David Sanín, Luz Amparo Triana y Alejandra Vasco por la determinación y corroboración de las especies de los géneros *Cyathea*, *Elaphoglossum*, *Megalastrum*, *Meniscium*, *Pleopeltis* y *Serpocaulon*. A Luz Amparo Triana, Andrea León, y a los evaluadores anónimos por sus comentarios y sugerencias.

Contribución de los autores

A.M.G, J.M.A y L.S.S. planearon la investigación; A.M.G y J.M.A participaron en la recolección del material en el campo, la identificaron taxonómica y el análisis de la información; A.M.G elaboró el primer manuscrito; A.M.G., J.M.A y L.S.S. revisaron y editaron la versión final del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaramos que no tenemos ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Alfonso, R., Murillo-A., J. (2000). Pteridófitos de Colombia III. Los pteridófitos de la región de Araracuara (Amazonía Colombiana). *Biota Colombiana*, 1, 217-223. <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/72>
- Bach, K., Kessler, M., Gradstein, S.R. (2007). A simulation approach to determine statistical significance of species turnover peaks in a species-rich tropical cloud forest. *Diversity and Distributions*, 13, 863-870. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00357.x>

- Berry, P. Huber, O., Holst, B.** (1995). Floristic analysis and phytogeography. En: J.P. Steyermark, P. Berry y B. Holst (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana* (1, 161-191). Missouri Botanical Garden Press.
- Bustos, P.G.** (2001). *Distribución de los helechos y plantas afines sobre el gradiente altitudinal de la estación experimental demostrativa "El Rasgón", Piedecuesta, Santander*. Trabajo de Grado. Universidad Industrial de Santander.
- Carvajal, L. & Murcia, M.** (2012). *El Loro Orejiamarillo del Piedemonte Llanero. Cubarral- Meta*. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Cormacarena, Ecopetrol.
- Cormacarena** (1999). *Identificación de zonas básicas de conservación, plan de emergencia y plan de contingencia del municipio de San Luis de Cubarral*. Informe técnico, Cormacarena.
- Croft, J.** (1999). *A guide to collecting herbarium specimens of ferns and their allies*. Australian National Herbarium, Centre for Plant Biodiversity Research, Canberra.
- Forero, E. & Gentry, A.** (1989). *Lista anotada de las plantas del departamento del Chocó, Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Gentry, A.** (1982). Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. En: G. Prance (Ed.). *Biological diversification in the tropics* (112-136). Columbia University Press.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.** (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Version 3.14. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9. http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harrison, S., Ross, S.J., Lawton, J.H.** (1992). Beta Diversity on Geographic Gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151-158. <https://www.jstor.org/stable/5518>
- Hassler, M.** (1994-2024). *World Ferns. Synonymic Checklist and Distribution of Ferns and Lycophytes of the World. Version 24.11*. www.worldplants.de/ferns/
- Hemp, A.** (2002). Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro: I. Altitudinal Distribution. *Plant Ecology*, 159, 211-239. <http://www.jstor.org/stable/20051225>
- Hernández, J. & Sánchez, H.** (1992). Biomas terrestres de Colombia. En: G. Halffter (Ed.). *La diversidad Biológica de Iberoamerica*. CYTED-B Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Instituto de Ecología, A.C.
- Holdridge, L.** (1987). *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt- IAvH** (2004). *Mapa de ecosistemas de los Andes colombianos del año 2000. Escala 1:1.000.000*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- International Plant Names Index-IPNI.** (2024). The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria and Libraries and Australian National Herbarium. <http://www.ipni.org>.
- Jiménez, A.** (2011). *Estado actual de conocimiento del uso de algunos de los helechos presentes en Colombia*. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Clark, D. B., Olivas, P.** (2006). Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94, 181-195. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01071.x>
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A., Ohlemüller, R.** (2011). A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 868-880. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00653>
- Kluge, J. & Kessler, M.** (2011). Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecology*, 212, 1109-1121. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9891-x>
- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J., Barthlott, W.** (2010). Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography*, 33, 408-419. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06434.x>
- Lellinger, D.B.** (1989). The ferns and fern - allies of Costa Rica, Panamá and the Chocó. Part. 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae. *Pteridology*, 2A, 1-364.
- León-P. A.** (2012). *Ceradenia (Polypodiaceae)*. Flora de Colombia N° 19. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- León-B., B.** (1993). *Taxonomic revision of the fern genus Campyloneurum (Polypodiaceae)*. Doctoral dissertation. Institut for Biologi Aarhus Universitet.
- Méndez, M. & Murillo-A., J.** (2014). *Helechos y licófitos de Santa María (Boyacá, Colombia)*. Serie de Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales N° 14. Universidad Nacional de Colombia.

- Mickel, J. & Smith, A.** (2004). The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of New York Botanical Garden*, 88, 1-1054.
- Minorta, V. & Rangel-Ch., O.** (2014). Amenazas sobre la flora, la vegetación y los ecosistemas de la Orinoquia Colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia* (807-847). Universidad Nacional de Colombia.
- Morán, R. & Riba, R.** (Eds.). (1995). Psilotaceae a Salviniaceae. En: G. Davidse, M. Sousa, S. Knapp (Eds.). *Flora Mesoamericana. Vol 1*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Moreno, C. E.** (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Murillo-A., J.** (2004). Diversidad y riqueza de pteridófitos en el Chocó biogeográfico. En: J.O. Rangel (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa pacífica* (513-558). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Conservación Internacional Colombia.
- Murillo-A. J., Polanía, C., León-P., A.** (2008). Los helechos y licófitos de la región del Guavio. *Biota Colombiana*, 9, 63-76. <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/210>
- Murillo-A., J. & Murillo-P., M.T.** (2017). Diversidad de los helechos y licófitos de Colombia. *Acta Botanica Malacitana*, 42, 23-32. <https://doi.org/10.24310/abm.v42i1.2654>
- Murillo-P., M.T.** (1988). Familia Hymenophyllaceae (Pteridófitos) del parque Nacional Isla de Gorgona. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 16, 53-61.
- Murillo-P., M.T. & Lozano, G.** (1989). Hacia la realización de una flórmula del Parque Nacional Natural Islas de Gorgona y Gorgonilla, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 17, 277-304.
- Murillo-P., M.T.** (1997). Los pteridófitos de la serranía de La Macarena. *Caldasia*, 19, 1-11. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/17378>
- Murillo-P., M.T. & Murillo-A., J.** (2001). *Guía de pteridofitos (helechos y plantas afines) de Bogotá y sus alrededores*. Impresol Ediciones Ltda.
- Murillo-P., M.T., Murillo-A., J., León-P., A.** (2016). Pteridofitos (Helechos y afines). En: R. Bernal, S.R. Gradstein, M. Celis (Eds.). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Nagalingum, N.S., Knerr, N., Laffan, S.W., González-Orozco, C.E., Thornhill, A.H., Miller, J.T., Mishler, B.D.** (2015). Continental scale patterns and predictors of fern richness and phylogenetic diversity. *Frontiers in Genetics*, 6, 132. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00132>
- Navarrete, H. & Øllgaard, B.** (2000). The fern genus *Dennstaedtia* (Dennstaedtiaceae) in Ecuador—new characters, new species and a new combination. *Nordic Journal of Botany*, 20, 319-346. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb00747.x>
- Nóbrega, G. A., Eisenlohr, P.V., Paciência, M.L.B., Prado, J., Aidar, M.P.M.** (2011). A composição florística e a diversidade de pteridófitas diferem entre a floresta de restinga e a floresta ombrófila densa das terras baixas do núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP. *Biota Neotropical*, 11, 153-164. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200015>
- Osorio, G.** (1984). *Catálogo de pteridófitos en el área Altamira San Adolfo y Acevedo*. San José de Isnos en el departamento del Huila. Trabajo de Grado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Page, C.N.** (2002). Ecological strategies in fern evolution, a neopteridological overview. Review. *Palaeobotany and Palynology*, 119, 1-33. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00127-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0)
- Plan de Ordenación y Manejo de Cuencas Hidrográficas-POMCA Aguas Claras.** (2005). *Plan de ordenación y manejo de la microcuenca Quebrada Aguas Claras San Luis de Cubarral, Meta*. Fundación Kamatsa, Empresa de servicios públicos del Meta, Gobernación del Meta.
- Pteridophyte Phylogeny Group-PPG I** (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Qian, H.** (2009). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327-332. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00450.x>
- Ramírez, P. & Mendoza, C.** (2002). Monocotiledóneas y Pteridófitos de La Planada, Colombia. *Biota Colombiana*, 3, 285-295. <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/118>
- Ramírez, P. & Macías, P.** (2007). *Catálogo de helechos y plantas afines del Departamento del Cauca*. Universidad del Cauca.

- Rapoport, E. H.** (1982). *Areography: geographical strategies of species. Vol. 1*. Fundación Bariloche, Pergamon Press.
- Rincón, A., Rangel-Ch, J.O., Aguirre, J.** (2014). Musgos, líquenes, helechos y afines de la Orinoquia Colombiana. En: J.O. Rangel-Ch. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia* (419-446). Universidad Nacional de Colombia.
- Rodríguez, W.** (2008). *Diversidad, distribución, uso y estado de conservación de los helechos y plantas vasculares sin semillas del departamento de Antioquia con énfasis nativos de la jurisdicción de CORANTIOQUIA*. Corantioquia.
- Rojas, A. F.** (2010). Novelities in the *Saccoloma inaequale* complex (Saccolomataceae) from the neotropics. *Métodos en Ecología y Sistemática*, 5, 1-15.
- Sanginés-Franco, C., Luna-Vega, I., Contreras-Medina, R., Espinosa, D., Tejero-Díez, J.D., Rivas, G.** (2015). Diversity, endemism and conservation of ferns (Polypodiales) in the Mexican Mountain Component. *Journal of Mountain Science*, 12, 891-904. <https://doi.org/10.1007/s11629-014-3070-9>
- Sanín, D., Álvarez, L., Castaño, N.** (2008). Monilófitos y licófitos e la cuenca del río Chinchiná, Caldas, Colombia, Clave para géneros y catálogo de las especies. *Revista Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 32, 331-352. [https://doi.org/10.18257/raccefyn.32\(124\).2008.2296](https://doi.org/10.18257/raccefyn.32(124).2008.2296)
- Sklenář, P. & Jørgensen, P.M.** (1999). Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26, 681–691. <https://www.jstor.org/stable/2656172>
- Sistema integral de información departamental-SIID.** (2011). *Caracterización del municipio de Cubarral. Departamento del Meta*. Secretaria de Planeación, Gobernación del Meta.
- Stevens, G. C.** (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133, 240-256. <https://www.jstor.org/stable/2462300>
- Steyermarck, J.A., Berry, P.E., Holst, B.K.** (Eds.) (1995). *Flora of the Venezuelan Guayana. Pteridophytes and spermatophytes (Acanthaceae to Araceae), Vol 2*. Missouri Botanical Garden Press.
- Thiers, B.** (2024, continuously updated). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [Accessed November 2024].
- Triana-Moreno, L.A. & Murillo-A., J.** (2005). *Helechos y plantas afines de Albán (Cundinamarca): El bosque subandino y su diversidad*. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos «Alexander von Humboldt».
- Tropicos.org.** (2024). *Missouri Botanical Garden*. <https://tropicos.org>
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G.** (1991). Pteridophyta of Peru Part IV. 17 Dryopteridaceae *Fieldiana Botany, new series*, 27, 1-10.
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G.** (1992). Pteridophyta of Peru Part III. 16 Thelypteridaceae. *Fieldiana Botany, new series*, 29, 1-80.
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G.** (1993). Pteridophyta of Peru Part V. 18 Aspleniaceae - 21. Polypodiaceae. *Fieldiana Botany, new series*, 27, 1-10.
- Tryon, R.M. & Tryon, F.A.** (1982). *Ferns and allied plants, with special reference to tropical America*. Springer-Verlag.
- Van der Hammen, T. & Rangel-Ch., J.O.** (1997). El estudio de la vegetación en Colombia. En: J.O. Rangel, Lowy, P.D., Aguilar, M. (Eds.) *Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de Vegetación en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente.

Original article

Spatio-temporal variability of organic matter content in a vertisol planted with sugarcane under different management systems

Variabilidad espacio-temporal del contenido de materia orgánica en un vertisol plantado con caña de azúcar bajo diferentes sistemas de manejo

✉ Juan Alejandro Villazón-Gómez^{1,*}, ✉ George Martín-Gutiérrez², ✉ Yakelín Cobo-Vidal²

¹ Departamento de Ciencias Agropecuarias, Facultad de Ciencias Naturales y Agropecuarias (FACCINA), Universidad de Holguín, Holguín, Cuba

² Departamento de Investigación e Innovación Tecnológica, Estación Provincial de Investigaciones de la Caña de Azúcar (EPICA), Mayarí, Holguín, Cuba

Abstract

In soils cultivated with sugarcane, organic carbon content is strongly influenced by crop residues and increases with the number of ratoons. Our objective in this study was to analyze the spatio-temporal variability of organic matter content in a pelic vertisol soil planted with sugarcane under different management systems in areas of the Provincial Station of Sugarcane Research in Holguín, Cuba. We used a split-plot experimental design with three treatments and four sub-treatments. Harvests were collected with a sugarcane harvester in plant cane and four ratoons. The sampling was done before planting the ratoons and after the harvest, managing harvest residues and applying fertilizers in each case. We determined the soil organic matter content, and the exploratory data analysis was performed using the Statistica 7 software. The experimental semivariograms were fitted using the appropriate theoretical models, and the semivariograms and kriging were performed using Surfer 8 software. Soil organic matter content decreased in the plant cane below the values before planting. It reached stability in successive ratoons, increasing its percentage after the fourth ratoon's harvest without reaching the initial levels. The improvement was more noticeable with crop residue conservation and the use of organic fertilization. Crop residue conservation in the field reinforced by organic fertilization proved to be appropriate for protecting soil from the deterioration of its chemical fertility.

Keywords: Conservation of agroecosystems; Management of crop residues; Fertilization.

Resumen

En suelos cultivados con caña de azúcar el contenido de carbono orgánico está fuertemente influenciado por los residuos de cosecha y aumenta con el número de retoños. El objetivo de nuestro estudio fue analizar la variabilidad espacio-temporal del contenido de materia orgánica en un vertisol pélico sembrado con caña de azúcar bajo diferentes sistemas de manejo en áreas de la Estación Provincial de Investigaciones de la Caña de Azúcar en Holguín, Cuba. Se empleó un diseño experimental de parcelas divididas, con tres tratamientos y cuatro subtratamientos. Las cosechas se recolectaron con cosechadora de caña en la planta de caña y en cuatro retoños. El muestreo se hizo antes de la siembra y después de la cosecha de cada retoño, manejando los residuos de la cosecha y aplicando fertilizantes en cada caso. Se determinó el contenido de materia orgánica del suelo y se hizo un análisis exploratorio de los datos con el *software* Statistica 7. Los semivariogramas experimentales se ajustaron mediante los modelos teóricos apropiados y los semivariogramas y el kriging se hicieron con el *software* Surfer 8. El contenido de materia orgánica del suelo disminuyó en las plantas de caña por debajo de los valores anteriores a la siembra y alcanzó cierta estabilidad

Citation: Villazón-Gómez JA, *et al.* Spatio-temporal variability of organic matter content in a vertisol planted with sugarcane under different management systems. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):336-345, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3169>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Corresponding autor:**

Juan Alejandro Villazón-Gómez;
villazon1975@gmail.com

Received: February 27, 2025

Accepted: April 30, 2025

Published on line: May 19, 2025



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

en los retoños sucesivos, aumentando su porcentaje después de la cosecha del cuarto retoño, aunque sin alcanzar los niveles iniciales. La mejora fue más notoria con la conservación de los residuos de cosecha y la aplicación de fertilización orgánica. La conservación de los residuos de cosecha en el campo, reforzada por la fertilización orgánica, resultó una vía apropiada para la protección del suelo ante el deterioro de su fertilidad química.

Palabras clave: conservación de agroecosistemas; manejo de residuos de cosecha; fertilización.

Introduction

Organic carbon is the most important component to sustain soil quality due to its role in supporting the chemical, physical, and biological properties of soils (**Dhaliwal et al.**, 2019). Conservation agriculture practices and various traditional production systems can significantly increase the organic carbon in soils, reinforcing their resistance to the impact of rainfall, improving the infiltration rate and the amount of available water, increasing the content of microbial biomass, decreasing erosion, and mitigating greenhouse gas emissions (**Cotler et al.**, 2016).

On soils planted with sugarcane, the organic carbon content is strongly influenced by harvesting, which increases as the number of ratoons increases. Soil organic carbon increases along the successive harvests, reducing the maximum bulk density and increasing the optimum soil water content. In the subsurface horizons, where conventional tillage systems form “plow floors” immediately below the tillage layers, the increase in organic carbon improves soil physical conditions (**Cavalcanti et al.**, 2019).

The assessment of soil fertility status is a significant aspect of sustainable agricultural production, as it is a determining factor in crop yield (**Basumatary et al.**, 2021). Soil organic matter, 60% of which consists of organic carbon, has a direct impact on nutrient transformations in the soil (**Dhaliwal et al.**, 2019).

Current farmer residue management practices, particularly pre-harvest burning, have significant negative environmental impacts. Sustainable management of sugarcane residues could help address various challenges in the sugarcane industry, including the high cost of irrigation (**Chipfupa & Tagwi**, 2024). As the issues related to sugarcane harvesting are complex, their thorough understanding is required for policymaking (**Chaya**, 2024).

Crop residues are generally burned in developing countries, with the subsequent environmental, economic, social, and health effects (**Kumar et al.**, 2020). In the case of sugarcane, its leaf biomass can be burned in the field, before or after harvest. However, if the crop is harvested without burning, crop residues represent an important source of waste that provides many short- and long-term ecosystem services, including the improvement of soil chemical, physical, and biological properties (**Carvalho et al.**, 2017). Their removal usually has negative effects on soil and plant development (**Lisboa et al.**, 2018), while their burning causes soil degradation, increases erosion risks and soil temperature, and deteriorates soil microfauna (**Lin & Begho**, 2022).

There are many ways to incorporate nutrients into the soil. Organic fertilization is a sustainable alternative because, although chemical fertilization is essential, it increases the risk of environmental contamination (**Araújo et al.**, 2020). Sugar agroindustry residues have been used as soil amendments in sugarcane agroecosystems due to their predominantly organic composition (**Quiroz & Pérez**, 2013).

Soil is a heterogeneous, diverse, and dynamic system, and, therefore, studying its changes in time and space is essential (**Kavianpoor et al.**, 2012). These changes are influenced by the interaction between formative factors and agroecosystem management (**Siqueira et al.**, 2018). Spatial variability affects soils the most, which explains the many studies exploring technologies to improve soil management, greater efficiency and profitability of agricultural production, and less aggressive practices for the environment (**Jaramillo**, 2012).

Spatial variability depends on the soil property under analysis. Besides, chemical properties are more variable than physical properties, and soil properties have less variability under natural conditions than when subjected to agricultural use (Obando *et al.*, 2006) given that different cropping systems cause changes in soils' physical, chemical, and biological properties that can alter their quality (Carvalho *et al.*, 2014). Properties most affected by soil management are those with the greatest variability (Obando *et al.*, 2006).

Advances in regionalized variables theory associated with soil studies have resulted in statistical tools that help to evaluate substantial aspects of the spatial variability of soil properties. When the value of a property depends on the distance and direction of its location with respect to a neighboring site, we are dealing with a spatially dependent variable. Here, we used a set of statistical tools known as geostatistics (Jaramillo, 2012). Such geostatistical analysis can be represented through soil parameter maps that facilitate their interpretation (Molin *et al.*, 2006). In this framework, our objective was to analyze the spatio-temporal variability of organic matter content in a pelic vertisol planted with sugarcane under different management systems.

Materials and methods

The experiment consisted on the planting of sugarcane (variety C8612) on a pelic vertisol (Hernández *et al.*, 2015; Hernández *et al.*, 2019) of soft limestone, carbonated, shallow to moderately deep, moderately humified, little eroded, carbonated, clayey, with an effective depth of 55 cm and a slope of 0.5-1%. The plot was located in inland areas of the Cristino Naranjo Experimental Block belonging to the Provincial Station of Sugarcane Research in Holguín, Cuba. The area has an average air temperature ranging from 22-26 °C, the annual accumulated precipitation is between 800 and 1400 mm, it has a tropical savanna climate of the Aw type (Pérez & Hidalgo, 2016), according to the Köppen-Geiger climate classification (Kottek *et al.*, 2006; Peel *et al.*, 2007).

We used a split-plot experimental design (OCC1 experiment) with three treatments, four subtreatments, and four replications for a total of 48 plots of 6.4 x 10.0 m, with four furrows each separated 1.60 m one from the other, with the centroid located at 20°45'14"N and 76° 22' 25"W. Table 1 shows the treatments and subtreatments.

Harvests were collected with a sugarcane harvester on tires on the plant cane and four ratoons. The six samplings were done before planting (beginning of the cycle) and after the harvest of each ratoon, managing harvest residues and applying fertilizers in each case. We chose a point located approximately in the center of each 64 m² plot, between the second and third furrow.

Soil samples were taken with a Dutch auger at a depth of 0-20 cm (in the A horizon), and the organic matter content was determined by the Walkley-Black method. For the classification, we used the categories applied by Cairo & Fundora (2005): very low (< 1.5%); low (1.5-2%); medium (2-4%); high (4-8%), and very high (> 8%).

Table 1. Conformation of treatments and subtreatments

Subtreatments	Treatments		
	A (Crop residues burning)	B (Crop residue removal)	C (Crop residue conservation)
I	Organic fertilization (30 t ha ⁻¹ of sugarcane sludge)		
II	Organic-mineral fertilization (18 t ha ⁻¹ of sugarcane sludge + 100 kg ha ⁻¹ of nitrogen)		
III	Mineral fertilization (100 kg ha ⁻¹ of nitrogen)		
IV	Unfertilized		

We performed an exploratory data analysis using the main position and statistical dispersion with the Statistica 7 software. Semivariograms were determined as a function of distance. Experimental semivariogram fitting was done according to the appropriate theoretical models. The experimental semivariogram $\gamma(h)$ was:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2Np(h)} \sum_{i=1}^{Np(h)} [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2, (1)$$

where $Np(h)$ is the number of pairs of observations compared at each distance, $Z(x_i)$ is the value of the variable at site x_i , and $Z(x_i + h)$ is the value of the variable at a site located at a distance h from site x_i . Semivariograms and kriging were performed using the Surfer 8 software.

Results and discussion

Table 2 shows the main position and statistical dispersion. In the experimental area, the highest soil organic matter content (highest mean) was found just before planting the sugarcane crop (1.99%). There was a general downward trend throughout the cycle, especially in the plant cane (1.74%), although gradually, in the 1st, 2nd, and 3rd ratoons, there was a slight increase and a certain degree of stabilization (1.84, 1.79, and 1.79%, respectively). In the 4th ratoon, the increase in soil organic matter continued (1.89%), although without reaching the initial values.

These results are lower than those observed by **Martín et al.** (2023), who found that the total organic carbon in sugarcane areas was 11.7 g kg^{-1} , equivalent to 2.02% of organic matter in the soil, when determining the organic carbon fractions of the soil in the first 20 cm of depth in a chromic vertisol under different land uses in Mayarí (Holguín). They are also lower than those found by **Cobo et al.** (2024), who found that soil organic matter ranged from 1.62 to 4.00%, with an average of 2.67% when evaluating the influence of limiting soil factors on the availability of microelements in vertisols planted with sugarcane in eastern Cuba.

When examining the long-term effects of land-use changes on soil structure and distribution of soil organic C and N content among different organic matter (SOM) fractions in east-central tropical Mexico, **Anaya and Huber-Sannwald** (2015) found that where sugarcane cultivation had a low impact on agroecosystems (due, among other factors, to keeping soil surfaces covered with plant residues), soil physical disturbances were fundamentally reduced, so that the effects of cultivation on soil organic carbon (SOC) and N stocks depended mainly on organic matter input and physicochemical mechanisms of SOM stabilization. After 50 years of traditional sugarcane cultivation, SOC stocks returned to sizes similar to those of nearby forests.

Table 2. Main position and dispersion statistics of soil organic matter in a vertisol planted with sugarcane under different management systems before planting and in each of the ratoons

	Mean	Median	Standar error	Minimun	Maximun	Variance	Standar deviation	C. V. ¹ (%)
Before planting	1.99	2.00	0.021	1.66	2.18	0.021	0.145	7.30
Plant cane	1.74	1.74	0.013	1.58	2.06	0.009	0.093	5.36
1st ratoon	1.84	1.85	0.013	1.65	2.06	0.009	0.093	5.07
2nd ratoon	1.79	1.80	0.013	1.56	1.94	0.008	0.088	4.90
3rd ratoon	1.79	1.84	0.023	1.47	2.13	0.024	0.156	8.72
4th ratoon	1.89	1.91	0.017	1.69	2.13	0.014	0.119	6.33

¹C. V.: Coefficient of variation

In all cases, they observed close mean and median values, which indicated no extreme observations caused the mean to shift. It is important to note that the greatest difference between the values was found in the 3rd ratoon. The highest standard error (0.023%) was also found in this same ratoon, followed closely by the standard errors determined before planting and in the 4th ratoon (0.021 and 0.017%, respectively). Lower values were found in the plant cane, and in the 1st and 2nd ratoons (0.013% for all three).

The lowest minimum value was observed in the 3rd ratoon, followed by the 2nd ratoon and the plant cane. As for organic matter values at the beginning (before planting) and at the end (4th ratoon) of the cycle, it was evident that, regardless of the behavior of the corresponding means in each ratoon, at the end of the cycle, the minimum was higher than at the beginning. The highest maximum value was found before planting (2.18%), followed by soil organic matter content in the 3rd and 4th ratoons (2.13% each). Lower percentages were observed in the soil, in the plant cane, and in the 1st ratoon (2.06% in both). In the 2nd ratoon, the percentage of organic matter was below 2%, i.e., low, according to the categories applied by **Cairo and Fundora (2007)** for clay soils.

Statistical dispersion (variance and standard deviation) showed that in the 3rd ratoon, there was a greater dispersion of soil organic matter percentages with respect to the mean. Also, the coefficient of variation showed that there was a greater dispersion of the data around the mean (8.72%) and that the probability of finding an organic matter value close to this was lower in the ratoon. However, all coefficients of variation, including that of the 3rd ratoon, were below 30%, which is considered the maximum acceptable limit for agronomic research (**Espino & Arcia, 2009**).

Figure 1 shows the semivariograms obtained by fitting the experimental models to the corresponding theoretical model. In almost all cases, the most adequate theoretical model was the spherical, except in the 1st and 3rd ratoons, where the exponential was used.

According to **Jaramillo (2012)**, these two models are those that best fit the soil properties with spatial dependence. In all cases, although less noticeable in the 2nd ratoon, there was an adequate spatial structure, which can be appreciated, according to **Acevedo *et al.* (2015)**, by the clear way in which the semivariance values increase.

Semivariance values, which were independent from sampling distance (nugget effect), were close to each other before planting in the plant cane and the 1st and 4th ratoons. More distant from these values was the nugget effect in the 2nd and 3rd ratoons; given that it had

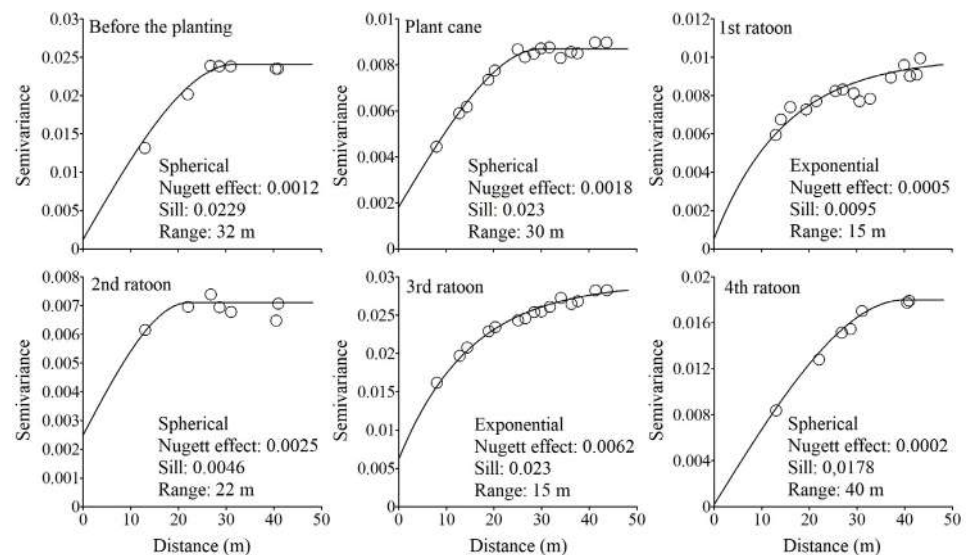


Figure 1. Semivariograms of organic matter in a vertisol planted with sugarcane under different management systems before planting and in each of the ratoons

the highest value, in the latter, organic matter suffered the dominant effects of short-range processes, while the variance became constant (sill) at values close to each other before sowing, in the 3rd and 4th ratoons.

Before planting and at the plant cane, the sill had similar amounts. The distance from which the variance stabilized (range) decreased up to the 3rd ratoon, thus decreasing the distance up to which there was spatial dependence between the organic matter samples taken. However, in the 4th ratoon, this parameter increased sharply, exceeding the previous values.

Figure 2 shows the spatio-temporal behavior of soil organic matter content in the OCC1 experiment. At the beginning of the planting cycle (before planting), the organic matter content in the whole area reached values between 1.66 and 2.18%, classified as low and medium.

After the harvesting of the plant cane, the management of the straw cover, and the application of the corresponding type of fertilization, a decrease in the percentage of organic matter was observed in the whole area of the experiment. The deterioration of soil organic matter was more noticeable in a wedge covering two thirds of the lower and middle parts of treatment A (crop residue burning), in the unfertilized subtreatment (IV) of treatment B (crop residue removal), and in the first two replicates of treatment C (crop residue conservation), with mineral fertilization (III) and with no fertilization.

In a field experiment of six years of successive annual sugarcane crops planted in a rodric eutrudox with 20.4 °C mean annual temperature and 1420 mm of rainfall, **Soltangheisi et al.** (2021) observed that by completely removing the crop residues of each year from the field, the initial soil organic matter content decreased from 3.97 to 3.45%.

In these areas, the strips in treatments B and C, where organic fertilization was applied (subtreatment I), the tendency was to maintain slightly higher percentages of soil organic matter. Regardless of the fact that only the soil organic matter content was classified as medium in the last repetition of crop residue burning with the application of organic fertilization, in the rest of the experiment, the percentage of organic matter was low.

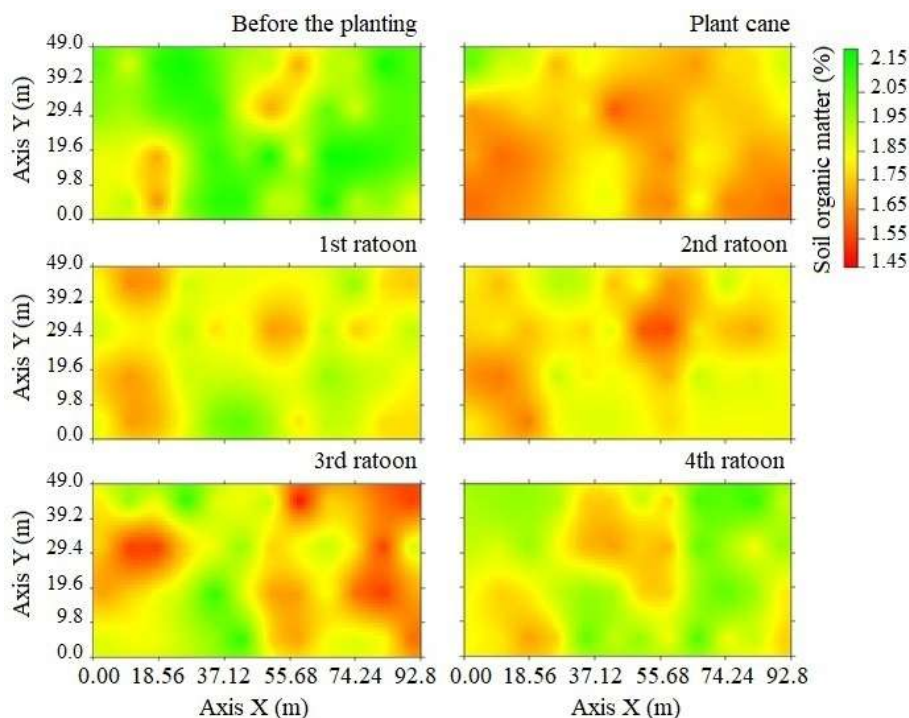


Figure 2. Soil organic matter kriging in a vertisol planted with sugarcane under different management systems before planting and in each of the ratoons

In the 1st ratoon, a recovery of soil organic matter values was seen, especially in the conservation strip of crop residues with organic fertilization. Although the highest values were those in the plots belonging to the first replicate of treatment B with organic and organic-mineral fertilization, only in the latter zone did the percentage of soil organic matter reached a medium level; in the rest of the experiment, despite the improvement, it continued to be low.

In the 2nd ratoon, there was a decrease in soil organic matter content in all three treatments, less noticeable where crop residue conservation was combined with organic fertilization. It was accentuated towards the center of treatment B with mineral fertilization and (especially) without fertilization, and in treatment A.

In the 3rd ratoon, an increase in soil organic matter content was registered at the boundary between treatments A and B, where the percentage of soil organic matter was classified as low to medium. However, in the fourth replicate of unfertilized treatment B, the lowest soil organic matter content of the experiment was 1.47%, i.e., very low. In treatment C, the soil organic matter content decreased in the strips with organic-mineral and mineral fertilization (1.54%, the lowest value in this treatment) and without fertilization. However, where organic fertilization was applied, the value of organic matter tended to maintain a certain degree of stability over time.

In the 4th ratoon, a general improvement of the soil organic matter content was observed in the whole area of the experiment, especially in a diagonal band from the 1st replicate of treatment B with organic fertilization (soil organic matter content, medium) to the upper left part of the experiment, where soil organic matter decreased but widened in area at the furthest end of treatment A.

The most outstanding recovery was seen in treatment C, where the percentage of soil organic matter was classified as medium in the entire strip with organic fertilization, and in some parts where organic-mineral and mineral fertilization was applied. In these subtreatments there were numerous sampling points with organic matter values classified as moderate. Less notable was the improvement found where no fertilization was applied (subtreatment IV).

When evaluating the impact of different sugarcane straw removal rates (total removal, 0 Mg ha⁻¹; high removal, 5 Mg ha⁻¹; low removal, 10 Mg ha⁻¹, and no removal, 15 Mg ha⁻¹ of dry straw maintained on the soil surface) on the quantity, quality, and stability of soil organic carbon (SOC) up to 0.3 m depth in a clayey rhodic eutrudox soil over six years, **Pimentel *et al.* (2024)** found that total and high removal decreased SOC stocks at depths of 0.0-0.1 m and 0.0-0.3 m, whereas, without removal, the SOC accumulation rate was 1.42 Mg ha⁻¹ year⁻¹ as compared to the baseline. Low removal increased particulate organic matter (46.2%) and mineral-associated organic matter (12.4%) in the surface layer compared to total removal.

In a long-term experiment with plant sugarcane planted in a chromic vertisol in southern Africa, **Graham *et al.* (2002)** observed that the green harvesting of sugarcane with conservation of crop residues in the field was an effective way to counteract the losses of organic matter that conventional sugarcane cultivation normally causes in the soil, especially when it is burned before harvest.

Medorio *et al.* (2020) pointed out that burning and removing crop residues, among other agricultural practices in sugarcane agroecosystems, decreased soil organic carbon concentrations. Similarly, **Graham and Haynes (2006)** stated that, during burning, the sugarcane root system concentrated below the stump and the soil in the space between rows received little organic matter. The lower content of total and labile organic matter reduces microbial activity and decreases the stability of soil aggregates, thus increasing soil compaction, runoff, and erosion in the areas.

On the other hand, **Graham and Haynes (2006)** concluded that with green sugarcane harvesting and harvest residues on the soil, roots proliferated and redistributed towards the space between rows in the first 10 cm of depth. This resulted in an increased organic

matter content, microbial activity, and structural stability, which reduced the effects of compaction and erosion and kept the soil protected with crop residues. Thus, green harvesting of sugarcane improved soil quality, particularly in the space between rows, and, in the long term, it may be the most sustainable management system for sugarcane.

Conclusions

The burning, removal, or conservation of crop residues, and the application of mineral or organic fertilizers, decreased the soil organic matter content in the plant cane below pre-planting levels. It reached certain stability levels in subsequent vines and increased its percentage after the fourth shoot harvest, although it did not return to its initial levels. This improvement, at the end of the cycle, was most noticeable in treatment C (conservation of crop residues), especially where organic fertilization was applied. The conservation of crop residues in the field, reinforced by organic fertilization, proved to be an appropriate means of protecting the soil from the deterioration of its chemical fertility.

Author contributions

JAVG contributed to the project idea and design, supervised its implementation, participated in the field and laboratory work, wrote the article, reviewed its content, and designed the graphics. GMG participated in the field and laboratory work and reviewed the article content. YCV participated in the field and laboratory work and reviewed the article content.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest that may affect the publication of this study.

References

- Acevedo, D. C., Hernández-Acosta, E., Maldonado-Torres, R., Álvarez-Sánchez, M. E. (2015). Variabilidad espacial del carbono en un suelo después de 10 años de retiro e incorporación de residuos de cosecha. *Terra Latinoamericana*, 33 (3), 199-208. <https://www.terralatinoamericana.org.mx/index.php/terra/article/view/59>.
- Anaya, C. A. & Huber-Sannwald, E. (2015). Long-term soil organic carbon and nitrogen dynamics after conversion of tropical forest to traditional sugarcane agriculture in East Mexico. *Soil & Tillage Research*, 147, 20-29. <https://doi.org/10.1016/j.still.2014.11.003>
- Araújo, L. M., Andrade, F. R., Silva, K. F., Lima, E. N., Lamsanova, L. R., Marostega, T. N., Gil, R. L., Silva, S. L., Ferreira, K. R. (2020). Application of doses of soil conditioning associated with mineral and organic fertilization in lettuce cultivation. *Research, Society and Development*, 9 (11), e74091110375. <https://doi.org/10.33448/rsd-v9i11.10375>
- Basumatary, A., Kandali, G. G., Bordoloi, A., Sarmah, T. (2021). Spatial variability of fertility status in soils of Dima Hasao district of Assam. *Annals of Plant and Soil Research*, 23 (3), 368-374. <https://doi.org/10.47815/apsr.2021.10086>
- Cairo-Cairo, P., Fundora-Herrera, O. (2005). *Edafología*. Editorial Félix Varela.
- Carvalho, J. L. N., Hudiburg, T. W., Franco, H. C. J., De Lucia, E. H. (2017). Contribution of above- and belowground bioenergy crop residues to soil carbon. *Global Change Biology Bioenergy*, 9, 1333-1343. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12411>
- Carvalho, L. A., Meurer, I., Silva Junior, C. A., Santos, C. F. B., Libardi, P. L. (2014). Spatial variability of soil potassium in sugarcane areas subjected to the application of vinasse. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86 (4), 1999-2011. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201420130319>
- Cavalcanti, R. Q., Rolim, M. M., Lima, R. P., Tavares, U. F., Pedrosa, E. M. R., Gomes, I. F. (2019). Soil physical and mechanical attributes in response to successive harvests under sugarcane cultivation in Northeastern Brazil. *Soil & Tillage Research*, 189, 140-147. <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.01.006>
- Chaya, W. (2024). Reframing the wicked problem of pre-harvest burning: A case study of Thailand's sugarcane. *Heliyon*, 10, e29327. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e29327>
- Chipfupa, U. & Tagwi, A. (2024). Greenhouse gas emission implications of small-scale sugarcane farmers' trash management practices: A case for bioenergy production in South Africa. *Energy Nexus*, 15, 100308. <https://doi.org/10.1016/j.nexus.2024.100308>

- Cobo-Vidal, Y., Angarica-Baró, E., Martín-Gutiérrez, G., Serrano-Gutiérrez, A., Villazón-Gómez, J. A., Rodríguez-Fajardo, A.** (2024). Factores edáficos que intervienen en la disponibilidad de microelementos en Vertisoles plantados con caña de azúcar. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias*, 33 (2), e01.
- Cotler, H., Martínez, M., Etchevers, J. D.** (2016). Carbono orgánico en suelos agrícolas de México: Investigación políticas públicas. *Terra Latinoamericana*, 34 (1), 125-138. <https://www.terralatinoamericana.org.mx/index.php/terra/article/view/81>.
- Dhaliwal, S. S., Naresh, R. K., Mandal, A., Singh, R., Dhaliwal, M. K.** (2019). Dynamics and transformations of micronutrients in agricultural soils as influenced by organic matter build-up: A Review. *Environmental and Sustainability Indicators*, 1-2, 100007. <https://doi.org/10.1016/j.indic.2019.100007>.
- Espino-Soto, A. & Arcia-Porrúa, J.** (2009). *Estadística aplicada para las ciencias y la docencia: Estadística aplicada a las ciencias biológicas y agrícolas*. Editora Publicinca.
- Graham, M. H. & Haynes, R. J.** (2006). Organic matter status and the size, activity and metabolic diversity of the soil microbial community in the row and inter-row of sugarcane under burning and trash retention. *Soil Biology & Biochemistry*, 38 (1), 21-31. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.04.011>
- Graham, M. H., Haynes, R. J., Meyer, J. H.** (2002). Soil organic matter content and quality: effects of fertilizer applications, burning and trash retention on a long-term sugarcane experiment in South Africa. *Soil Biology & Biochemistry*, 34 (1), 93-102. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00160-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00160-2).
- Hernández-Jiménez, A., Pérez-Jiménez, J. M., Bosch-Infante, D., Castro-Speck, N.** (2015). *Clasificación de los suelos de Cuba*. INCA Ediciones.
- Hernández-Jiménez, A., Pérez-Jiménez, J. M., Bosch-Infante, D., Castro-Speck, N.** (2019). La clasificación de suelos de Cuba: énfasis en la versión de 2015. *Cultivos Tropicales*, 40 (1), a15-e15. <https://ediciones.inca.edu.cu/index.php/ediciones/article/view/1504/2622>
- Jaramillo-Jaramillo, D. F.** (2012). Variabilidad espacial del suelo: Bases para su estudio. *Revista de la Facultad de Ciencias*, 1 (1), 73-87. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/rfc/article/view/49004/50077>
- Kavianpoor, H., Ouri, A. E., Jeloudar, Z. J., Kavian, A.** (2012). Spatial variability of some chemical and physical soil properties in Nesho mountainous rangelands. *American Journal of Environmental Engineering*, 2 (1), 34-44. <https://doi.org/10.5923/j.ajee.20120201.06>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F.** (2006). World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15 (3), 259-263.
- Kumar, I., Bandaru, V., Yampracha, S., Sun, L., Fungtammasan, B.** (2020). Limiting rice and sugarcane residue burning in Thailand: Current status, challenges and strategies. *Journal of Environmental Management*, 276, 111228. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111228>
- Lin, M. & Begho, T.** (2022). Crop residue burning in South Asia: A review of the scale, effect, and solutions with a focus on reducing reactive nitrogen losses. *Journal of Environmental Management*, 314, 115104. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115104>
- Lisboa, I. P., Cherubin, M. R., Lima, R. P., Cerri, C. C., Satiro, L. S., Wienhold, B. J., Schmer, M. R., Jin, V. R., Cerri, C. E. P.** (2018). Sugarcane straw removal effects on plant growth and stalk yield. *Industrial Crops & Products*, 111, 794-806. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2017.11.049>
- Martín-Gutiérrez, G., Pablos-Reyes, P., Cobo-Vidal, Y., Villazón-Gómez, J. A., Serrano-Gutiérrez, A.** (2023). Efecto de diferentes tipos de uso de la tierra en las fracciones del carbono orgánico del suelo. *Pastos y Forrajes*, 46, e23.
- Medorio-García, H. P., Alarcón, E., Flores-Esteves, N., Montaña, N. M., Perroni, Y.** (2020). Soil carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in sugarcane plantations converted from tropical dry forest. *Applied Soil Ecology*, 154, 103600. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103600>
- Molin, J. P., Magalhães, R. P., Faulin, G. D. C.** (2006). Análise espacial da ocorrência do índice de cone em área sob semeadura direta e sua relação com fatores do solo. *Engenharia Agrícola*, 26 (2), 442-452. <https://doi.org/10.1590/S0100-69162006000200012>
- Pimentel, M. L., Oliveira, A. B., Schiebelbein, B. E., Carvalho, M. L., Tenelli, S., Cherubin, M. R., Carvalho, J. L. N., Briedis, C., Panosso, A. R., Bordonal, R. O.** (2024). Quantity, quality and physical protection of soil carbon associated with sugarcane straw removal in southern Brazil. *Soil and Tillage Research*, 237, 105976. <https://doi.org/10.1016/j.still.2023.105976>
- Obando Moncayo, F. H., Villegas Hincapié, A. M., Betancur Pérez, J. H., Echeverri Tafur, L.** (2006). Variabilidad espacial de propiedades químicas y físicas en un Typic Udivitrands arenoso de la región andina central colombiana. *Revista Facultad Nacional de Agronomía – Medellín*, 59 (1), 3217-3235. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/refame/article/view/24298/24930>

- Peel, M.-C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A.** (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11, 1633-1644.
- Pérez-Rivas, G. & Hidalgo-Mayo, A.** (2016). Regionalización climática de la provincia de Holguín. *Revista Cubana de Meteorología*, 22 (1), 39-48.
- Quiroz-Guerrero, I. & Pérez-Vázquez, A.** (2013). Vinaza y compost de cachaza: efecto en la calidad del suelo cultivado con caña de azúcar. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas, Especial 5*, 1069-1075. <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i5.1313>.
- Siqueira, G. M., Silva, E. F. F., Vidal-Vázquez, E., Paz-González, A.** (2018). Multifractal and joint multifractal analysis of general soil properties and altitude along a transect. *Biosystems Engineering*, 168, 105-120. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2017.08.024>
- Soltangheisi, A., Haygarth, P. M., Pavinato, P. S., Cherubin, M. R., Teles, A. P. B., Bordonal, R. O., Carvalho, J. L. N., Withers, P. J. A., Martinelli, L. A.** (2021). Long term sugarcane straw removal affects soil phosphorus dynamics. *Soil & Tillage Research*, 208, 104898. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104898>

Artículo original

***Burmeistera galeanoae* (Campanulaceae, Asterales) una especie nueva de los Andes noroccidentales de Colombia**

***Burmeistera galeanoae* (Campanulaceae, Asterales), a new species from the northwestern Andes of Colombia**

Diego Alejandro Zapata-Correa^{1,*}, Javier Garzón-Venegas²

¹ Herbario Forestal (UDBC), Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia

² Jardín Botánico de Bogotá, Herbario (JBB), Bogotá, Colombia

Resumen

Se describe una especie nueva de *Burmeistera* (Campanulaceae) de los bosques húmedos andinos del norte de la cordillera occidental en los departamentos de Antioquia y Chocó (Colombia). Entre las especies conocidas del género, *Burmeistera galeanoae* se destaca morfológicamente por la presencia de hojas distales reducidas en las ramas floríferas, la distintiva presencia de pedicelos bracteolados, hipanto cupuliforme o subgloboso, corola fucsia, glabra, con lobos dorsales falcados, sinandro exerto hasta 30 mm de longitud, anteras ventrales barbadadas y bayas patentes infladas. Este nuevo taxón se incluye preliminarmente en la categoría “En Peligro”. Con esta nueva especie, en Colombia se registran cerca de 59 especies, en su mayoría endémicas (ca. 75 %).

Palabras clave: Antioquia; Biodiversidad; Endemismo; Sinandro; Taxonomía.

Abstract

Here, we describe a new species of *Burmeistera* (Campanulaceae) from the humid Andean forests of the Northwestern cordillera in Antioquia and Chocó (Colombia). Among the known species in the genus, *Burmeistera galeanoae* stands out morphologically for the presence of reduced distal leaves in the flowering branches, the distinctive presence of bracteolate pedicels, a cupuliform or subglobose hypanthium, a fuchsia-colored glabrous corolla, with falcate dorsal lobes, a synandrium exerted up to 30 mm in length, bearded ventral anthers, and inflated patent berries. This new taxon is preliminarily classified as Endangered (EN). With this new addition, about 59 species are now recorded in Colombia, most of which are endemic (ca. 75%).

Keywords: Antioquia; Biodiversity; Endemism; Synandrium; Taxonomy.

Introducción

Burmeistera Triana (Campanulaceae: Lobelioideae) es un género compuesto por cerca de 130 especies de hierbas, subarbustos, arbustos terrestres y hemiepífitos que crecen en selvas húmedas a pluviales desde Guatemala hasta Perú. Con base en la evidencia molecular, se le considera un grupo monofilético de rápida radiación evolutiva (Knox *et al.*, 2008; Lagomarsino *et al.*, 2016; Bagley *et al.*, 2020; Muchhala & Mashburn, 2021; Mashburn *et al.*, 2024). A nivel del género, la revisión más completa, que presentaba 77 especies, fue presentada por Wimmer (1943, 1953, 1968), pero recientemente, tan solo en Colombia se reconocieron 57 especies (González, 2023).

La mayor concentración de especies y endemismos del género se registra en bosques húmedos del norte de la cordillera de los Andes, en altitudes medias entre Colombia y Ecuador (Jeppesen, 1981; Garzón *et al.*, 2013; Muchhala & Pérez, 2015; Lagomarsino *et al.*, 2016). Según las contribuciones más recientes, en Ecuador se han registrado cerca de 50 especies (Mashburn *et al.*, 2024), en tanto que en Colombia habitan cerca de 59 especies, incluidas la recientemente descrita *Burmeistera luciae* Zapata-Corr., Garzón & D. Ruiz-Mol. (Zapata-Correa *et al.*, 2024) y la aquí propuesta.

Citación: Zapata-Correa DA, Garzón-Venegas J. *Burmeistera galeanoae* (Campanulaceae, Asterales) una especie nueva de los Andes noroccidentales de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):346-354, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3191>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Diego Alejandro Zapata-Correa;
dazapatac@unal.edu.co

Recibido: 28 de marzo de 2025

Aceptado: 29 de mayo de 2025

Publicado en línea: 9 de junio de 2025



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

La mayoría de las especies de *Burmeistera* recientemente descritas en Colombia provienen de material recolectado en expediciones realizadas en bosques húmedos andinos del norte de la cordillera occidental, en los departamentos de Antioquia y Chocó. Tal es el caso de *Burmeistera fistulosa* F. González & J. M. Vélez, *B. reclinata* F. González & J. M. Vélez (González & Vélez-Puerta, 2018), *B. minutiflora* Garzón & F. González (Garzón *et al.*, 2012), *B. nigropilosa* Luteyn ex Garzón & F. González (Garzón & González, 2012), *B. bullatifolia* Garzón & F. González, *B. luteynii* Garzón & J.M. Vélez (Garzón *et al.*, 2013) y *B. luciae* Zapata-Corr., Garzón & D. Ruiz-Mol. (Zapata-Correa *et al.*, 2024).

La herborización de material proveniente de regiones poco conocidas en términos florísticos ha permitido identificar nuevas poblaciones de especies escasamente documentadas y descubrir otras con distribución muy restringida. Entre ellas se encuentra *Burmeistera multipinnatisecta* Lozano & Galeano (Lozano & Galeano, 1986), probablemente microendémica por ser conocida exclusivamente en la localidad tipo en el municipio de El Carmen de Atrato (Chocó). La especie fue recolectada en una de las primeras expediciones botánicas realizadas en esta región por los mismos autores que la registraron. A escasos kilómetros de este sitio se encontró la recientemente descrita *B. luciae* (Zapata-Correa *et al.*, 2024), y la especie nueva que en esta ocasión proponemos a partir de registros provenientes de dos poblaciones localizadas al norte de la cordillera occidental en los departamentos de Antioquia y Chocó.

Se discuten en este escrito las características morfológicas que distinguen este nuevo taxón de otras especies y se presenta información complementaria de su hábitat, distribución, estado de conservación y especímenes adicionales examinados. Asimismo, se incluye una composición con imágenes de *Burmeistera fuchsioides*, una especie poco documentada a través de fotografías o ejemplares de herbario, y bajo la cual se han identificado especímenes de la especie nueva.

Materiales y métodos

Este trabajo se basó en la observación y recolección de material en campo y el estudio presencial de especímenes en los herbarios COL, FMB, HUA, JAUM, JBB, MEDEL, UDBC (acrónimos según Thiers, 2024). También se observaron imágenes en los siguientes herbarios y repositorios digitales: Field Museum (F), New York Botanical Garden (NY), Smithsonian National Museum of Natural History (US), JSTOR Global Plants (<http://plants.jstor.org>) y GBIF Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org>). Los especímenes examinados van acompañados del número de catálogo del herbario correspondiente. Las medidas incluidas en la descripción se hicieron a partir de material seco y la disección de tejidos preservados en alcohol (70 %). La terminología descriptiva sigue los conceptos utilizados por Garzón & González (2012, 2014), González & Garzón (2020) y González (2023) en los trabajos recientes sobre el género y aquellos incluidos en Harris & Harris (2001) y Ellis *et al.*, (2009).

Las medidas de comparación de *Burmeistera fuchsioides* Garzón & F. González que se presentan se tomaron de la descripción original incluida en Garzón & González (2012). En el caso de *B. mutisiana* (Kunth) E. Wimm. y *B. variabilis* (Gleason) E. Wimm., las medidas usadas en la comparación morfológica se tomaron de González (2023), verificando la identidad de los ejemplares incluidos bajo dichos conceptos.

Por último, el estado de conservación sugerido se estableció de acuerdo con las categorías y criterios de la UICN (2019), con el apoyo de la biblioteca “ConR” (Dauby *et al.*, 2017) del programa R versión 3.5.0 (R Core Team, 2018), tomando como base la información geográfica (criterio B) registrada en los ejemplares.

Resultados y discusión

Burmeistera galeanoae Zapata-Corr. & Garzón, **sp. nov.** (Figuras 1, 2).

TIPO: Colombia. **Chocó:** Municipio de El Carmen de Atrato, vereda El Yarumo, sector La Eme, nacimiento del río Atrato, 2.500–2.600 m, 5°59' N; 76°09' O, 15 de septiembre, 2015 (fl, fr), D. Zapata-C., I. Pineda & H. Correa 1283 (holotipo JAUM-072018! unicate).



Figura 1. Holotipo de *Burmeistera galeanoae* Zapata-Corr. & Garzón [*D. Zapata-C. et al.* 1283 (JAUM 072018)]. Imagen digitalizada por Diego A. Zapata-C

Diagnosis. *Burmeistera galeanoae* shares with *B. fuchsioides* the presence of entire leaf blades, pedicels with two short bracteoles (<3 mm) at the base, a subglobose hypanthium, calyx lobes reflexed or patent at anthesis, and corolla tube longer than 15 mm in length. However, the new species is distinguished by the presence of reduced distal leaves on the flowering branches (vs. proximal and distal leaves of approximately the same size in *B. fuchsioides*), a fuchsia corolla (vs. red or dark pink), glabrous pedicel, hypanthium, and corolla (vs. with pubescence), dorsal corolla lobes measuring (12-) 14-16,5 mm in length (vs. 8-11 mm long), glabrous filament tube (vs. pubescent), glabrous or sparsely puberulent anther tube (vs. pubescent), and a synandrium exerted up to 30 mm in length (vs. 8-14 mm long).

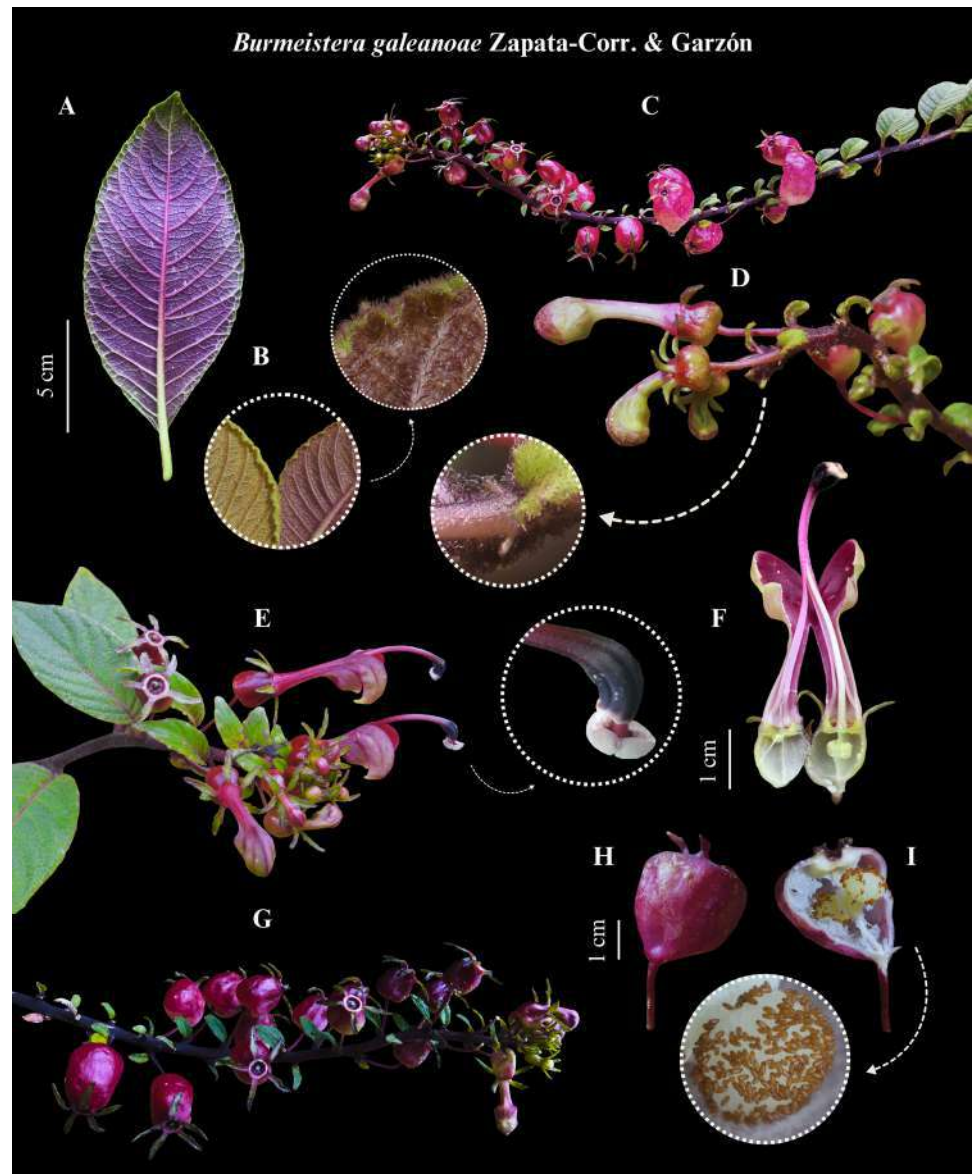


Figura 2. *Burmeistera galeanoae* Zapata-Corr. & Garzón. **A.** Lámina foliar, superficie abaxial. **B.** Margen foliar revoluto con detalle del indumento sobre la superficie abaxial. **C.** Rama fértil con hojas reducidas en la porción terminal. **D.** Flor en preantesis con detalle de bractéolas en el segmento basal del pedicelo. **E.** Flores en antesis. **F.** Flor, sección sagital. **G.** Rama fructífera. **H.** Baya madura. **I.** Baya en sección transversal con detalle de placentación y semillas. (A-I a partir de J. Garzón *et al.* 1646). Fotografías de Javier Garzón. Lámina diseñada por Luis. E. Rodríguez

Subarbustos erectos con ramas escandentes, vinosas en fresco, hasta 3 m de altura, y diámetro de 20 (-30) mm en la base; ramas terminales (1,5-) de 2-6 mm de diámetro, subleñosas, ocasionalmente ramificadas, teretes en la base, anguladas en la porción distal, fistulosas, carinadas longitudinalmente, cubiertas con indumento estrigoso, tri-comas 0,4-1 mm de longitud, uniseriados, multicelulares, hialinos u opacos (de la misma naturaleza en peciolo, superficie abaxial de láminas foliares y cara interna de los lobos calicinos), látex profuso, blanquecino, glutinoso. **Hojas** simples, alternas, espiraladas, reducidas en la porción florífera distal, patentes; Peciolo de (5-) 13-20 mm de longitud, 1-2,5 mm de diámetro, canaliculado, con indumento estrigoso, tricomas de 0,4-1,3 mm de longitud,

marrón en seco, verdes o teñidos de vinotinto en material fresco; **láminas** de (4-) 8-18,5 × (3-) 4,5-9,5 cm, elípticas u oblongo-elípticas, de base aguda o decurrente, ocasionalmente truncada o redondeada, ápice agudo, cortamente acuminado (acumen de 0,3-0,8 cm de longitud), margen crenado-dentado o subentero, revoluto, dientes irregularmente espaciados, evidentes en la porción distal y opacos en el ápice, láminas carnosas en fresco, cartáceas en seco; venación semicraspedódroma, con (4-) 7-12 venas laterales, ascendentes, irregularmente espaciadas, venas intersecundarias presentes, venas terciarias intercostales sinuosas percurrentes, venas cuaternarias irregularmente reticuladas, venas exteriores marginales broquidódromas; superficie adaxial plana, con tricomas dispersos, verde en fresco, ligeramente áspera por remanentes de tricomas caídos; superficie abaxial con la vena media prominente, venas secundarias y órdenes superiores ligeramente prominulas, evidentes, cubiertas con indumento estrigoso, tricomas de 0,4-1,3 mm de longitud, marrón claro en seco, vinotinto en fresco, área intercostal violeta en material fresco. **Flores** de 37-45 mm de longitud, solitarias, axilares, distribuidas en un segmento subterminal de las ramas hasta de 35 cm de longitud, hojas subtendientes reducidas, de 0,8-2,7 × 0,3-1,5 cm, elípticas, con base aguda, ápice obtuso, indumento de la misma naturaleza de las hojas basales; **pedicelos** de (15-) 20-35 mm de longitud, 0,7-1,2 mm de ancho, hasta 40 mm de longitud en fructificación, patentes, glabros, con tricomas dispersos en la porción basal, vino tinto o magenta en fresco, con dos bractéolas de 0,9-1,5 × 0,4 mm en la base, glabras o con tricomas dispersos, persistentes; **hipanto** de 7-9,5 × 6-10 mm, cupuliforme o subgloboso, glabro, liso, vinotinto con manchas verdes en fresco; **cáliz** con 5 lobos, de 4-10,5 × 0,6-1,3 mm, ligulados o lanceolados, reflexos o patentes en antesis, basalmente separados por senos entre 1,5-2,5 mm de ancho, margen crenado-glandular, con 3-5 dientes a cada lado, oscuros, ápice obtuso, internamente con tricomas cortos, dispersos, externamente glabros, verdes en fresco; **corola** de 25-35 mm de longitud, con 5 lobos formando ángulo recto con respecto al tubo de la corola, conspicuamente nervados, desiguales, glabros por ambas superficies, fucsia en material fresco, distalmente teñidos de blanco o verde, tubo de 18-25 mm de longitud, (1,8-) 2-4 mm de ancho, recto, cilíndrico, de 4-5,5 mm de ancho en la garganta; lobos dorsales de (12-) 14-16,5 × 3,2-6 mm, falcados, curvados hacia adelante, nervados, ápice agudo, con lobos laterales de 6,5-8 × 4,5-5,5 mm, ovados, lobo ventral de 5-6 × 4,5-5 mm, ovado, cimbiforme; **sinandro** de 43-53 mm de longitud, 0,9-1,2 mm de ancho, porción exerta de 25-30 mm desde la comisura de los lobos dorsales de la corola, porción basal libre de los filamentos de 4-5 mm, tubo de las anteras de 4,5-6 mm × 3-3,7 mm, cilíndrico, ligeramente curvado, oblicuo en el ápice, marrón oscuro en seco, glabro o escasamente puberulento en las suturas, anteras dorsales de 4,5-5,5 mm de longitud, anteras laterales de 4-5 mm de longitud, anteras ventrales de 2,5-3,5 mm de longitud, barbadas, con un mechón de tricomas simples, enmarañados, blanquecinos en el ápice; **estilo** de 0,6-0,8 mm de ancho, glabro, verde-blanquecino en la base en fresco, distalmente violeta en fresco, estigma ca. 5 × 4 mm, bilobado, externamente estrigoso por debajo del margen, verde-blanquecino en fresco. **Bayas** maduras de (26-) 31-38 × 25-30 mm, obcónicas a subglobosas, patentes, infladas, glabras, urceoladas cuando inmaduras, con 7-10 carinas longitudinales notorias en material seco, fucsia o rosados con tonos blanquecinos en fresco, bicarpelares, lobos del cáliz persistentes; **semillas** de 0,7-0,8 × 0,2-0,4 mm, numerosas, elipsoides, superficie foveolada, marrón claro en seco.

Epónimo. Dedicamos esta especie a la profesora Gloria Galeano Garcés (1958-2016), experta en palmas a nivel mundial y curadora en el Herbario Nacional de Colombia (COL). Fue una de las grandes exploradoras de las montañas del Chocó además de contribuir significativamente al conocimiento del género *Burmeistera* a través de la recolección de especímenes y la descripción de *B. multipinnatisecta*, una especie con la particularidad de presentar láminas foliares pinnatisectas, endémica de la localidad tipo de la especie *B. galeanoae* aquí descrita. En el curso de su expedición al municipio de El Carmen de Atrato (Chocó) en 1985 recolectó el primer ejemplar documentado de *B. galeanoae*, que en la presente contribución citamos como paratipo. Su legado y pasión por las plantas ha inspirado a varias generaciones de botánicas y botánicos en Colombia.

Distribución y hábitat. *Burmeistera galeanoae* crece al borde de carretera, en áreas abiertas con vegetación secundaria o al interior de bosques húmedos andinos poco perturbados de la cordillera occidental en los departamentos de Antioquia y Chocó, entre los 2.200 y 2.700 m de altitud. En áreas abiertas *B. galeanoae* crece como subarbusto con tallos erectos; en el sotobosque, las condiciones de penumbra promueven un crecimiento con ramas escandentes.

Fenología. La información disponible en etiquetas y las observaciones realizadas en cuatro visitas en campo registran eventos de floración y fructificación en los meses de enero, marzo, septiembre y noviembre.

Estado de conservación (UICN). *Burmeistera galeanoae* se incluyó en la categoría “En Peligro” EN B1ab(i,ii,iii)+2a, siguiendo las directrices de la UICN (2019). Los criterios en los que se basó esta asignación son los siguientes: un área de ocupación (AOO) de 12 km² (<500 km²), una extensión de presencia (EOO) de 15 km² (<5000 km²) y representación únicamente de dos poblaciones que corresponden, a su vez, a las dos localidades (≤ 5 localidades) conocidas hasta ahora (municipios de Andes, Antioquia, y El Carmen de Atrato, Chocó). En la localidad tipo, la especie presenta un patrón de crecimiento disperso a borde de carretera u ocasionalmente al interior del bosque. Las obras de mantenimiento sobre la vía a menudo afectan drásticamente a los individuos que crecen en esta periferia.

A pesar de que la localidad tipo está dentro del Distrito Regional de Manejo Integrado de la “cuenca Alta del río Atrato”, en el sitio se originan vías irregulares hacia la región de Guanguarales (El Carmen de Atrato, Chocó) promovidas por la explotación ilegal de oro, las cuales han afectado un área considerable de bosque nativo.

Notas taxonómicas. Considerando la clave de la revisión taxonómica de *Burmeistera* en Colombia (González, 2023), *B. galeanoae* se relaciona morfológicamente con un grupo de especies que presentan hojas enteras, pedicelos de hasta 80 mm de longitud con bractéolas cortas (< 4 mm de longitud), corola con tubo >17 mm de longitud y lobos dorsales > 10 mm de longitud. Dentro de este grupo de especies se destacan *B. fuchsioides*, *B. mutisiana* y *B. variabilis*.

Los únicos ejemplares de *B. galeanoae* (Galeano et al. 801; Sánchez et al. 4174) incluidos en la revisión en Colombia (González, 2023), se citaron bajo el concepto de *B. fuchsioides* (Figura 3) una especie que también está presente en la cordillera occidental y de la cual se diferencia según lo presentado en la diagnosis.

Morfológicamente, *B. galeanoae* comparte algunos rasgos con *B. mutisiana* de la cordillera oriental, no obstante, esta especie presenta hojas subtendientes subiguales y flores agrupadas en la porción terminal de las ramas (vs. hojas subtendientes reducidas y flores distribuidas en un segmento subterminal de las ramas hasta de 35 cm de longitud en *B. galeanoae*), pedicelos de 50-70 mm de longitud (vs. (15-) 20-35 mm de longitud), lobos dorsales de la corola de 7-8 mm de longitud (vs. (12-) 14-16,5 mm de longitud), sinandro de 30-35 mm de longitud (vs. 43-53 mm de longitud), con porción exerta desde la comisura de los lobos dorsales de la corola de 8 mm de longitud (vs. 25-30 mm de longitud).

En la clave de González (2023), *B. galeanoae* se confronta directamente con *B. variabilis*; sin embargo, esta especie se diferencia por sus hojas de margen ondulado o irregularmente dentado con dientes de dos tamaños (vs. margen crenado-dentado con dientes del mismo tamaño en *B. galeanoae*), pedicelos de 50-70 mm de longitud, pubérulos (vs. (15-) 20-35 mm de longitud, glabros), hipanto cilíndrico, pubérulo (vs. cupuliforme o subgloboso, glabro), corola verde a verde-amarillenta (vs. fucsia), sinandro de 29-38 mm de longitud (vs. 43-53 mm de longitud), con porción exerta desde la comisura de los lobos dorsales de la corola hasta 14 mm de longitud (vs. hasta 30 mm de longitud).

Especímenes adicionales examinados (paratipos). COLOMBIA. **Antioquia:** municipio de Andes, vereda La Siria, 2.200 m, 5°40' N; 75°53' O, 03 de marzo 1997 (fl), D. Sánchez et al. 4174 (MEDEL 36320!); municipio de Andes, camino de regreso de Taparcito a la Siria, 2.200–2720 m, 5°40' N; 75°53' O, 07 de marzo, 1997 (fl, fr), D. Sánchez et al. 4299 (MEDEL 015992!, MEDEL 015993!). **Chocó:** municipio de El Carmen

de Atrato, carretera a Urrao, ca. 15 km al NO de la cabecera municipal, 2.400–2.700 m, 07 de noviembre, 1985 (fl, fr), *G. Galeano et al.* 801 (COL 290104!, COL 290105!, COL 309744!, NY 01185757); municipio de El Carmen de Atrato, alto de M, km 14 de la vía que conduce a Urrao, 2.648 m, 6°00'14.48" N; 76°09'55.46" O, 06 de enero, 2015 (fl, fr), *D. Zapata-C.* 865 (JAUM 065993!); ibidem, 25 de septiembre, 2015 (fl, fr), *D. Zapata-C. et al.* 1422 (JAUM 071986!); municipio de El Carmen de Atrato, vereda El Yarumo, carretera al municipio de Urrao (Antioquia), sector la Eme, 2.634 m, 6°0'52.59" N; 76°10'8.59" O, 27 de enero 2024 (fl, fr), *J. Garzón et al.* 1646 (JAUM, JBB, UDBC); ibidem, *J. Garzón et al.* 1645 (JBB).

En la presente contribución se incluye una composición de imágenes que ilustran en detalle a *B. fuchsioides* (**Figura 3**) como un primer avance en el esclarecimiento de

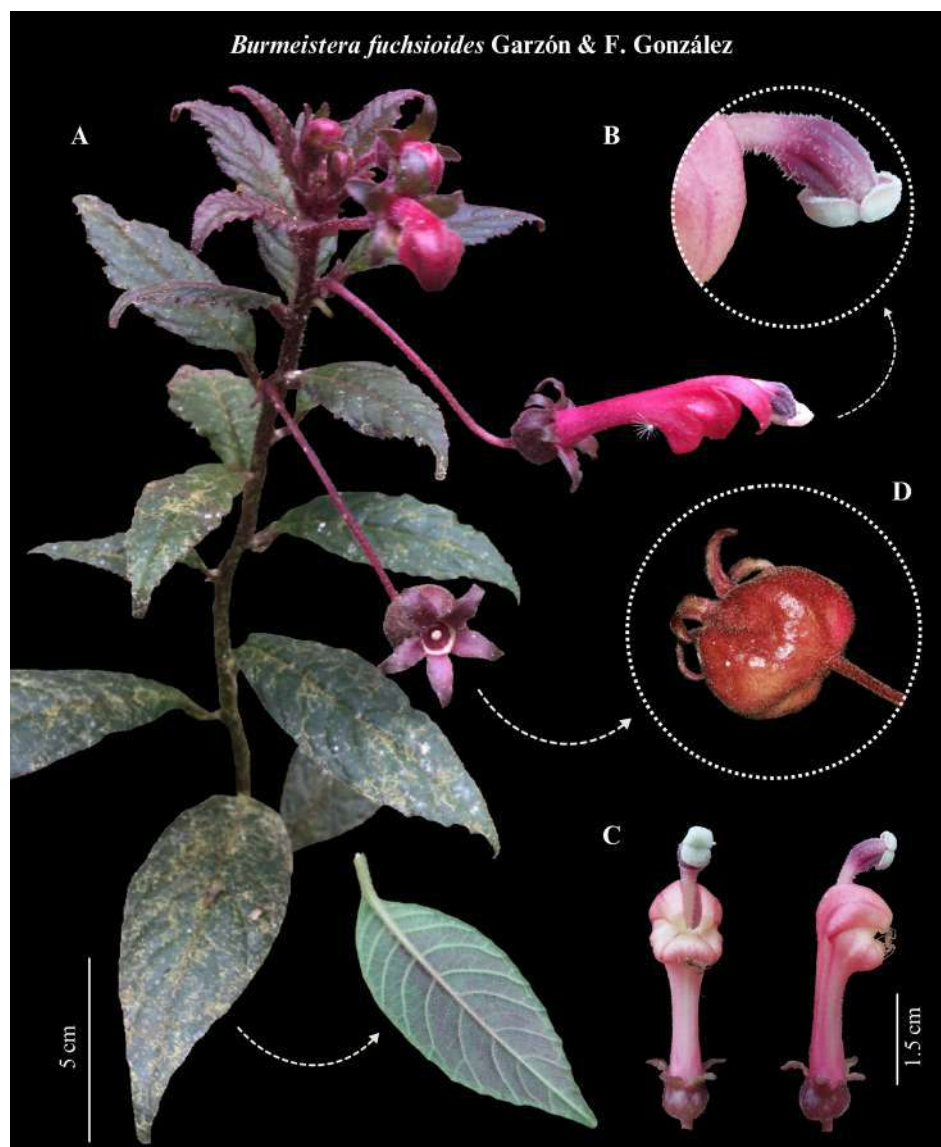


Figura 3. *Burmeistera fuchsioides* Garzón & F. González. **A.** Rama con botones, flores en antesis y baya madura. **B.** Tubo del filamento, tubo de la antera y estigma con detalle del indumento. **C.** Flor en antesis en vista ventral (izq.) y lateral (der.). **D.** Baya madura. (A basado en *D. Zapata-C.* 876); B-D sin voucher, municipio de Jardín, Antioquia-Colombia. Fotografías de Diego A. Zapata-C. (A.); Daniel Mesa Betancur (B. y C.); Leah Ruth Ramsay (D.). Lámina diseñada por Luis. E. Rodríguez.

varias entidades morfológicamente diferentes incluidas bajo este concepto en **González** (2023). La circunscripción aquí aceptada para esta especie incluye el material citado en la descripción original (**Garzón & González**, 2012), especímenes adicionales examinados en herbario y un par de recolecciones en la localidad tipo por parte del primer autor.

Otros especímenes examinados: *Burmeistera fuchsioides*: COLOMBIA. **Antioquia:** municipio de Jardín, alto de Ventanas, carretera que conduce a Riosucio (Caldas), 2.951 m, 5°32'09.43" N; 75°47'47.38" O, 8 de enero 2015 (fl, fr), *D. Zapata-C.* 876 (JAUM 066009!); municipio de Jardín, alto de Ventanas, carretera que conduce a Riosucio (Caldas), 2.779 m, 5°32'35.42" N; 75°48'08.15" O, 12 de enero 2020 (fl, fr), *D. Zapata-C. et al.* 2288 (JAUM 086706!, UDBC 044383!); municipio de Jardín, vereda Quebrada Bonita, camino hacia el municipio de Caramanta, 2.800–2900 m, 14 de agosto 2013 (fr), *L. Marulanda* 2220 (JAUM 082197!). **Caldas:** municipio de Riosucio, vereda Las Peñas, camino por el alto de Ventanas hacia Jardín-Antioquia, 2.800 m, 5°25' N; 75°42' O, 19 de enero 2023 (fl, fr), *S. Hoyos-G. & E. Ledezma* 5187 (JAUM 99425!).

Agradecimientos

A los curadores y directores de los herbarios COL, FMB, HUA, JAUM, JBB, MEDEL y UDBC por permitir el estudio de especímenes depositados en cada institución. A Carlos A. Paz y Lyndon Carvajal del Herbario Forestal (UDBC) por facilitar las instalaciones y el procesamiento del material recolectado en 2024. A Álvaro Idárraga y Norberto López del Herbario JAUM por autorizar la digitalización del holotipo. A Pablo C. Gallego por compartir imágenes de los especímenes depositados en el herbario MEDEL. A Luis E. Rodríguez (UDBC) por el diseño y edición de las Figuras 2 y 3 incluidas en el manuscrito. A Juan F. González por la revisión de los textos en inglés. Agradecemos a Leah Ruth Ramsay y Daniel Mesa Betancur por autorizar el uso de la imagen de la Figura 3 (D), y B y C, respectivamente. Agradecemos también a los evaluadores por la minuciosa revisión del manuscrito y los valiosos comentarios que permitieron enriquecer notablemente el texto.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución de los autores

DAZC y JGV planificaron el estudio, recolectaron material en campo, realizaron el estudio morfométrico de especímenes, y escribieron y realizaron los ajustes al manuscrito.

Referencias

- Bagley, J.C., Uribe, S., Carlsten, M.M., Muchhala, N.** (2020). Utility of targeted sequence capture for phylogenomics in rapid, recent angiosperm radiations: Neotropical *Burmeistera* bellflowers as a case study. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 152, 10676.
- Dauby, G., Stevart, T., Droissart, V., Cosiaux, A., Deblauwe, V., Simo-Droissart, M., Sosef, M.S.M., Lowry II, P.P., Schatz, G.E., Gereau, R.E., Couvreur, T.L.P.** (2017). ConR: An R package to assist large-scale multispecies preliminary conservation assessments using distribution data. *Ecology and Evolution*, 7, 11292-11303.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P., Wing, S.L.** (2009). *Manual of leaf architecture*. Cornell University Press and the New York Botanical Garden Press. <https://doi.org/10.1079/9781845935849.0000>
- Garzón Venegas, J., González, F., Vélez Puerta, J.M.** (2012). *Burmeistera minutiflora* (Campanulaceae-Lobelioideae), a new species from the high Andes of Antioquia (Colombia) with the smallest flowers on the genus. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 69, 243-246. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2320>
- Garzón-Venegas, J. & González, F.** (2012). Five new species and three new records of *Burmeistera* (Campanulaceae, Lobelioideae) from Colombia. *Caldasia*, 34 (2), 309-324. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39146/41011>.
- Garzón-Venegas, J., Vélez Puerta, J.M., González, F.** (2013). Three new species of *Burmeistera* (Campanulaceae-Lobelioideae) from Colombia. *Brittonia* 65 (2), 119-127. <https://doi.org/10.1007/s12228-013-9111-1>

- org/10.1007/s12228-012-9259-8
- Garzón-Venegas, J. & González, F.** (2014). *Burmeistera diazii* (Campanulaceae: Lobelioideae), a new species from the Andes of Antioquia and notes on the new record of *B. loejnantii* for Colombia. *Caldasia*, 36 (2), 253-260. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v36n2.47484>
- González, F. & Vélez-Puerta, J.M.** (2018). Two new species of *Burmeistera* (Campanulaceae: Lobelioideae) from Antioquia (Colombia). *Caldasia*, 40, 271-283. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v40n2.70457>
- González, F. & Garzón-Venegas, J.** (2020). *Burmeistera andakiana* and *B. boyacensis* (Campanulaceae, Lobelioideae), two new species from the Eastern Cordillera of Colombia. *Phytotaxa*, 474 (2), 154-162.
- González, F.** (2023). Taxonomic revision of *Burmeistera* (Campanulaceae-Lobelioideae) in Colombia. *Phytotaxa* 615 (1), 1-113. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.615.1.1>
- Harris, J.G. & Harris, M.W.** (2001). *Plant identification terminology: An illustrated glossary*. 2nd ed. Spring Lake Publishing.
- Jeppesen, S.** (1981) Lobeliaceae. en: Harling, G. & Sparre, B. (Eds.) Flora of Ecuador 14. Swedish Natural Science Research Council.
- Knox, E.B., Muasya, A.M., Muchhala, N.** (2008). The predominantly South American clade of Lobeliaceae. *Systematic Botany*, 33, 462-468.
- Lagomarsino, L.P., Condamine, F.L., Antonelli, A., Mulch, A., Davis, C.C.** (2016). The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytologist*, 210, 1430-1442. <https://doi.org/10.1111/nph.13920>
- Lozano, G. & Galeano, G.** (1986). Una nueva especie de *Burmeistera* (Campanulaceae) de Colombia. *Caldasia*, 15, 53-55.
- Mashburn, B., Trigueros, A., Ulloa Ulloa, C., Muchhala, N.** (2024). Morphometrics in the recurved corolla clade of *Burmeistera* (Campanulaceae) clarifies species limits and identifies a new species. *Systematic Botany*, 49 (1), 128-153. <https://doi.org/10.1600/036364424X17110456120730>
- Muchhala, N. & Pérez, A.J.** (2015). *Burmeistera zamorensis* (Campanulaceae, Lobelioideae), a new species from Southern Ecuador. *Novon*, 24, 36-38. <https://doi.org/10.3417/2014009>
- Muchhala, N. & Mashburn, B.** (2021). Three new species of *Burmeistera* (Campanulaceae) endemic to Ecuador. *Phytotaxa*, 490 (3), 253-262. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.490.3.3>
- R Core Team** (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. [https:// www.R-project.org/](https://www.R-project.org/)
- Thiers, B.M.** (2024). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.
- UICN** (2019). *Comité de estándares y peticiones de la UICN. Directrices de uso de las categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN*. Versión 14. <https://www.iucnredlist.org/es/resources/redlistguidelines>.
- Wimmer, F.E.** (1943). Campanulaceae-Lobelioideae I. Teil. pp.i-viii, 1-260 en Mansfeld, R. (Ed.), *Das Pflanzenreich IV.276b*. Verlag W. Engelmann.
- Wimmer, F.E.** (1953). Campanulaceae-Lobelioideae II. pp. i-viii, 261-814 en: Mansfeld, R. (Ed.) *Das Pflanzenreich IV (276b)*. Akademie-Verlag.
- Wimmer, F.E.** (1968). Campanulaceae-Lobelioideae Supplementum. pp. i-x, 815-1024 en Stubbe, H. (Ed.), *Das Pflanzenreich IV.276c*. Akademie-Verlag.
- Zapata-Correa, D.A., Garzón-Venegas, J., Caro Holguín, A. F, Ruiz Molina., D.** (2024). A New Species of *Burmeistera* (Campanulaceae, Lobelioideae) from the Pacific Slope of the Northwestern Andes of Colombia. *Phytotaxa*, 637 (3), 269-277. <https://phytotaxa.mapress.com/pt/article/view/phytotaxa.637.3.5>.

Original article

A new species and new records of Myrtaceae from Colombia

Una nueva especie y nuevos registros de Myrtaceae en Colombia

 Carlos Parra-O.

Herbario Nacional Colombiano (COL), Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia

Abstract

A new species of *Myrcia* from lowland tropical humid forests of Antioquia, Colombia, is described and illustrated. Taxonomic affinities of the new species are discussed, as well as some of its morphological characters, the habitat in which this species is growing, and the evaluation of its conservation status. Also, seven new records of native Myrtaceae are reported for Colombia.

Keywords: Colombian flora; *Eugenia*; *Myrcia* sect. *Myrcia*; Myrciinae; Neotropical plants.

Resumen

Se describe e ilustra una nueva especie de *Myrcia* de los bosques tropicales húmedos de tierras bajas de Antioquia, Colombia. Se discuten las afinidades taxonómicas de la nueva especie, algunos de sus caracteres morfológicos, los hábitats en donde crece y se presenta una evaluación de su estado de conservación. Además, se reportan siete nuevos registros de Myrtaceae nativas de Colombia.

Palabras clave: *Eugenia*; Flora de Colombia; *Myrcia* sect. *Myrcia*; Myrciinae; Plantas neotropicales.

Introduction

Myrcia DC. (Myrtaceae), with 744 species, is a diverse genus of trees, shrubs, and subshrubs that grows in the Caribbean and from the south of Florida (United States of America) to Argentina (Lucas *et al.*, 2018; Lucas *et al.*, 2019; Santos *et al.*, 2024). *Myrcia* is the most diverse genus of Myrtaceae in Colombia, with ca. 70 species that are mainly distributed in natural Colombian regions of the Amazonia, the Andes, and the Guayanian Shield (Parra-O. *et al.*, 2024). This genus is characterized by having simple trichomes (frequently dibrachiate), well-developed panicles (sometimes reduced), calyx closed or open with five (sometimes four) distinct calyx lobes, ovary usually 2-locular (sometimes 3–4-locular), 2–3 (–9) ovules per locule, fruits with 1–2 seeds, and embryo with cotyledons foliaceous and folded, encircled by a long hypocotyl (Lucas *et al.*, 2018, Lucas *et al.*, 2019).

My ongoing studies of Colombian Myrtaceae have led to the discovery of a new species of *Myrcia* in the JAUM herbarium and seven new species records for the country, four in *Myrcia* and three in *Eugenia*.

Materials and methods

The morphological terminology used here followed the Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology (1962), McVaugh (1958; 1968), Landrum and Kawasaki (1997), and Beentje (2010). Herbarium specimens of *Myrcia* were studied in COAH, COL, HUA, JAUM, and JBGH (herbarium acronyms follow Thiers, 2025). Vegetative and reproductive characters were dissected and studied under a stereomicroscope. The conservation analysis followed IUCN categories and criteria (IUCN, 2022).

Citation: Parra-O. C. A new species and new records of Myrtaceae from Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):355-361, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3192>

Editor: Elizabeth Castañeda

Corresponding autor:

Carlos Parra-O.; caparrao@unal.edu.co

Received: 28 de marzo de 2025

Accepted: 29 de mayo de 2025

Published on line: 12 de junio de 2025



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

Results and discussion

Myrcia segoviensis C. Parra-O., sp. nov. (**Figure 1**). **TYPE:** Colombia. **Antioquia:** Segovia, 'mina María Elena en vereda La Pó', 7°09'45.373"N, 74°38'26.343"W, 266 m, 12 Feb 2021 (fl, fr), *J. Franco, D. Sánchez Gómez & D. Marín 1105* (holotypus: JAUM # 0090616!).

Diagnosis. This species is most similar to *M. icnii* C. Parra-O., from which it differentiates by having leaf blade ovate-lanceolate (vs. elliptic or obovate in *M. icnii*), leaf base subauriculate (vs. cuneate), peduncles of the inflorescence 40×2.5 mm (vs. 60×3 – 3.7 mm), narrower calyx lobes (1.4–2 mm vs. 2.6–3.3 mm), smaller ovary (0.6 mm vs. 1.8 mm), and fruits globose (vs. elliptic).

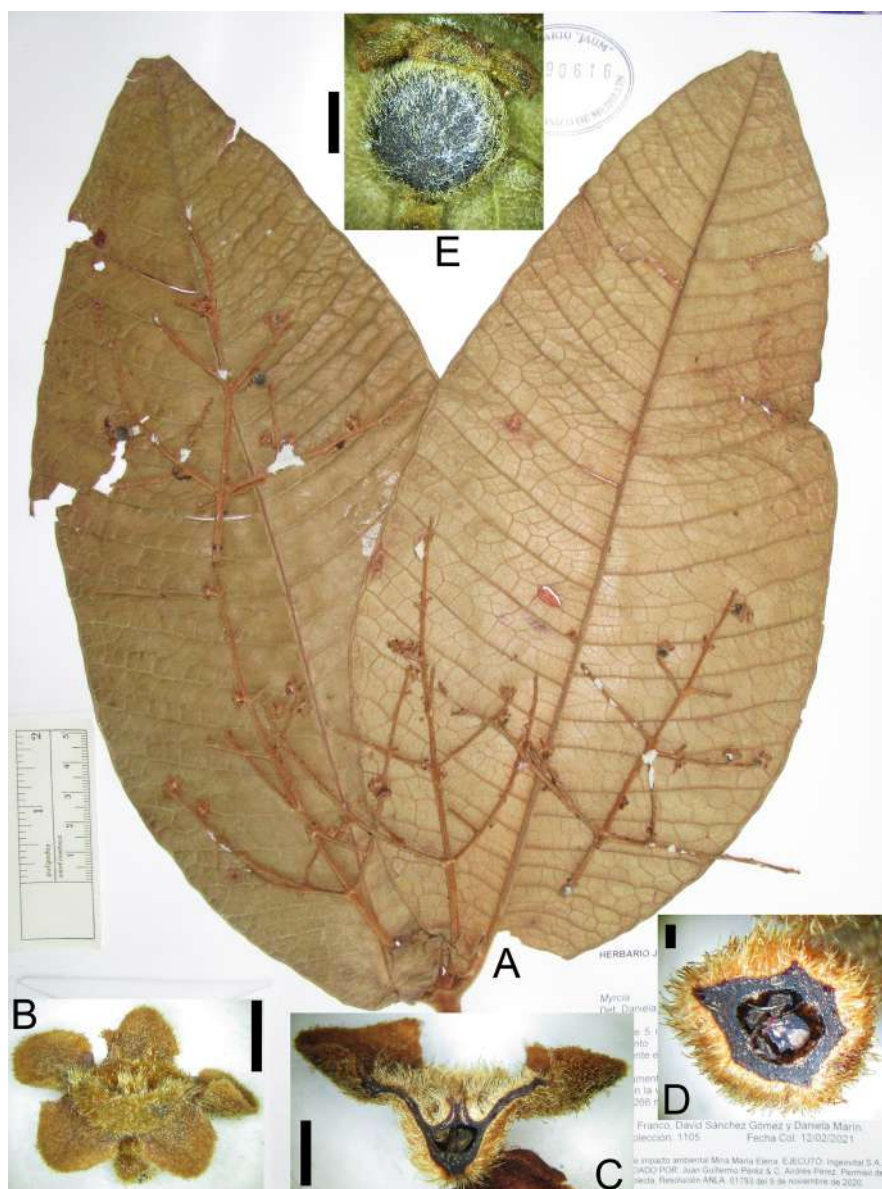


Figure 1. *Myrcia segoviensis* C. Parra-O. **A.** Flowering and immature fruiting branch. **B.** Flower disk with calyx lobes (stamens and petals removed). **C.** Longitudinal section of hypanthium and ovary. **D.** Transversal section of hypanthium and ovary. **E.** Immature fruit. **A-E** [from the holotype *J. Franco et al. 1105* (JAUM # 0090616)]. Scale for B = 2 mm, scale for C = 1 mm, scale for D = 0.2 mm, scale for E = 2 mm. Photos: C. Parra-O.

Description. Tree, 5 m tall; hairs when present 0.5–1.6 mm, simple, pale golden to pale golden brown, with a thickened base. **Branches** compressed, light vinaceous, moderately to densely pubescent; old branches not seen. **Leaves** petiolate, the petioles 6–7 mm long, brownish-orange, moderately to densely pubescent, adaxially surface not seen; blades ovate-lanceolate, 32–33 × 14–15 cm, coriaceous, slightly to moderately bullate, the upper surface glabrous, with scarcely raised glandular dots, the lower surface slightly pubescent, with glandular dots not perceptible; apex not seen; base subauriculate; margin entire; midvein slightly sulcate to clearly sulcate, slightly to moderately pubescent above, markedly convex, moderate to densely pubescent below; lateral veins 24–27 pairs, flat to slightly sulcate, glabrescent to slightly pubescent above, convex, moderately pubescent below; marginal veins 2, the innermost 1–3 mm from the margin, the outermost 0.1–0.4 mm from the margin. **Inflorescences** axillary, paniculate, 15–27 cm long, with an unknown number of flowers per panicle, the axes compressed, densely pubescent, brownish-orange when dry; peduncles 40 × 2.5 mm; bracts and bracteoles not seen; flower buds not seen, flowers sessile or on a subcompressed pedicel 0.2–0.7 (1.1) × 0.5–0.8 (1) mm, the pedicel densely pubescent; calyx lobes 5, depressed ovate, 1.4–2 × 1.4–2 mm, subcoriaceous, moderately pubescent outside and inside, the apex obtuse; petals broadly ovate, 2.3–2.4 × 1.4–2.1 mm, subcoriaceous, glabrous outside, moderately to densely pubescent inside, glabrous or scarcely pubescent at margin, the apex obtuse, the base truncate; hypanthium 1.4–1.6 mm in diameter, prolonged 0.5 mm above the ovary, densely pubescent outside and inside; disk semi-quadrangular, 2.7–3.5 mm, densely pubescent; style 4.2 mm long, moderately pubescent at base and half of its extension, glabrous at the top; stamens 70–90; filaments 1.5–2.8 mm, anthers subglobose to ellipsoid, 0.2–0.3 mm long, with 1 subapical gland; ovary 0.6 mm in diameter, 2–locular, 2 ovules per locule. **Immature fruits** globose, blackish when dry, 4–6 mm in diameter, with scarce to moderate puberulence denser at the apex, on a terete pedicel 0.5–0.6 × 1–1.4 mm, crowned by remnants of calyx lobes. **Immature seeds** 2, subglobose, 3.8–4 × 3.4–3.7 mm, seed coat smooth and somewhat lustrous, with sparse glands; mature seeds and embryo not seen.

Etymology. *Myrcia segoviensis* refers to the type locality in the municipality of Segovia, Department of Antioquia, Colombia.

Geographical distribution and habitat. *Myrcia segoviensis* grows in lowland tropical humid forests in Segovia municipality, Antioquia, at 266 m; this new species seems to be endemic to Colombia.

Phenology. *Myrcia segoviensis* has been collected with flowers and immature fruits in February.

Conservation. This species is only known from the type; therefore, its conservation status is preliminarily assessed here as “Data Deficient” (DD), following IUCN Red List criteria (IUCN, 2022).

Comments. *Myrcia segoviensis* is apparently related to *M. icnii*, but the characters given in the diagnosis can differentiate the two species. Although mature fruits and seeds of the species are not known, its paniculate inflorescence, five calyx lobes, and bilocular ovary place it in *Myrcia*. *Myrcia segoviensis* has a pilose floral disc, a thickened staminal ring, and the hypanthium shortly extended above the summit of the ovary, characters which according to Lucas *et al.* (2018) are typical of species belonging to *Myrcia* sect. *Myrcia*.

New records

Eugenia bullatifolia M. L. Kawas. & A. J. Pérez, Harvard Pap. Bot. 20: 84. 2015.

This species was only known from the lowland rainforest of the Yasuní National Park in Ecuador (Kawasaki & Pérez, 2015; Kawasaki *et al.*, 2019). The specimen studied here represents a new record of this species for Colombia, where it grows in flooded lowland Amazonian forests. *Eugenia bullatifolia* fruits were not known when this species was described (Kawasaki & Pérez, 2015). Here, I provide a description of mature fruits and seeds from the specimen examined:

Fruits globose, subglobose or suboblate, 2.5–4 cm in diameter, moderately pubescent, turning yellow when mature (*in schedá*), pedicellate, the pedicel subcompressed, 10–15 × 1–1.3 mm, slight to moderately pubescent; seed 1, ellipsoid, 1–2 × 0.8–1.3 cm; seed coat coriaceous; embryo eugenoid with fused cotyledons and partially visible hypocotyl.

Specimens examined: COLOMBIA. **Amazonas:** ‘corregimiento de El Encanto, bosque inundable a orillas del río Caraparaná’, 01°43’58.0”S, 73°14’04.0”W, 119 m, 14 Apr 2022 (fr), *A. Barona et al.* 6265 (COAH!).

Eugenia longisepala M. L. Kawas. & B. Holst, J. Bot. Res. Inst. Texas 3 (2): 614. 2009.

Described in the Amazonian provinces of Orellana and Sucumbíos in Ecuador (**Kawasaki & Holst**, 2009a). One of the northernmost known localities for *E. longisepala* in Ecuador is in Orellana (*Korning & Thomsen* 58651 (AAU, QCA)), very near the border between Ecuador and Colombia. Until now, in Colombia, this species has been found only in the Amazonian seasonally flooded forests of the Amazonas department, near the Caquetá River. *Duque et al.* 4838 has shorter petioles (5–6 mm) than the typical petiole length of *E. longisepala* (20–25 mm), but otherwise the specimen matches the morphological descriptions of this species (**Kawasaki & Holst**, 2009a; **Kawasaki et al.**, 2019).

Specimens examined: COLOMBIA. **Amazonas:** Araracuara, 01°06’47”S, 71°35’40”W, 200–300 m, 6 Mar 2001 (fr), *A. Duque et al.* 4838 (COAH!).

Eugenia octopleura Krug & Urb., Bot. Jahrb. Syst. 19 (5): 653. 1895.

Native to Mexico, Mesoamerica, the Antilles, and Venezuela (**Holst**, 2008; **Barrie**, 2009; **Gala et al.**, 2023), this species grows in tropical and dry forests of La Guajira and Tolima departments, and in tropical humid forests of Antioquia and Chocó departments in Colombia.

Specimens examined: COLOMBIA. **Antioquia:** ‘in valley of río Anorí between Dos Bocas and Anorí, 26 km S & 23 km W (air) of Zaragoza’, 400–700 m, 10 Aug 1976 (fr), *J. Shepherd* 529 (COL!, HUA!). **Chocó:** Bahía Solano, ‘corregimiento El Valle, Parque Nacional Natural Utría’, 20–180 m, 13 Nov 2023 (fr), *J. Jiménez et al.* 4483 (JAUM!). **La Guajira:** ‘vía Mingueo – San Antonio’, 300 m, 17 Nov 1985 (fr), *H. Cuadros* 2432 (COL!, JBGPI!, MO-n.v.). **Tolima:** ‘El Líbano’, 1580 m, 17 Jul 1947 (fr), *H. García-Barriga* 12212 (COL!).

Myrcia carinata (M. L. Kawas. & B. Holst) A.R. Lourenço & E. Lucas, Phytotaxa 373 (1): 74. 2018. Basionym: *Calypttranthes carinata* M. L. Kawas. & B. Holst, Harvard Pap. Bot. 14 (1): 3. 2009.

Previously known only from Perú (**Kawasaki & Holst**, 2009b; **Burton et al.**, 2022), these specimens are a new record of this species for Colombia; it grows in the Araracuara region, in seasonally flooded forests near the Caquetá River and in ‘terra firme’ forests near the Putumayo River.

Specimens examined: COLOMBIA. **Amazonas:** Araracuara, ‘plano inundable’, 1°02’39”S, 71°34’11”W, 200–300 m, 12 Mar 2001 (fr), *A. Duque et al.* 4846 (COAH!); ‘río Caquetá, tra. 23, 10 m al lado norte (mar. izquierda), frente a la isla de las Palmas’, 26 May 1986 (fr), *P. Palacios et al.* 1340 (COAH!); ‘aproximadamente 50 m en dirección 110° de la margen izquierda (bajando) del río Caquetá, 8 km arriba de la Isla de Guandal’, 1°01’30”N, 71°33’41”W, 03 Oct 1997 (buds), *M. Sánchez et al.* 6319 (COAH!); ‘aproximadamente 50 m en dirección 110° de la margen izquierda (bajando) del río Caquetá, frente al Quebradón del Sábalo’, 1°02’39”N, 71°34’11”W, 22 May 1998 (buds), *M. Sánchez et al.* 7103 (COAH!). **Putumayo:** ‘Puerto Leguizamo, vía Puerto Leguizamo – La Tagua, Km 19’, 0°09’20”S, 74°46’40”W, 19 Jan 2000 (fr), *S. Suárez et al.* 1336 (COAH!, COL!).

Myrcia glomerata (Cambess.) G.P. Burton & E. Lucas, Phytotaxa 460 (1): 26. 2020. Basionym: *Calypttranthes glomerata* Cambess., Fl. Bras. Merid. (quarto ed.) 2 (20): 372. [1829] 1833.

This species grows in Ecuador, Brazil, Bolivia, Argentina, Paraguay, and Uruguay (**Kawasaki et al.**, 2019; **Lourenço et al.**, 2020). Specimens reported here are the first

records for Colombia. It is found in montane forests of the Central Cordillera in the Risaralda department, between 1900-1950 m.

Specimens examined: COLOMBIA. **Risaralda:** Pereira, ‘corregimiento La Florida, Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya’, 4°44’17”N, 75°34’01”W, 1900 m, 22-28 Feb 2004 (fr), *F. Alzate et al.* 2230 (HUA!); Pereira, ‘Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya’, 1950 m, Jan 2001 (fr), *W. Vargas* 8876 (COL!); Pereira, ‘Otún Quimbaya, La Suiza’, 23-28 Jan 2000 (fr), *W. Vargas* 6986 (COL!, HUA!).

Myrcia minutiflora Sagot, Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6, 20: 185. 1885.

It is native to Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana, Perú, and Brazil (McVaugh, 1969; Lucas *et al.*, 2016; Holst, 2002, 2003). Specimens mentioned here are the first records of this species for Colombia. They grow in lowland and ‘terra firme’ forests of the Amazonas department, at 200 m.

Specimens examined: COLOMBIA. **Amazonas:** Leticia, ‘comunidad de Palmeras, margen izquierda del río Amazonas’, 3°48’51”S, 70°15’44”W, 200 m, 8 Oct 2018 (fr), *D. Cárdenas et al.* 29686 (COAH!); *ibidem*, 9 Aug 2018 (fr), *N. Castaño et al.* 11826 (COAH!).

Myrcia poeppigiana O. Berg., Fl. Bras. 14 (1): 157. 1857.

This species grows in the Amazonian region of Perú and Brazil (McVaugh, 1958; Holst, 1993). Specimens mentioned here are the first record for Colombia. *Myrcia poeppigiana* grows in ‘terra firme’ forests of the Guaviare and Vaupés departments, between 230-345 m. In his description of *Myrcia poeppigiana*, McVaugh (1958) mentioned that the bracts and bracteoles of this species were “...unknown, probably deciduous as the inflorescence expands...” (p. 657); nevertheless, he also mentioned that the morphological characters of *M. poeppigiana* “...seems to suggest its close relationships to *M. bracteata* and *M. huallagae*, from both of which it is readily distinguished by the slender bractless inflorescence...” (p. 658). Cárdenas *et al.* 47786 has inflorescences at the start of its expansion, and its bracts and bracteoles are evident; both organs are covered with the same type of flexuous hairs described by McVaugh (1958) that cover other organs of the plant. Bracts observed here are developed on nodes of secondary branching of inflorescences. I provide here the description of bracts and bracteoles from the specimen examined, as follows: bracts linear, 3–6 × 0.2 mm, hirsute abaxially, glabrous adaxially, truncate in the base, deciduous; bracteoles 2, axillary at base of hypanthium, linear or filiform, 1.5–3 × 0.1 mm, hirsute abaxially, glabrous adaxially, truncate in the base, deciduous after anthesis.

Specimens examined: COLOMBIA. **Guaviare:** Calamar, ‘río Itilla, margen izquierda’, 2°00’55”N, 73°02’51”W, 10 Nov 2016 (buds), *D. Cárdenas et al.* 47786 (COAH!). **Vaupés:** ‘área no municipalizada de Papunahua, comunidad de Pacú, alto río Cuduyari, camino que conduce al río Querari’, 1°33’01.2”S, 70°59’23.1”W, 232 m, 2 Apr 2023 (fr), *A. Barona et al.* 6999 (COAH!).

Acknowledgments

I am grateful to the directors and curators of COAH, HUA, JAUM, and JBGP for providing me access to their collections. Two anonymous reviewers made helpful comments on the manuscript. I also want to thank the Herbario Nacional Colombiano (COL) – Instituto de Ciencias Naturales, at the Universidad Nacional de Colombia, for their support.

Conflict of interest

The author declares that he has no conflicts of interest.

References

- Barrie, F. (2009). *Eugenia* L. In G. Davidse, M. Sousa, S. Knapp, F. Chiang & F. Barrie. *Flora Mesoamericana. Volume 4, part 1, Cucurbitaceae a Polemoniaceae* (81-129). Universidad Nacional Autónoma de México – Missouri Botanical Garden – The Natural History Museum (London).

- Beentje, H.** (2010). *The Kew Plant Glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Royal Botanic Gardens.
- Burton, G. P., Canteiro, C., Fernandes, T., Grice, H., Lourenço, A. R., Parra-O., C., Santos, M. F., Lucas, E.** (2022). A monographic conspectus of *Myrcia* sect. *Calyptranthes* (Myrtaceae) from South and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 107, 87–136. <https://doi.org/10.3417/2022726>
- Gala, V., Valdemarin, K., Lucas, E., Negrão, R., Mazine, F.** (2023). *Eugenia* (Myrtaceae) from Mexico: checklist, distribution, and conservation assessments. *Phytotaxa*, 583 (2), 99–140. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.583.2.1>
- Holst, B.** (1993). Myrtaceae. In L. Brako, J. Zarucchi. *Catalogue of the flowering plants and Gymnosperms of Peru* (736–750). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 45.
- Holst, B.** (2002). New species and notes on Myrtaceae from Northern South America. *Selbyana*, 23 (2), 137–180.
- Holst, B.** (2003). *Myrcia*. In J. Steyermark, P. Berry, K. Yatskievych. *Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 7. Myrtaceae-Plumbaginaceae* (54–78). Missouri Botanical Garden.
- Holst, B.** (2008). Myrtaceae. In O. Hokche, P. Berry, O. Huber. *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela* (520–527). Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser.
- IUCN Standards and Petitions Committee.** (2022). *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 15.1.* <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.
- Kawasaki, M. L. & Holst, B.** (2009a). New species of *Eugenia* (Myrtaceae). from Ecuador. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 3 (2), 609–618. <https://www.jstor.org/stable/41971847>
- Kawasaki, M. L. & Holst, B.** (2009b). New species of *Calyptranthes* (Myrtaceae) from Ecuador and Peru. *Harvard Papers in Botany*, 14 (1), 3–8. <https://doi.org/10.3100/025.014.0102>
- Kawasaki, M. L., Holst, B., Pérez, A.** (2019). Myrtaceae, No. 95. In C. Persson, R. Eriksson, K. Romolero, B. Ståhl (Eds.). *Flora of Ecuador* (1–187). Department of Biological and Environmental Sciences, University of Gothenburg.
- Kawasaki, M. L. & Pérez, A.** (2015). Two new species of Myrtaceae from Ecuador. *Harvard Papers in Botany*, 20 (1), 81–84. <https://doi.org/10.3100/hpib.v20iss1.2015.n7>
- Landrum, L. R. & Kawasaki, M. L.** (1997). The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia*, 49 (4), 508–536. <https://doi.org/10.2307/2807742>
- Lourenço, A., Burton, G., Alves, M., Lucas, E.** (2020). *Myrcia* sect. *Calyptranthes* (Myrtaceae) from the Atlantic Forest, Brazil. *Phytotaxa*, 460 (1), 12–58. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.460.1.2>
- Lucas, E., Wilson, C., Lima, D., Sobral, M., Matsumoto, K.** (2016). A conspectus of *Myrcia* sect. *Aulomyrcia* (Myrtaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 101, 648–698. <https://doi.org/10.3417/2014015>
- Lucas, E. J., Amorim, B. S., Lima, D. F., Lima-Lourenço, A. R., Nic Lughadha, E. M., Proença, C. E. B., Rosa, P. O., Rosário, A. S., Santos, L. L., Santos, M. F., Souza, M. C., Staggemeier, V. G., Vasconcelos, T. N. C., Sobral, M.** (2018). A new infra-generic classification of the species-rich Neotropical genus *Myrcia* s.l. *Kew Bulletin*, 73, 9–21. <https://doi.org/10.1007/s1225-017-9730-5>
- Lucas, E. J., Holst, B., Sobral, M., Mazine, F. F., Nic Lughadha, E. M., Proença, C. E. B., Ribeiro da Costa, I., Vasconcelos, T. N. C.** (2019). A New Subtribal Classification of Tribe Myrteae (Myrtaceae). *Systematic Botany*, 44 (3), 560–569. <https://doi.org/10.1600/036364419X15620113920608>
- McVaugh, R.** (1958). Flora of Peru—Myrtaceae. *Field Museum of Natural History, Botanical Series*, 13 part 4 (2), 569–818.
- McVaugh, R.** (1968). The genera of American Myrtaceae - An interim report. *Taxon*, 17, 354–418. <https://doi.org/10.2307/1217393>
- McVaugh, R.** (1969). Myrtaceae. In B. Maguire, J. Wurdack. *The Botany of the Guayana Highlands*, part. VIII. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 18, 55–286.
- Parra-O., C., Daguer, G. P., Moreno, F.** (2024). *Myrcia coquiensis* (Myrtaceae), una nueva especie de los bosques húmedos tropicales del Chocó, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 48 (187), 307–313. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.2567>

- Santos, M. F., Amorim, B. S., Burton, G. P., Faria, J. E. Q., Fernandes, T., Flickinger, J. A., Gaem, P. H., Landrum, L. R., Lima, D. F., Proença, C. E. B., Rosa, P. O., Santos, L. L., Setubal, R. B., Stadnik, A., Staggemeier, V. G., Vasconcelos, T. N. C., Lucas, E. J. (2024).** A taxonomic account of Myrciinae (Myrteae, Myrtaceae): generic and sectional placement of forgotten species and a list of all accepted species. *Phytotaxa*, 647 (2), 129–170. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.674.2.1>
- Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology (1962).** II. Terminology of Simple Symmetrical Plane Shapes (Chart 1). *Taxon*, 11 (5), 145-156. <https://doi.org/10.2307/1216718>
- Thiers, B. (2025).** *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. <https://sweetgum.nybg.org/ih/>, recovered in March 2025.

Natural Sciences

Original article

Physiological behavior of banana passionfruit [*Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) Holms-Niels. & P.M. Jørg.] in two altitudinal conditions at Pasca municipality, Cundinamarca (Colombia)

Comportamiento fisiológico de la curuba [*Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) Holms-Niels. & P.M. Jørg.] en dos condiciones altitudinales en el municipio de Pasca, Cundinamarca (Colombia)

● Mildred Mayorga^{1,2}, ● Gerhard Fischer^{2,*}, ● Sandra Esperanza Melo²,
● Luz Marina Melgarejo^{1,*}

¹Laboratorio de Fisiología y Bioquímica Vegetal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

²Departamento de Agronomía, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Abstract

Banana passionfruit (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) grows in the Andes. Given its biochemical and organoleptic properties, it has great potential for bioprospecting. There is little information about the plant's ecophysiological characteristics that may be useful to optimize its productive system. Here, we sought to identify the physiological behavior of banana passionfruit plants growing in two altitudinal conditions through their distinct phenological phases. We established crops of this species in low (2,006 m) and high altitudinal areas (2,498 m) in Pasca municipality in Cundinamarca (Colombia), and we monitored the climatic characteristics. We evaluated the water potential, gas exchange, and chlorophyll fluorescence in plants at different phenological stages, and we generated light photosynthetic response curves. We found that the higher altitude (2,498 m) area was colder, with higher photosynthetically active radiation (PAR) and relative humidity, but less vapor pressure deficit. The high-altitude plants showed higher rates of photosynthesis, water potential, stomatal conductance, water use efficiency, and reduced transpiration compared to the low zone (2,006 m) plants, while at this lower altitude, the plants showed better PSII performance and a higher photosynthetic efficiency. Photosynthetic rates decreased along the phenological stages. During flowering and the early stages of fruit development, the transpiration rates decreased, the water use efficiency improved, while leaf water potential increased. The plants showed physiological responses and adaptation to the different ecophysiological conditions at the two altitudes, but the climatic characteristics of the higher elevation allowed the banana passionfruit plants to develop a higher physiological performance.

Keywords: Phenology; Leaf water potential; Chlorophyll fluorescence-a; Gas exchange; Climatic factors.

Resumen

La curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) es originaria de los Andes y tiene un alto potencial para la bioprospección debido a sus propiedades bioquímicas y organolépticas. Existe poca información sobre las características ecofisiológicas de la planta útiles para optimizar sus sistemas productivos. Nuestro objetivo fue determinar el comportamiento fisiológico de las plantas de curuba en sus distintas fases fenológicas en dos condiciones altitudinales. Se establecieron cultivos de la especie en una zona altitudinal baja (2.006 m) y en otra más alta (2.498 m) del municipio de Pasca, Cundinamarca, Colombia, y se monitorearon las características climáticas. Se evaluó el potencial

Citation: Mayorga M, *et al.*
Physiological behavior of banana passionfruit [*Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) Holms-Niels. & P.M. Jørg.] in two altitudinal conditions at Pasca municipality, Cundinamarca (Colombia). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):362-377, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3215>

Editor: Jairo Castaño Zapata

***Corresponding authors:**
Gerhard Fischer; gerfischer@gmail.com
Luz Marina Melgarejo;
Immelgarejom@unal.edu.co

Received: April 24, 2025

Accepted: June 17, 2025

Published on line: June 25, 2025



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

hídrico, el intercambio gaseoso, y la fluorescencia de clorofila a en plantas en diferentes estados fenológicos y se generaron curvas de respuesta fotosintética a la luz. Se encontró que las condiciones de mayor altitud (2.498 m) fueron más frías, con mayor radiación fotosintéticamente activa (PAR) y humedad relativa, pero con menor déficit de presión de vapor. Las plantas de la zona alta presentaron mayores tasas de fotosíntesis, potencial hídrico, conductancia estomática y uso eficiente del agua, y menor transpiración que las plantas de la zona baja (2.006 m); en la altitud menor las plantas mostraron un mejor rendimiento del PSII y una mayor eficiencia fotosintética. Las tasas fotosintéticas se redujeron a lo largo de las etapas fenológicas. Durante la floración y los primeros estadios de desarrollo del fruto, las tasas de transpiración disminuyeron, el uso eficiente del agua mejoró, y el potencial hídrico foliar aumentó. Las plantas tuvieron respuestas fisiológicas de adaptación a las diferentes condiciones ecofisiológicas en las dos altitudes, pero las características climáticas de la mayor elevación permitieron a las plantas de curuba desarrollar un mayor rendimiento fisiológico.

Palabras clave: Fenología; Potencial hídrico foliar; Fluorescencia de la clorofila a; Intercambio gaseoso; Factores climáticos.

Introduction

In agricultural production, understanding the response of plants and their mechanisms to different environmental conditions contributes to the selection of crop establishment sites with optimal conditions for growth, development, and production (Flórez-Velasco *et al.*, 2024; Fischer *et al.*, 2024a; Lambers & Oliveira, 2019; Melgarejo *et al.*, 2010). In tropical regions, climatic factors, among others, are influenced by elevation (Fischer *et al.*, 2022; Sandoval *et al.*, 2019), and they have effects on the physiological response of plants, their metabolite content, fruit ripening, and quality (Mayorga *et al.*, 2020; Solarte *et al.*, 2014; Balaguera-López *et al.*, 2024). Climate change has led to increased interest in fruit production in tropical highland areas (Fischer *et al.*, 2024b).

Depending on the plant species, physiological responses to certain environmental conditions may vary between phenological stages. The methods applied in ecophysiology are generally based on the study of *in situ* responses (Crous *et al.*, 2016) and involve the evaluation of parameters such as stomatal aperture that vary continuously with diurnal changes in the environment (Jones, 2013), influencing photosynthesis, water status, biomass accumulation, crop yield, and carbon sequestration in agroecosystems (Raquel *et al.*, 2016). Therefore, stomatal regulation in a changing environment is fundamental for plant adaptation (Franks & Britton-Harper, 2016; Li *et al.*, 2015). Chlorophyll fluorescence, a fast and effective tool for analyzing light-dependent photosynthetic reactions in response to given conditions (Aucique-Perez & Ramos, 2024), allows the identification of possible causes of photosynthesis changes and plant development (Maxwell & Johnson, 2000; Murchie & Lawson, 2013). Knowing the dynamics in plant water potential facilitates an understanding of local water demand, availability of soil water, stomatal regulation, and plant internal hydraulic conductivity and its effect on plant development (Choné *et al.*, 2001; Larcher, 2003).

Banana passionfruit [*Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) Holms-Niels. & P.M. Jørg.] is a tropical semi-evergreen fruit belonging to the subgenus *Tacsonia*, genus *Passiflora* (Passifloraceae) (Coppens *et al.*, 2001; Segura *et al.*, 2005). The species originated in the Andes, and it grows in high tropical forests from Bolivia to Venezuela between 1,800 and 3,600 m of altitude. Due to its organoleptic and nutraceutical characteristics, the fruit is one of the most appreciated passionflower species (Fischer *et al.*, 2020). It also has nutraceutical importance given its high antioxidant potential (Simirgiotis *et al.*, 2013; Rojano *et al.*, 2012) and the active principles in its leaves (Costa *et al.*, 2016) containing pasiflorin (Dhawan *et al.*, 2004), an alkaloid with sedative action.

Some aspects of *P. tripartita* var. *mollissima* cultivation ecophysiology are little known (Fischer & Miranda, 2021), as studies have been conducted mainly on other fruiting passionflower species such as *Passiflora ligularis* Juss. (Fernández *et al.*, 2014; Rodríguez-Castillo & Melgarejo, 2015), *Passiflora edulis* Sims (Pérez-Martínez & Melgarejo, 2015; Rodríguez *et al.*, 2019; Rodríguez *et al.*, 2020), and *Passiflora edulis* Sims. f.

flavicarpa Degener (Gama *et al.*, 2013; Melo *et al.*, 2014; Rodríguez *et al.*, 2019). In the present study, we determined the physiological response of *P. tripartita* var. *mollissima* plants at different phenological stages in two contrasting environmental conditions and estimated the effect of climatic variables on plant physiology as a contribution to the optimization of their productive system in constantly changing environmental conditions.

Materials and methods

Plant material and growth conditions

Three-month-old banana passion fruit seedlings, obtained from a nearby fruit nursery, were planted in two zones of the municipality of Pasca (Cundinamarca, Colombia). In the high altitude (2,498 m), we established the crop at El Refugio farm in Santa Teresita village, at 4°16'20.9'' N & 74°19'21.7'' W. In the low altitudinal zone (2,006 m), we established the crop at Bellavista farm in San Pablo village, at 4°18'45.52'' N, 74°19'58.3'' W. Fifty plants were planted at each site in a 600 m² area, at a distance of 4 m between plants and 3 m between rows. We used a single trellis trellising system with double wire (at 1.5 m and 2 m height). In the high-elevation site, the soil had a pH of 4.7 with a sandy loam texture, ECEC 4.53 meq/100 g, 9.57% OC, 0.82% N, 2.1 meq/100 g Ca, 0.51 meq/100 g K, 0.48 meq/100 g Mg, 33.9 mg kg⁻¹ P, 11 mg kg⁻¹ S, 1.19 mg kg⁻¹ Cu, 103 mg kg⁻¹ Fe, 1.53 mg kg⁻¹ Mn, 2.05 mg kg⁻¹ Zn, and <0.12 mg kg⁻¹ B. In the lower-altitude site, the soil had a pH of 4.5, clay texture, ECEC 10.96 meq/100 g, 2.78% OC, 8.74 meq/100 g Ca, 0.31 meq/100 g K, 2.02 meq/100 g Mg, 0.34 mg kg⁻¹ P, 24.56 mg kg⁻¹ S, 0.033 mg kg⁻¹ Cu, 2.51 mg kg⁻¹ Fe, 0.18 mg kg⁻¹ Mn, 0.17 mg kg⁻¹ Zn, and 0.14 mg kg⁻¹ B (Mayorga, 2017; Mayorga *et al.*, 2020).

The cultivated sites were treated with dolomite lime; before planting, the seedlings were treated with a sulfur-based product. Each crop was fertilized seven times during the growing season, on average every 2 to 2.5 months, using compound edaphic fertilizers and foliar fertilizers. Given the limited information available for banana passion fruit cultivation, fertilization plans in each zone were based on soil analyses and nutritional levels reported as optimal for *Passiflora ligularis* L. (Castro & Gómez, 2010). The plants were irrigated when necessary, considering rainy or dry environmental conditions. Manual control of weeds and integrated pest and disease management was done through phytosanitary pruning, ethological control, and applications of biological and chemical products in rotation. Training pruning was done according to the established trellising system (Mayorga, 2017).

Climatic variables

Following the studies by Mayorga (2017) and Mayorga *et al.* (2020), we used a weather station (Coltein Ltda., Bogotá, Colombia; Hobo U12-006, Onset Computer Corporation, Bourne, USA) to record temperature, relative humidity (THR 102 sensors, USA) and photosynthetically active radiation (PAR; LI 190 B sensors, LI-COR, Lincoln, NE) in the two areas. Data recording was set every 15 minutes. Vapor pressure deficit (VPD) was determined from relative humidity and temperature data as recommended by Allen *et al.* (1998). We recorded the data at the high elevation zone from November 2014 to March 2016, and at the low elevation from April 2015 to March 2016.

Photosynthetic rate/photosynthetic photon flux density curves

The photosynthetic rate/photosynthetically photon flux density (A_N /PPFD) curves (Mayorga, 2017) were based on the BBCH (Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt, and Chemische Industrie) codes for three plants with stem heights between 80 and 160 cm (BBCH 34-38) in their vegetative stage, as applied to *Passiflora ligularis* by Rodríguez-León *et al.* (2015), and for three plants in their reproductive stage (flowering, BBCH 56-60) in each of the two study areas. Measurements were recorded between 8:00 and 13:00 h. We selected fully expanded leaflets in optimal nutritional and phytosanitary state from the middle third of the plant at the vegetative stage or source leaves at the reproductive stage to measure the photosynthetic rate (A_N) at photosynthetically photon flux density (PPFD)

levels of 1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 100, 50, 40, 30, 20, 10, and 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photons. Measurements for each PPFD level were registered using an infrared gas analyzer (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK), taking six technical replicates in each PPFD level. The CO_2 flux was adapted to maintain a concentration of 400 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ inside the chamber at a constant temperature of 18°C. Data were adjusted to the Michaelis-Menten hyperbolic model by nonlinear regression to obtain the parameters of maximum photosynthetic rate (A_{max}), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), respiration in darkness (R_{D}), and apparent quantum yield (ϕ) (Rodríguez *et al.*, 2019). We selected the curve with the best fit (R^2) for each zone and phenological stage.

Gas exchange, leaf water potential, and chlorophyll fluorescence

As reported by Mayorga (2017), samples were collected at the following phenological stages using the BBCH commercial code: vegetative I (Veg_I) when plants' main stem had reached 60-70% of their maximum length (BBCH 36-37); vegetative II (Veg_II) when plants' main stem had 90-100% of their maximum length (BBCH 39); flowering (Flower) when flower buds reached 60% of their typical size (first open flowers; BBCH 56-60); fructification I (Fruit_I) when the fruits reached 30-40% of their final size (BBCH 73-74); fructification II (Fruit_II) when the fruits reached 60-70% of their final size (BBCH 76-77), and fructification III (Fruit_III) when the fruits reached 90-100% of their final size (BBCH 78-79).

In the vegetative phase, measurements were taken on leaves from the middle third of the plants' main stems; in the reproductive phase, they were made on source leaves of the reproductive organs (flowers or fruits) selected on secondary branches (productive branches). For the sampling in the reproductive phase, we considered that reproductive organs with the characteristics of the stage being evaluated predominated due to the overlapping of phenological stages of Passifloraceae, given their indeterminate growth habit.

In each phenological stage under evaluation, we took measurements at two-hour intervals from 8:00 to 18:00 h on eight plants, using three leaves per plant selected as described above. We recorded three measurements of photosynthetic rate (A_{N}), stomatal conductance (g_{s}), and transpiration (E) for each leaf using an infrared gas analyzer (IRGA) (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK) with a narrow-leaf light chamber setting the PPFD equivalent to the LSP obtained from the A_{N} /PPFD curve corresponding to the phenological stage and zone. The CO_2 flow inside the chamber was adjusted to maintain a concentration of 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ and a constant temperature of 18°C. The extrinsic water use efficiency (WUE_{e}) was calculated as the ratio of A_{N} to E , while the intrinsic water use efficiency (WUE_{i}) was calculated as the ratio of A_{N} to g_{s} (Fischer & Turner, 1978; Rodríguez *et al.*, 2019).

The maximum potential quantum efficiency of photosystem II ($F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$) was determined using a modulated fluorometer (Hansatech FMS2, Norfolk, UK) on selected dark-adapted plants and leaves. The measurements were recorded at pre-dawn (4:00 h), ensuring dark-adapted leaves throughout the night.

We determined the leaf water potential (Ψ_{leaf}) on eight plants, one leaf per plant, using a Schöllander pressure chamber (model 1000, PMS Instruments Co., Albany, USA) at pre-dawn and midday, i.e., when the plants had the highest and lowest leaf water potential, respectively.

Statistical analysis

The A_{N} /PPFD curves were adjusted using the R Core Team (2024) statistical software (version 4.4.1). We validated normality and homoscedasticity assumptions on the model residuals and performed a factorial analysis of variance for each response variable ($P \leq 0.05$), taking the phenological stage and the zone as factors and using the SAS® software (version 9.4). For the gas exchange variables, we applied the square root transformation that allowed the adjustment of the data to the assumptions. We constructed models with the response

variables based on the climatic variables, using longitudinal models in which the plant was taken as an individual and the phenological stages as time. This analysis allowed modeling the autocorrelation of the physiological variables of the plant in the different stages through the autoregressive structures of order 1 AR (1) and the symmetrical compound for F_v/F_m that showed the best fit. We limited the estimation method for the parameters using the restricted maximum likelihood (REML), and we used the Akaike information criterion (AIC) to fit the models. We performed these analyses using the R software, version 4.4.1 (R CoreTeam, 2024).

Results

Climatic conditions of the study zones

The high altitudinal zone (2,498 m) had lower daily minimum (11.9°C), average (14°C), and maximum temperatures (16°C). There, a high relative humidity close to 90% was maintained throughout the day. The highest average PAR (405.75 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and low to medium VPD ranged between 0.3 and 0.5 kPa (Figure 1).

The lower altitudinal zone (2,006 m) had higher daily minimum (14.7°C), mean (17.9°C), and maximum temperatures (21.3°C), and lower relative humidity ranging from 75.9% at 16:00 h to 90.2% at 6:00 and 19:00 h. The lowest PAR was 352.4 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$; the VPD was 0.4 kPa in the hours of high relative humidity and low temperature and reached 0.8 kPa in times of low relative humidity and high temperature (Figure 1).

In the two zones, the highest PAR level was recorded at 10:00 h, the lowest temperature at 6:00 h, and the highest one at 15:00 h. The differences between the minimum and maximum daily temperatures were greater in the lower altitude (6.6°C) compared to the high zone (4.1°C), indicating smaller temperature fluctuations at the higher elevation. Additionally, in the low zone, the VPD showed daily behaviors similar to that of the temperature and opposite to that of the relative humidity, while in the high altitude, VPD and relative humidity did not show marked oscillations during the day (Figure 1).

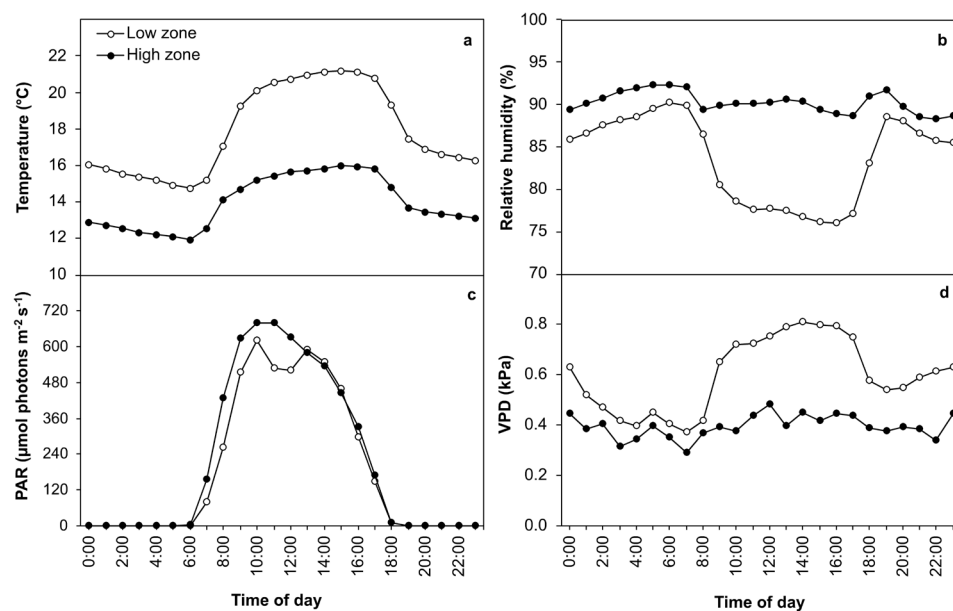


Figure 1. Average daily course of climatic variables in the two altitudinal zones for *P. tripartita* var. *mollissima* crops in Pasca, Cundinamarca (Colombia): high altitudinal zone (2,498 m) from November 2014 to March 2016, and low altitudinal zone (2,006 m) from April 2015 to March 2016. Temperature (a), relative humidity (b), photosynthetically active radiation (c), and vapor pressure deficit (d)

Photosynthetic response curves to light

The parameters derived from the A_N /PPDF curves indicated that plants grown in the low zone showed a higher A_{max} and apparent quantum yield ϕ than plants grown in the high zone (Table 1). In the two altitudes, we found differential photosynthetic responses to light between plants in the vegetative and reproductive stages; plants in the vegetative stages showed higher A_{max} , LSP, LCP, and R_d , while plants in the reproductive stage had a higher ϕ (Table 1).

Gas exchange and chlorophyll-a fluorescence

The A_N gradually decreased as phenological development progressed, showing the highest values in vegetative I stage (11.4-12.7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and the lowest at fruit III reproductive stage (7.4-8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), when fruits showed harvest maturity (Figure 2a). A slight increase in A_N was recorded in plants from the low altitude at the early stage of fruit development and at the intermediate stage of fruit development in the high elevation (Figure 2a). The highest E rates in plants from the high altitude area occurred in the vegetative I stage (3.5 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and fruit III stage (2.2 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), and the lowest rates occurred at flowering and fruit I stage (1.3 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Although the behavior of E showed a similar behavior to that seen in the high altitude, in the low elevation, an increase in this variable was clear in the fruit I stage (3.3 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figure 2b). In the two zones, the lowest g_s values were recorded in the vegetative I stage and the last stages of fruit development, at 0.2-0.3 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. The highest g_s was seen in the flowering stage, with values of 0.6 and 0.36 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for the high and low zones, respectively (Figure 2c).

Plants increased their WUE_c after the vegetative I stage. In the low zone, the maximum WUE_c occurred at the vegetative II stage and flowering (5.3 and 5.7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). In the high altitude area, this maximum was obtained at flowering (8.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$). In the two zones, WUE_c decreased after flowering, presenting levels of 2.4 and 3.8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ at fruit III stage for the low and high zones, respectively (Figure 2d). In the low zone, plants at the vegetative I stage presented a WUE_i of 47.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, which decreased to 33 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ at flowering and fruit I stage and then increased during fruit development until reaching the maximum value of 50.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ when the fruit showed harvest maturity. In the high zone, the WUE_i behavior was similar: plants in the vegetative I stage presented the highest WUE_i (65.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), then decreased until reaching the minimum value at flowering (16.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), and increased again during fruit development (Figure 2e).

Table 1. Parameters estimated from the photosynthetic response to the light (A_N /PPFD) curve fit on the Michaelis-Menten model in *P. tripartita* var. *mollissima* plants in the vegetative and the reproductive states grown in a high altitudinal (2,498 m) zone and a low altitudinal zone (2,006 m) in Pasca, Cundinamarca (Colombia). Photosynthetic rate at light saturation (A_{max}), light compensation point (LCP), respiration in darkness (R_d), light saturation point (LSP), and apparent quantum yield (ϕ). Values correspond to the mean ($n=6$) $\pm$ standard error.

Altitudinal zone	Development state	R ²	A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	ϕ ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol photons}^{-1}$)
High	Vegetative	0.99	19.19 $\pm$ 0.19	24.05	1.25 $\pm$ 0.10	689.96 $\pm$ 28.38	0.030 $\pm$ 0.0007
	Reproductive	0.99	16.09 $\pm$ 0.11	19.07	0.99 $\pm$ 0.08	584.78 $\pm$ 18.82	0.031 $\pm$ 0.0004
Low	Vegetative	0.99	24.71 $\pm$ 0.38	38.64	2.31 $\pm$ 0.14	748.78 $\pm$ 40.04	0.039 $\pm$ 0.0009
	Reproductive	0.99	20.55 $\pm$ 0.34	11.25	0.82 $\pm$ 0.13	542.18 $\pm$ 21.24	0.045 $\pm$ 0.0023

The F_v/F_m in plants in the vegetative phase in the low altitudinal zone (0.82-0.83) was slightly higher than that of plants in the high zone (0.81-0.82). In the reproductive stage, the F_v/F_m was similar in the two zones, except in the fruit II stage, with an F_v/F_m of 0.83 here in the high elevation and of 0.82 in the low one (**Figure 2f**).

Plants grown in the high altitudinal zone presented higher A_N , g_s , and WUE_e values than plants in the low zone, while in the latter, there were higher rates of E , WUE_i , and F_v/F_m (**Figure 2**).

When we evaluated the daily behavior of gas exchange variables during the vegetative phase (**Figure 3 a,b,c,d,e**) in the high altitudinal zone, plants presented the maximum A_N ($13.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and E ($3.3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) between 12:00-14:00 h (**Figure 3a,b**), while g_s remained between 0.33 and $0.36 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ during most of the day, declining to $0.28 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ between 16:00-18:00 h (**Figure 3 c**). In the lower altitude, the maximum A_N ($13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), E (2.4 - $2.5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), and g_s ($0.42 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) were recorded between 8:00-10:00 h and decreased as the day progressed, except for g_s which, after showing a marked decrease between 10:00-12:00 h, increased again between 12:00-14:00 (**Figure 3 a, b, c**), times when PAR decreased and then increased in this zone (**Figure 1**).

WUE_e in plants in the low altitude area was high during the early hours of the day ($5.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), coinciding with the time of highest A_N . It then remained constant during the rest of the day, at levels between 4.8 - $5.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. In

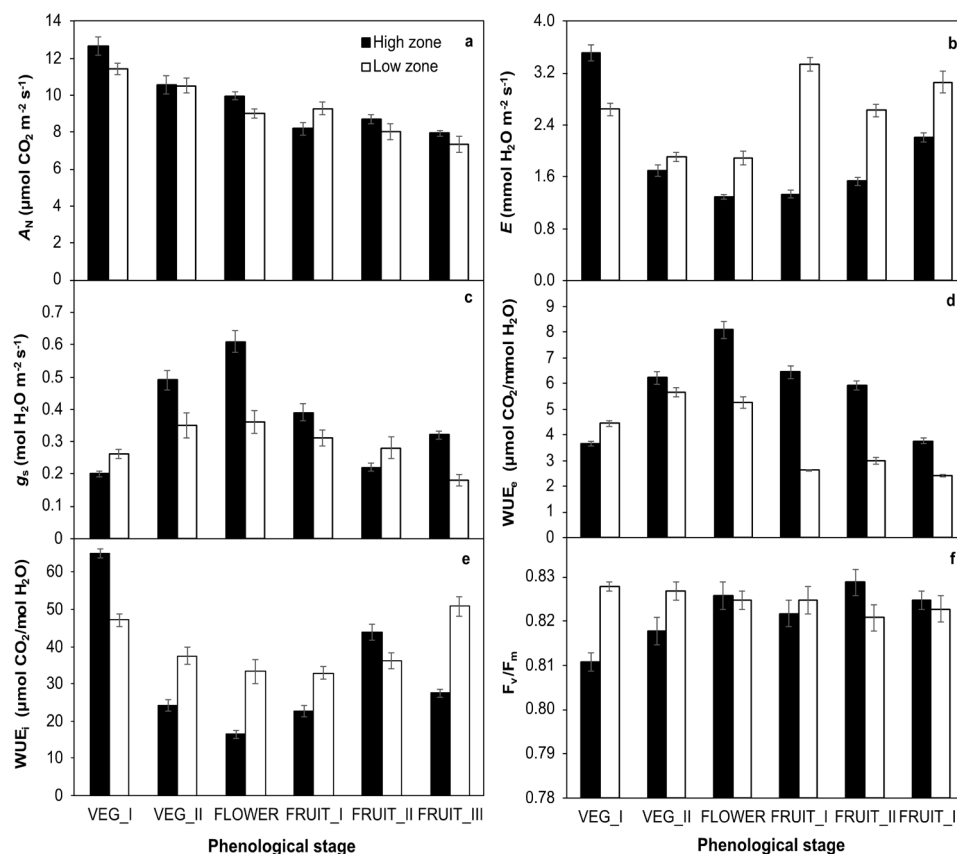


Figure 2. Gas exchange in *P. tripartita* var. *mollissima* plants at different phenological stages in a high altitudinal zone and a low one (2,498 and 2,006 m, respectively) in Pasca, Cundinamarca (Colombia). (a) Photosynthetic rate (A_N). (b) Transpiration (E). (c) Stomatal conductance (g_s). (d) Extrinsic water use efficiency (WUE_e). (e) Intrinsic water use efficiency (WUE_i). (f) Maximum potential quantum efficiency of photosystem II (F_v/F_m). Vertical error bars indicate standard error ($n=8$)

the high altitude, the highest WUE_e was also recorded in the early hours of the day ($5.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) and the lowest ($3.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) between 16:00-18:00 h (Figure 3d).

Plants in the high zone presented the highest WUE_i between 12:00-14:00 h ($52.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) (Fig. 3e), suggesting a possible stomatal closure at this time of the day when there is a high VPD (Figure 1d). For the rest of the day, WUE_i remained between 43-

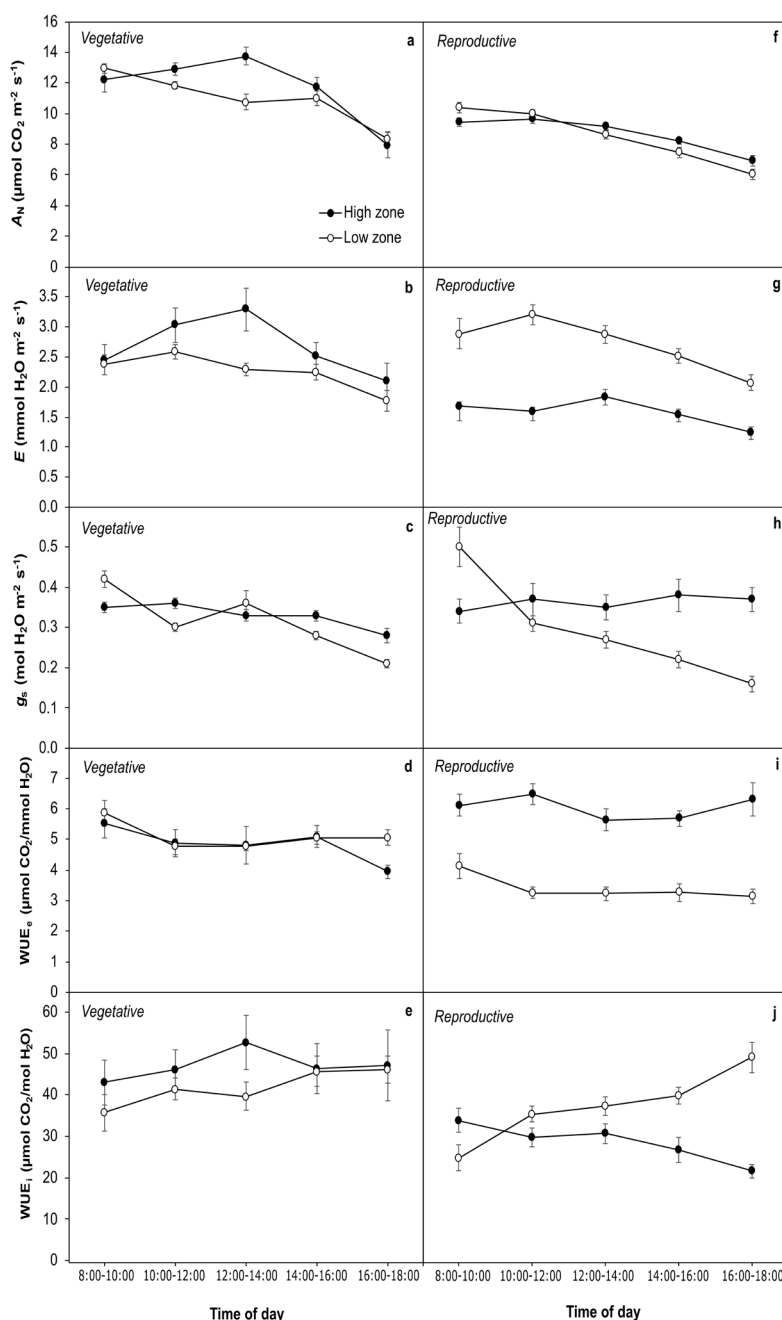


Figure 3. Daily behavior of gas exchange in *P. tripartita* var. *mollissima* plants in the vegetative (a, b, c, d, e) and the reproductive (f, g, h, i, j) stages in a high (2,498 m) and a low altitudinal zone (2,006 m) in Pasca, Cundinamarca (Colombia). Photosynthetic rate (A_N) (a and f), transpiration (E) (b and g), stomatal conductance (g_s) (c and h), extrinsic water use efficiency (WUE_e) (d and i), intrinsic water use efficiency (WUE_i) (e and j). Vertical bars indicate standard error ($n=8$).

46.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. In the low altitude area, WUE_i gradually increased throughout the day, except between 12:00-14:00 h, when a slight decrease in WUE_i coincided with an increase in g_s (Figure 3e).

In the reproductive phase (Figure 3f,g,h,i,j), plants grown in the low altitude area had the highest A_N (10.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and g_s (0.5 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) between 8:00-10:00 h. These values decreased as the day progressed. In the high elevation area, the highest A_N was recorded between 10:00-12:00 h (10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), and g_s was maintained at levels between 0.34-0.38 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ over the day (Figure 3f,h). In the low altitudinal zone, the highest E rate (3.2 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was recorded between 10:00-12:00 h, while in the high zone, the highest E rate (1.8 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) occurred between 12:00-14:00 h (Figure 3g). In the two altitudes, plants in the fruiting phase had the highest WUE_e at the time of day when they had the highest A_N : 4.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ for the low zone and 6.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ for the high zone (Figure 3i), with WUE_i behaving inversely to the g_s (Figure 3j).

Leaf water potential

The Ψ_{leaf} was higher at pre-dawn than at midday in all phenological stages evaluated in the two altitudes (Figure 4). Under pre-dawn conditions, Ψ_{leaf} in the high elevation at the vegetative I stage was -0.38 MPa, then it increased during the phenological development of the plants until reaching the highest value at the fruit II stage (-0.24 MPa) to subsequently decrease at the fruit III stage (-0.62 MPa). In the lower altitude, a gradual increase of Ψ_{leaf} was also observed in the early stages of plant development, from vegetative I stage (-0.53 MPa) to flowering (-0.2 MPa); then, Ψ_{leaf} decreased during fruit formation and growth until

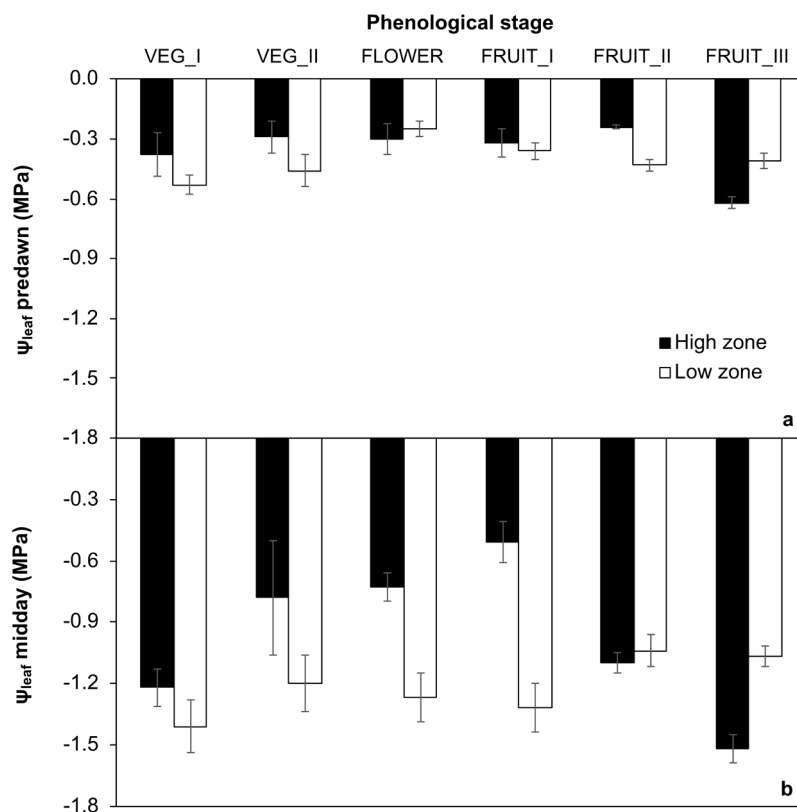


Figure 4. Leaf water potential at different phenological stages of *P. tripartita* var. *mollissima* plants at pre-dawn (a) and midday (b) in the high (2,498 m) and the low altitudinal zone (2,006 m) in Pasca, Cundinamarca (Colombia). The vertical bars indicate the standard error (n=8).

it reached -0.43 MPa (**Figure 4a**). In midday conditions, this trend was also seen in plants of the high zone, with Ψ_{leaf} increasing during the phenological development until reaching a maximum at fruit I stage (-0.51 MPa) and, then, decreasing in fruit III stage (-1.52 MPa). In the low altitudinal zone, Ψ_{leaf} was constant during the crop cycle, except in the last stages of fruit development, when the highest Ψ_{leaf} (-1.07 MPa) was reached but lower than in the higher zone for these stages of development at this time of the day. For the other stages, Ψ_{leaf} was higher in the high-altitude plants (**Figure 4b**).

The ecophysiological variables related to gas exchange, chlorophyll fluorescence, and water potential showed statistically significant differences between phenological stages and zones, and the interaction between stage and zone ($P \leq 0.05$). The only exception was the C_i/C_a ratio, which did not show significant differences between zones but did between stages and in the interaction of both factors (**Table 2**).

Effects of climatic conditions on physiological variables

Longitudinal analyses indicated that PAR only had a significant impact on the variable related to chlorophyll fluorescence ($P \leq 0.05$) (**Table 3**). In general, with a one-unit increase

Table 2. Analysis of variance for gas exchange variables, chlorophyll fluorescence, and water potentials. * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$; ns: not significant

Source of variation	A_N	E	g_s	C_i/C_a	WUE_e	WUE_i	Φ_{PSII}	F_v/F_m	$\Psi_{\text{leaf predawn}}$	$\Psi_{\text{leaf midday}}$
Stage	***	***	**	***	***	***	**	***	***	**
Zone	**	***	***	ns	***	***	***	***	***	***
Stage $\times$ Zone	**	***	***	***	***	***	**	***	***	***

Table 3. Estimation and significance of the longitudinal model parameters for the physiological variables in *P. tripartita* var. *mollissima* plants at different phenological stages in the high (2,498 m) and low altitudinal zones (2,006 m) in Pasca, Cundinamarca (Colombia). The upper value of each cell expresses the parameter value $\pm$ EE (n=8), and the lower value in italics indicates the significance level. ns: not significant ($P \leq 0.1$)

Variable	A_N	E	g_s	F_v/F_m	Ψ_{leaf}
PAR	ns	ns	ns	-0.0003 $\pm$ 0.00001 <i>0.028</i>	ns
Temperature	0.08 $\pm$ 0.02 <i>0.0003</i>	0.05 $\pm$ 0.02 <i>0.0029</i>	-0.02 $\pm$ 0.01 <i>0.0216</i>	-0.006 $\pm$ 0.003 <i>0.0338</i>	-0.06 $\pm$ 0.02 <i>0.0091</i>
Relative humidity	-0.02 $\pm$ 0.01 <i>0.06</i>	-0.05 $\pm$ 0.01 <i>0.0000</i>	0.02 $\pm$ 0.01 <i>0.0005</i>	0.01 $\pm$ 0.002 <i>0.0047</i>	ns
VPD	-1.36 $\pm$ 0.49 <i>0.0052</i>	-1.9 $\pm$ 0.37 <i>0.0000</i>	0.54 $\pm$ 0.21 <i>0.0110</i>	0.47 $\pm$ 0.15 <i>0.0025</i>	ns
Stage	-0.32 $\pm$ 0.08 <i>0.0000</i>	-0.34 $\pm$ 0.07 <i>0.0000</i>	0.12 $\pm$ 0.04 <i>0.0007</i>	0.003 $\pm$ 0.0006 <i>0.0338</i>	0.31 $\pm$ 0.08 <i>0.0001</i>
Zone	0.2 $\pm$ 0.07 <i>0.0021</i>	-0.09 $\pm$ 0.05 <i>0.0927</i>	ns	ns	ns

in PAR, F_v/F_m decreased 0.0003 units if the other variables remained constant. Temperature also had a significant impact on all the variables evaluated ($P \leq 0.05$). With a one-unit increase in temperature, A_N and E increased 0.08 and 0.05 units, respectively, while g_s decreased 0.02 units, F_v/F_m 0.006 units, and Ψ_{leaf} 0.06 units when the other variables remained constant. Relative humidity influenced all the variables, except Ψ_{leaf} , with a 10% significance for A_N and 5% for the other variables. With a one-unit increase in relative humidity, A_N and E decreased 0.02 and 0.05 units, respectively. In contrast, g_s increased 0.02 units and F_v/F_m 0.01 units when the other variables remained constant. The VPD had a significant effect on gas exchange variables and F_v/F_m ($P \leq 0.05$): with a one-unit increase in the VPD, A_N and E decreased 1.36 and 1.9 units, respectively, while g_s increased 0.54 units and F_v/F_m 0.47 units when the VPD had the greatest impact on the physiological variables evaluated. The phenological stage had a significant effect on all evaluated variables ($P \leq 0.05$). For each plant developmental stage, the square root of A_N decreased by 0.32 units, the square root of E by 0.34 units, while the square root of g_s increased by 0.12 units, the F_v/F_m by 0.003 units, and the Ψ_{leaf} by 0.31 units when all the other variables remained constant. The zone had a significant effect only on A_N ($P \leq 0.05$) and E ($P \leq 0.1$). A plant growing in the high zone gained 0.2 units in the A_N square root and lost 0.09 units in the E square root compared to plants growing in the low zone (Table 3).

Discussion

The parameters derived from the A_N /PPFD curve in *P. tripartita* var. *mollissima* plants in the vegetative phase were close to those reported for ornamental passionflower species (Abreu *et al.*, 2014; Pires *et al.*, 2011), while in the reproductive phase, they remained in the ranges reported for passionflowers of fruiting interest (Fernández *et al.*, 2014; Pérez-Martínez & Melgarejo, 2015; Rodríguez *et al.*, 2019). The higher A_{max} and ϕ in plants from the lower zone could be explained by the higher temperatures and lower PAR characteristic of the zone (Greer & Weedon, 2012a, 2012b). High A_{max} and ϕ are associated with high night-time temperatures due to increased R_d and, therefore, decreased carbohydrate concentrations in the leaves (Lin *et al.*, 2021; Flórez-Velasco *et al.*, 2024), which increases the strength of sinks (Turnbull *et al.*, 2002). However, some plants improve efficiency in light uptake and use it as an adaptation strategy to low PAR environments (Abreu *et al.*, 2014).

A_{max} and LSP higher values in plants in the vegetative stages have also been reported, related to growth during this period and its interaction with the environment. Plant processes that enhance carbohydrate demand promote the photosynthetic rate (Lambers & Oliveira, 2019). Lower R_d and LCP and higher ϕ in plants in the reproductive stage could answer to a minimization of carbon losses via low respiration rates as a strategy of plants requiring high efficiency in carbon use at this stage of development to meet the high demand of sinks. An example of this could be fruits of higher weight in banana passionfruit plants grown at higher altitudes with lower night temperature (Mayorga *et al.*, 2020). Besides allowing a positive carbon balance, low LCP values associated with low R_d levels are indicators of a successful acclimatization, as also seen from high ϕ (Abreu *et al.*, 2014).

A_N tendency to decrease as phenological development progresses may be due to increased leaf age and development (Jahan *et al.*, 2023; Salazar-Parra *et al.*, 2012). The slight increase in A_N observed in the lower zone at fruit I stage and in the upper zone at fruit II stage coincides with high A_N rates reported in other species at fruit set and post fruit set stages (Hunter & Visser, 1988; Lebon *et al.*, 2005) in response to a high demand for photoassimilates in the sinks. This suggests that the decrease in photosynthesis due to leaf age is arrested by the presence of fruit (Poni *et al.*, 1994).

In the two study areas, flowering was the stage with the lowest E levels, the highest g_s and WUE_c levels, and high Ψ_{leaf} because it is a phenological stage with high water and carbon demand to ensure the supply of photoassimilates for the sinks. Additionally, the continuous A_N decrease and high g_s at the flowering stage indicate A_N non-stomatal limitations, possibly due to biochemical changes (Sawicki *et al.*, 2015). The highest diurnal

A_N levels in each zone coincide with high-PAR times, as the increase of this environmental factor is determinant on stomatal opening. In the low zone, the A_N decrease throughout the day may respond to temperature and VPD (>0.7 kPa) increases in early morning hours that gradually induce stomatal closure to avoid water loss through E (Cuevas *et al.*, 2006). In the high altitude area, the high E rate and low Ψ_{leaf} at midday were related to a 0.5 kPa VPD that induced stomatal opening. In this sense, grape cultivars have shown lower A_N , g_s , and E values in growing seasons with high cloudiness conditions (lower PAR) (Evangelista *et al.*, 2023).

Generally, changes in E answer to temperature variations and Ψ_{leaf} (Farquhar & Sharkey, 1982). However, in our study, we found a marked dependence of E on VPD. The initial response was characterized by an increase in E as VPD increased, until reaching a limit (0.7 kPa) where it began to decrease (Abreu *et al.*, 2014; Monteith, 1995) as a result of stomatal closure to minimize water loss or a possible limitation in the plants' hydraulic conductivity (Duursma *et al.*, 2014; Macfarlane *et al.*, 2004).

The F_v/F_m values found in *P. tripartita* var. *mollissima* plants were similar to those reported for common passionflowers (Fernández *et al.*, 2014; Gomes *et al.*, 2012; Pires *et al.*, 2011; Rodríguez *et al.*, 2019; Rodríguez-Castillo & Melgarejo, 2015). They were in an optimal range of 0.8-0.83, indicating an efficient conversion of PSII light energy for ATP and NADPH production (Abreu *et al.*, 2014). Likewise, they indicate good functioning of the photosystem that directly influenced A_N , since the energy captured and transported in the photochemical pathway favored CO_2 fixation capacity (Gama *et al.*, 2013).

High Ψ_{leaf} during flowering in the low altitude and fruit development in the high elevation may indicate the need for plants to maintain optimal water status at these stages of high photoassimilate mobilization to sinks. In the high altitudinal zone, water losses were minimized by decreasing E rates and g_s , thus maintaining high WUE_c levels, while in the low zone, there would only be a reduction in E rate with a consequent increase in WUE_c . Ψ_{leaf} decrease at pre-dawn in the two study zones during the fruit ripening stage (fruit III) is a behavior also observed in other species (Leibar *et al.*, 2015) that, together with the increase in E , the decrease in WUE_c , and the trend in WUE_i , would indicate low stomatal control at this phenological stage.

Conclusions

Passiflora tripartita var. *mollissima* plants showed to be physiologically adapted to the differential ecophysiological conditions in the two altitudes, as reflected in the A_{max} , LCP, R_D , LSP, and ϕ levels consistent with the plants' phenology, and the good photosystems functioning with F_v/F_m optimal values, appropriate water potentials, and daily behavior of gas exchange parameters dependent on the climatic conditions of each zone. The low temperature, high relative humidity, and low vapor pressure deficit in the high zone contributed to maintaining a better water status for the plants, given the lower E rates, A_N , g_s , Ψ_{leaf} higher levels, and better WUE_c . As the phenological development of the plants progressed, there was a decrease in A_N due to age and leaf development; however, in the initial stages of the fruiting phase, CO_2 and WUE uptake and assimilation were optimized, and there was also a higher Ψ_{leaf} .

Acknowledgments

The authors want to thank MINCIENCIAS and Universidad Nacional de Colombia in Bogotá for funding the present study within the framework of the project "Ecophysiology, mineral nutrition, and integrated management of pests and diseases in avocado, banana passionfruit, purple passionfruit, and tree tomato oriented towards their agronomic management, as raw material for the development of products of commercial interest" (National Network for the Bioprospecting of Tropical Fruits-RIFRUTBIO, Contract RC No. 0459-2013), and the Government of Cundinamarca (Colombia) and the CEIBA Foundation for funding Mildred Mayorga's Master's final work.

Author contributions

Study design and conceptualization: LMM, MM, GF. Field work: MM, LMM. Provision of data for the study: MM. Data analysis: SEM, MM. Writing and correction of preliminary manuscripts: MM, GF, SEM, LMM. Reading and editing of final manuscript: MM, GF, SEM, LMM. Resources, project administration, and funding acquisition: LMM.

Conflict of interest

The authors declare that there is no conflict of interest related to the publication of this article.

References

- Abreu, P. P., Souza, M. M., de Almeida, A. A. F., Santos, E. A., de Oliveira Freitas, J. C., Figueiredo, A. L. (2014). Photosynthetic responses of ornamental passionflower hybrids to varying light intensities. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, 1993-2004. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1574-0>
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., Smith, M. (1998). *Crop evapotranspiration (guidelines for computing crop water requirements)*. FAO Irrigation and Drainage Paper 56. FAO.
- Aucique-Pérez, C. E. & Román-Ramos, A. E. (2024). Chlorophyll a fluorescence: A method of biotic stress detection. In A. Bahadur (ed.), *Challenges in Plant Disease Detection and Recent Advancements*. IntechOpen. p. 1-22. <https://doi.org/10.5772/intechopen.1004830>
- Balaguera-López, H.E., Fischer, G., Yahia, E.M. (2024). Environmental conditions during preharvest influence bioactive compounds in fruits: A review with emphasis on tropical and subtropical species. *Agronomía Colombiana*, 42(3), 1-16. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v42n3.116951>
- Castro, H. & Gómez, M. (2010). Fertilidad de suelos y fertilizantes. In H. Burbajo Orjuela, & F. Silva Mojica (eds.), *Ciencia del suelo: principios básicos*. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo.
- Choné, X., Van Leeuwen, C., Dubourdieu, D., Gaudillère, J. P. (2001). Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany*, 87, 477-483, <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1361>
- Coppens, G., Barney, V., Jorgensen, P. M., MacDougall, J. M. (2001). *Passiflora tarminiana*, a new cultivated species of *Passiflora* subgenus *Tacsonia* (Passifloraceae). *Novon*, 11, 8-15. <https://doi.org/10.2307/3393199>
- Costa, G. M., Gazola, A. C., Zucolotto, S. M., Castellanos, L., Ramos, F. A., Reginatto, F. H., Schenkel, E. P. (2016). Chemical profiles of traditional preparations of four South American *Passiflora* species by chromatographic and capillary electrophoretic techniques. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 26, 451-458, <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2016.02.005>
- Crous, C. J., Malan, F. S., Wingfield, M. J. (2016). Securing African forests for future drier climates: applying ecophysiology in tree improvement. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 78, 241-254. <http://dx.doi.org/10.2989/20702620.2016.1207131>
- Cuevas, E., Baeza, P., Lissarrague, J. R. (2006). Variation in stomatal behavior and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north-south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. *Scientia Horticulturae*, 108, 173-180. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.01.027>
- Dhawan, K., Dhawan, S., Sharma, A. (2004). *Passiflora*: a review update. *Journal of Ethnopharmacology*, 94, 1-23. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.02.023>
- Duursma, R. A., Barton, C. V., Lin, Y. S., Medlyn, B. E., Eamus, D., Tissue, D. T., Ellsworth, D. S., McMurtrie, R. E. (2014). The peaked response of transpiration rate to vapor pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189, 2-10, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.12.007>
- Evangelista, T. Y. L., dos Santos, A. S., da Cunha, J. G., Pereira, G. A., de Souza Miranda, R. (2023). Impacts of seasonality on the phenology of three grapevine cultivars in the semi-arid climate. Preprint. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2885893/v1>
- Farquhar, G. D. & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>

- Fernández, G. E., Melgarejo, L. M., Rodríguez, N.** (2014). Algunos aspectos de la fotosíntesis y potenciales hídricos de la granadilla (*Passiflora ligularis* Juss.) en estado reproductivo en el Huila. Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 8, 206-216. <http://dx.doi.org/10.17584/rcch.2014v8i2.3214>
- Fischer, G., Balaguera-López, H. E., Parra-Coronado, A., Magnitskiy, S.** (2024a). Adaptation of fruit trees to different elevations in the tropical Andes. In S. Tripathi, R. Bhadouria, P. Srivastava, R. Singh, & R. S. Devi (eds.), *Ecophysiology of Tropical Plants - Recent Trends and Future Perspectives*. CRC Press.
- Fischer, G., Casierra-Posada, F., Magnitskiy, S.** (2024b). Sustainable production of some fruit species in the tropical highlands of Colombia, South America. In W.F. Abobatta & W. Hussain (eds.), *Achieving Food Security Through Sustainable Agriculture*. IGI Global. <https://doi.org/10.4018/979-8-3693-4240-4.ch013>
- Fischer, G. & Miranda, D.** (2021). Review on the ecophysiology of important Andean fruits: *Passiflora* L. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 74(2), 9471-9481. <https://doi.org/10.15446/rfnam.v74n2.91828>
- Fischer, G., Parra-Coronado, A., Balaguera-López, H. E.** (2022). Altitude as a determinant of fruit quality with emphasis on the Andean tropics of Colombia. A review. *Agronomía Colombiana*, 40(2), 212–227. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v40n2.101854>
- Fischer, G., Quintero, O. C., Téllez, C. P., Melgarejo, L. M.** (2020). Curuba: *Passiflora tripartita* var. *mollissima* y *Passiflora tarminiana*. In A. Rodríguez, A., F. G. Faleiro, M. Parra, A. M. Costa (eds.), *Pasifloras - Especies Cultivadas en el Mundo*. ProImpress-Brasilia and Cepass-Neiva.
- Fischer, R. A. & Turner, N. C.** (1978). Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology*, 29, 277-317. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.29.060178.001425>
- Flórez-Velasco, N., Fischer, G., Balaguera-López, H. E.** (2024). Photosynthesis in fruit crops of the high tropical Andes: A systematic review. *Agronomía Colombiana*, 42(2), 1-18. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v42n2.113887>
- Franks, P. J. & Britton-Harper, Z. J.** (2016). No evidence of general CO₂ insensitivity in ferns: one stomatal control mechanism for all land plants? *New Phytologist*, 211, 819-827. <https://doi.org/10.1111/nph.14020>
- Gama, V. N., Cunha, J. T., de Melo, I., Bacarin, M. A., Silva, D. M.** (2013). Photosynthetic characteristics and quality of five passion fruit varieties under field conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, 941-948. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1137-1>
- Gomes, M. T., da Luz, A. C., dos Santos, M. R., Batitucci, M. C., Silva, D. M., Falqueto, A. R.** (2012). Drought tolerance of passion fruit plants assessed by the OJIP chlorophyll a fluorescence transient. *Scientia Horticulturae*, 142, 49-56. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.04.026>
- Greer, D. H. & Weedon, M. M.** (2012a). Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant Cell Environment*, 35, 1050-1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02471.x>
- Greer, D. H. & Weedon, M. M.** (2012b). Interactions between light and growing season temperatures on growth and development and gas exchange of Semillon (*Vitis vinifera* L.) vines grown in an irrigated vineyard. *Plant Physiology and Biochemistry*, 54, 59-69. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.02.010>
- Hunter, J. J. & Visser, J. H.** (1988). Distribution of 14C-photosynthetate in the shoot of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. II. The effect of partial defoliation. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 9, 10-15.
- Jahan, E., Sharwood, R. E., Tissue, D. T.** (2023). Effects of leaf age during drought and recovery on photosynthesis, mesophyll conductance and leaf anatomy in wheat leaves. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1091418>
- Jones, H. G.** (2013). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. 3rd ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511845727>
- Lambers, H. & Oliveira, R. S.** (2019). *Plant physiological ecology*. 3rd ed. Springer Nature Switzerland AG. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>
- Larcher, W.** (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Verlag.
- Lebon, G., Brun, O., Magné, C., Clément, C.** (2005). Photosynthesis of the grapevine (*Vitis vinifera*) inflorescence. *Tree Physiology*, 25, 633-639.

- Leibar, U., Aizpurua, A., Unamunzaga, O., Pascual, I., Morales, F. (2015). How will climate change influence grapevine cv. Tempranillo photosynthesis under different soil textures? *Photosynthesis Research*, 124, 199-215. <https://doi.org/10.1007/s11120-015-0120-2>
- Li, T., Ding, Y., Hu, Y., Sun, L., Jiang, C., Liu, Y. (2015). Diurnal changes in photosynthesis in *Sclerocarya birrea* from South Africa and Israel after introduction and acclimatization in Wenshan, Yunnan Province, China. *South African Journal of Botany*, 100, 101-107. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.05.021>
- Lin, T., Okamoto, Y., Nagasaki, Y., Shiraiwa, T. (2021). The influence of high night temperature on yield and physiological attributes of soybean cv. Fukuyutaka. *Plant Production Science*, 24(3), 267-278. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2020.1842215>
- Macfarlane, C., White, D. A., Adams, M. A. (2004). The apparent feed-forward response to vapor pressure deficit of stomata in droughted, field-grown *Eucalyptus globulus* Labill. *Plant Cell and Environment*, 27, 1268-1280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01234.x>
- Maxwell, K. & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Mayorga, M. J. (2017). *Caracterización ecofisiológica de curuba (Passiflora tripartita var. mollissima) en dos condiciones ambientales* (M. Sc. thesis. Faculty of Agricultural Sciences, Universidad Nacional de Colombia).
- Mayorga, M., Fischer, G., Melgarejo, L. M., Parra-Coronado, A. (2020). Growth, development and quality of *Passiflora tripartita* var. *mollissima* fruits under two environmental tropical conditions. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 93(1), 66-75. <https://doi.org/10.5073/JABFQ.2020.093.00X>
- Melgarejo, L. M., Hernández, S., Barrera, J., Solarte, M. E., Suárez, D., Pérez, L. V., Rojas, Y. A., Cruz-Aguilar, M., Moreno L., Crespo, S., Pérez W. (2010). *Experimentos en fisiología vegetal*. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/11144/Experimentos%20en%20Fisiolog%C3%ADa%20Vegetal%209789587196689.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Melo, A. S., da Silva, J. M., Fernandes, P. D., Dutra, A. F., Brito, M. E. B., da Silva, F. G. (2014). Gas exchange and fruit yield of yellow passionfruit genotypes irrigated with different rates of ET_o replacement. *Bioscience Journal*, 30, 293-302.
- Monteith, J. L. (1995). A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant Cell Environment*, 18, 357-364. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00371.x>
- Murchie, E. H. & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64, 3983-3998. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>
- Pérez-Martínez, L.V. & Melgarejo, L. M. (2015). Photosynthetic performance and leaf water potential of gulupa (*Passiflora edulis* Sims, Passifloraceae) in the reproductive phase in three locations in the Colombian Andes. *Acta Biológica Colombiana*, 20, 183-194. <https://doi.org/10.15446/abc.v20n1.42196>
- Pires, M. V., Almeida, A. A., Figueiredo, A. L., Gomes, F. P., Souza, M. M. (2011). Photosynthetic characteristics of ornamental passion flowers grown under different light intensities. *Photosynthetica*, 49, 593-602. <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0075-2>
- Poni, S., Intrieri, C., Silvestroni, O. (1994). Interactions of leaf age, fruiting, and exogenous cytokinins in Sangiovese grapevines under non-irrigated conditions. I. Gas exchange. *American Journal of Enology and Viticulture*, 45(1), 71-78.
- Raquel, C. S. M., Montalto, F. A., Palmer, M. I. (2016). Potential climate change impacts on green infrastructure vegetation. *Urban Forestry and Urban Greening*, 20, 128-139. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.08.014>
- R Core Team (2024). R: A language and environment for statistical computing R. Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rodríguez, G., Hernández, M., Basso, C., Miranda, T., León, R. (2019). Déficit hídrico en diferentes fases fenológicas y su efecto sobre el desarrollo, rendimiento y calidad de fruta en maracuyá (*Passiflora edulis* Sims). *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología*, 37, 1-13.
- Rodríguez, N. C., Melgarejo, L. M., Blair, M. W. (2020). Morphological and agronomic variability among cultivars, landraces, and genebank accessions of purple passionfruit, *Passiflora edulis* f. *edulis*. *HortScience*, 55(6), 768-777. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14553-19>
- Rodríguez, N. C., Melgarejo, L. M., Blair, M. W. (2019). Purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims f. *edulis*, variability for photosynthetic and physiological adaptation in contrasting environments. *Agronomy*, 9, 231-248. <https://doi.org/10.3390/agronomy9050231>

- Rodríguez-Castillo, N. & Melgarejo, L. M.** (2015). Caracterización ecofisiológica de la granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) bajo dos condiciones ambientales en el departamento del Huila. In Melgarejo, L. M. (Ed.), *Granadilla (Passiflora ligularis Juss): Caracterización Ecofisiológica del Cultivo*. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/84150?show=full>
- Rodríguez-León, K., Rodríguez, A., Melgarejo, L. M., Miranda, D., Fischer, G., Martínez, O.** (2015). Caracterización fenológica de granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) crecida a tres altitudes en el departamento del Huila. In Melgarejo, L. M. (ed.), *Granadilla (Passiflora ligularis Juss): Caracterización Ecofisiológica del Cultivo*. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/84150?show=full>
- Rojano, B. A., Zapata-Acosta, K., Cortés-Correa, F.B.** (2012). Capacidad atrapadora de radicales libres de *Passiflora mollissima* (Kunth) LH Bailey (curuba). *Revista Cubana de Plantas Medicinales*, 17, 408-419.
- Salazar-Parra, C., Aguirreolea, J., Sánchez-Díaz, M., Irigoyen, J. J., Morales, F.** (2012). Photosynthetic response of Tempranillo grapevine to climate change scenarios. *Annals of Applied Biology*, 161, 277-292. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00572.x>
- Sandoval, D., Rada, F., Sarmiento, L.** (2019). Stomatal response functions to environmental stress of dominant species in the tropical Andean paramo. *Plant Ecology & Diversity*, 12(6), 649-661. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1683094>
- Sawicki, M., Jacquens, L., Baillieul, F., Clément, C., Vaillant-Gaveau, N., Jacquard, C.** (2015). Distinct regulation in inflorescence carbohydrate metabolism according to grapevine cultivars during floral development. *Physiologiae Plantarum*, 154, 447-467. <https://doi.org/10.1111/ppl.12321>
- Segura, S. D., Coppens, G., Ocampo, C. H., Ollitrault, P.** (2005). Isozyme variation in *Passiflora* subgenus Tacsonia: geographic and interspecific differentiation among the three most common species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52, 455-463. <https://doi.org/10.1007/s10722-005-2255-z>
- Simirgiotis, M. J., Schmeda-Hirschmann, G., Bórquez, J., Kennelly, E. J.** (2013). The *Passiflora tripartita* (Banana Passion) fruit: A source of bioactive flavonoid C-glycosides isolated by HSCCC and characterized by HPLC-DAD-ESI/MS/MS. *Molecules*, 18, 1672-1692. <https://doi.org/10.3390/molecules18021672>
- Solarte, M. E., Melgarejo, L. M., Martínez, O., Hernández, M. S., Fernández-Trujillo, J. P.** (2014). Fruit quality during ripening of Colombian guava (*Psidium guajava* L.) grown at different altitudes. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 12(2), 669-675.
- Turnbull, M. H., Murthy, R., Griffin, K. L.** (2002). The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant Cell and Environment*, 25, 1729-1737. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00947>

Artículo original

Una nueva especie de *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, Antioquia, Colombia

A new species of *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) from Las Orquídeas National Natural Park (Antioquia, Colombia)

Diego Giraldo-Cañas*, Gaspar Morcote-Ríos

Herbario Nacional Colombiano (COL), Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia

Resumen

Como resultado de recientes estudios en especies sudamericanas de Poaceae, se describe una especie nueva de bambú leñoso, *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas. Esta especie es endémica de una pequeña área del Parque Nacional Natural Las Orquídeas (cordillera Occidental andina, Antioquia, Colombia). De acuerdo con los lineamientos de la UICN sobre especies amenazadas, la nueva especie se ubica en la categoría “En peligro” (EN). Así, el género *Aulonemia* queda representado en la flora de Colombia por nueve especies, cuatro de las cuales son endémicas (*A. antioquiensis* Giraldo-Cañas, *A. bogotensis* L. G. Clark, *A. pumila* L. G. Clark & Londoño y *A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark). La nueva especie es fenotípicamente afín a *A. ximenae* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell y a *A. pumila* L. G. Clark & Londoño, cuyas características diferenciadoras explicamos aquí. Se presentan las características micromorfológicas y anatómicas de estructuras vegetativas y reproductivas, así como el análisis de los fitolitos, con base en microscopía óptica (MO) y electrónica de barrido (MEB).

Palabras clave: Arthrostylidiinae; Bambúes leñosos; Flora de Colombia; Gramíneas andinas; Parque Nacional Natural Las Orquídeas.

Abstract

As a result of recent studies of South American species of Poaceae, we describe here a new species of woody bamboo, *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas. This species is endemic to a small area from Las Orquídeas National Natural Park (Andean Western Cordillera, Antioquia, Colombia). Based on IUCN criteria, the new species is categorized as “Endangered” (EN). Thus, a total of nine species of *Aulonemia* are currently known in Colombia, with four endemic species (*A. antioquiensis* Giraldo-Cañas, *A. bogotensis* L. G. Clark, *A. pumila* L. G. Clark & Londoño, and *A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark). The new species mostly resembles *A. ximenae* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell and *A. pumila* L. G. Clark & Londoño, whose features are given for comparison. The micromorphological and anatomical characteristics of vegetative and reproductive structures are presented, and phytoliths are analyzed using optical (OM) and scanning electron microscopy (SEM).

Keywords: Arthrostylidiinae; Woody bamboos; Flora of Colombia; Andean grasses; Las Orquídeas National Natural Park.

Introducción

Aulonemia Goudot es un género de bambú leñoso neotropical disyunto, cuya distribución comprende desde el sur de México hasta el sur de Brasil (incluido el escudo guayanés). Su mayor diversidad se encuentra en la región andina, desde Venezuela hasta Bolivia

Citación: Giraldo-Cañas D & Morcote-Ríos G. Una nueva especie de *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, Antioquia, Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):378-393, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3189>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Diego Giraldo Cañas;
dagiraldoc@unal.edu.co

Recibido: 27 de marzo de 2025

Aceptado: 19 de junio de 2025

Publicado en línea: 25 de junio de 2025



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

(Judziewicz *et al.*, 1999), y de él se conocen entre 43 y 50 especies (Viana & Filgueiras, 2014; Ruiz-Sánchez *et al.*, 2021; de Jesus-Costa *et al.*, 2024; Jiménez-Pérez *et al.*, 2025). El género pertenece a la subtribu Arthostylidiinae de las Bambuseae (Judziewicz *et al.*, 1999). *Aulonemia* se caracteriza por sus rizomas paquimorfos, hojas pseudopetioladas, láminas generalmente reflexas, una región ligular conspicuamente fimbriada, inflorescencias en panojas terminales, espiguillas lateralmente comprimidas, antecios que se desarticulan por encima de las glumas, las cuales son persistentes y desiguales, así como por sus lemas plurinervadas y la presencia de tres estambres por antecio fértil (Judziewicz *et al.*, 1999; Viana & Filgueiras, 2014; Ruiz-Sánchez *et al.*, 2021; de Jesus-Costa *et al.*, 2024; Jiménez-Pérez *et al.*, 2025).

Varias especies de *Aulonemia* son un componente clave en algunos ambientes húmedos de montaña (bosques y páramos), generalmente por encima de los 2000 m de elevación (Judziewicz *et al.*, 1999; Giraldo-Cañas, 2010a, 2013, 2014). Cabe destacar que algunas de ellas se usan en la elaboración de instrumentos musicales tradicionales (flautas, rondadores, zampoñas), en arreglos florales y artesanías (cestería, cortinas, lámparas, móviles, utensilios de cocina y de casa), en la elaboración de instrumentos para cazar y pescar (cerbatanas, flechas), y en la construcción (cercas, chambranas, revestimientos y decoración de interiores) (Giraldo-Cañas, 2010b, 2013). Como parte de los estudios recientes de varios grupos de gramíneas neotropicales (Giraldo-Cañas, 2016, 2022, 2023; Giraldo-Cañas *et al.*, 2025; Peterson *et al.*, 2018; Peterson & Giraldo-Cañas, 2022; Snow *et al.*, 2022), se da a conocer una nueva especie andina de *Aulonemia*, con el fin de contribuir a la taxonomía y la sistemática de las Poaceae, principalmente de las especies sudamericanas.

Materiales y métodos

Estudios exomorfológicos y concepto de especie

El análisis morfológico y la descripción de la especie que se describe se hicieron mediante los métodos convencionales de la taxonomía y la sistemática biológicas (Lawrence, 1962; Cerón-Martínez, 2015; Sosef *et al.*, 2021). Se siguió el concepto morfológico de especie basado en los postulados expuestos en McDade (1995), Wiens & Servedio (2000) y Sosef *et al.* (2021). La denominación de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales se basó en la terminología clásica agrostológica, excepto en lo que tiene que ver con los términos **caña** (= culmo), **entrenudo** (= internodio), **estolonífero** (= cundidor), **nervios** (= venas), **aparatos estomáticos** (al describir los estomas se utilizó el término *aparatos estomáticos*, el cual incluye las células oclusivas, las células subsidiarias, el ostíolo o estoma, así como la cámara subestomática), **espodograma** (= ensamble de células), **tricomas** (= pelos), **asperezas** (término empleado para referirse en forma conjunta a agujones y ganchos), **fitolitos** (= biolitos, microfítolitos o silicofítolitos), **panoja** (= panícula o paniculodio), **espiguilla** (= espícula o florescencia), **lema** (= lemma), **antecio** (= flósculo) y **cariopsis** (= cariopse o cariósida) (Giraldo-Cañas *et al.*, 2025). Los términos escritos en negrilla corresponden a las formas en español adoptadas en la agrostología moderna (Giraldo-Cañas *et al.*, 2025). Se revisó la literatura concerniente al género *Aulonemia*, haciendo énfasis en las descripciones, las ilustraciones y los protólogos de todos los binomios relacionados con este género, así como el análisis de numerosos materiales tipo. La categoría de riesgo de extinción para la nueva especie se estimó con base en los lineamientos de la UICN (2022), aunque los atributos de extensión de presencia (EOO) y área de ocupación (AOO) no se pudieron calcular, ya que se necesitan como mínimo tres puntos de muestreo y solo se conoce uno de esta nueva especie. Los acrónimos de los herbarios se abreviaron de acuerdo con Thiers (2025).

Estudios micromorfológicos y anatómicos de cañas, hojas, espiguillas, antecios y fitolitos

Las muestras de cañas, hojas, espiguillas, brácteas y antecios se obtuvieron de material seco de herbario y las observaciones se hicieron con los microscopios óptico “MO”

del Instituto de Ciencias Naturales y el electrónico de barrido “MEB” (Fei, referencia Quanta 200) del sistema de laboratorios de la Universidad Nacional de Colombia (sede Bogotá). Las muestras observadas con el MEB se montaron en microdiscos metálicos recubiertos con una cinta de doble faz, lo que permitió la adherencia de las muestras tanto vegetativas (cañas y hojas) como reproductivas (espiguillas, pedicelos, brácteas, antecios, estambres). Dichos discos se sometían a una metalización con una lluvia de oro-paladio en un metalizador Quorum Q150 R, modelo SC-500. Cabe destacar que las hojas (vainas y láminas) obtenidas para las observaciones con el MO y el MEB correspondían a la antepenúltima hoja de una innovación fértil, en tanto que las estructuras reproductivas correspondían a panojas maduras. Las hojas y las cañas se limpiaron con agua destilada y detergente comercial, con el fin de eliminar materiales ajenos a las muestras vegetativas. Los fitolitos se obtuvieron a partir de la calcinación de hojas y cañas, la cual consiste en la carbonización del material vegetal en una mufla a 500 °C durante tres horas. Las cenizas se dejaban enfriar en el interior de la mufla por espacio de 12 horas para evitar que los cristales obtenidos se rompieran, pues se corre el riesgo de que se sequen si se sacan inmediatamente después de la calcinación. Las cenizas así obtenidas se lavaron con ácido clorídrico (HCl) al 10 % y se sometieron a baño maría a 70 °C por espacio de 20 minutos; posteriormente, las muestras se centrifugaron a 3.500 rpm durante cinco minutos. Los decantados obtenidos se lavaron con agua destilada y luego se centrifugaron nuevamente en las mismas condiciones ya descritas. A los nuevos decantados se les agregó 10 ml de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 25 %, se les sometió nuevamente a baño maría y a centrifugación en las mismas condiciones mencionadas y luego se les adicionaron 10 ml de alcohol al 90 % con el fin de eliminar rastros del peróxido, y se centrifugaron nuevamente en las mismas condiciones. Los decantados así obtenidos se montaron en laminillas permanentes en medio de montaje Entellan™ nuevo, el cual permite que las muestras se observen nítidamente y se conserven por muchos años. Estas laminillas se emplearon para las observaciones con el MO y se registraron y catalogaron en la colección de fitolitos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia con los códigos ICN-MHN-FIT 1487 e ICN-MHN-FIT 1488. En algunos casos, además de las muestras separadas de fitolitos, se obtuvieron también fragmentos de diversos tejidos (de hojas y cañas) con las estructuras hísticas conservadas, los cuales corresponden a espodogramas, toda vez que son residuos estructurales que resultan de incinerar tejidos vegetales (Font-Quer, 1993). La terminología para los fitolitos y las demás estructuras morfológicas y anatómicas está basada en Morcote-Ríos *et al.* (2015, 2025) y Giraldo-Cañas *et al.* (2025).

Resultados y discusión

***Aulonemia antioquensis* Giraldo-Cañas, sp. nov. TIPO:** COLOMBIA. Antioquia. Municipio de Abriaquí, Parque Nacional Natural Las Orquídeas, cumbres de la cuchilla de Morro Pelao, accediendo por La Mina, en páramo, 3480 m, 6°36'55,1"N–76°9'45,8"O, 6 de febrero de 2012 (fl), J. Betancur *et al.* 16213 (holotipo: COL-634252!; isotipos COL-634249!, COL-634250!, COL-634251!, MO-2996289!, NY-01393363!). **Figuras 1–9.**

Diagnosis. *Herbae bambusiformes, profuse ramosae, erectae, ad apicem versus arcuatae. Culmi erectae, lignosae, cylindricae, fistulae, ramosae, glabrae (sine papillis vel verrucis), divergentes, culmi terminales graciles. Folia laxa, nonauriculatae; vaginis persistentibus, nonfimbriatis, subtus pubescentibus, adaxialiter glabris, papillois, margine villosis; ligulae fimbriatae ad summum apicem, fimbriae applanatae, recurvae, numerosae, dense dispositae; lamina plana, reflexiva, lanceolata, acuminata, margine armata, glabra et papillosa in parte adaxiali (papillae simplices), in parte abaxiali breviter et dense pubescentes; laminae deciduae in partes proximales et mediae crurum, in supernis partibus persistentes; laminae pseudopetiolatae, pseudopetiolae breviter utrinque pubescentes. Inflorescentiis terminalibus exsertis, paniculis laxa, erectis, spiculae superne erectis et spiculis proximalibus plerumque reflexis; ramis capillaribus; pedunculis*

ramisque pedicellis conspicue pubescentibus. Spiculae lateraliter compressae, robustae, dense dispositae et densissimae, breves pubescentes, cupreo-brunneae, pedicellatae, aristatae (arista leviter sinuosis et brevibus pubescentibus, papillosis, papillis simplicibus et numerosis); glumae, lemmata et paleas a parte abaxiali pluribus trichomatibus unicellulares conspicue ornatis; glumae 2, inaequales, scariosae, fragiles; 3–4 flosculos per spiculum; gluma inferior lanceolata, margine villosa, 3–5-nervia; gluma superiora lanceolata, 5-nervia; lemmata lanceolata, scariosa, subtus pubescentia et opaca, adaxialiter glabro-glabrescente, fere tota longitudine quamvis ad apicem breviter pubescens, nitida, 7–9-nervia; palea lanceolata, integra, acuta, mutica, scariosa, nitida, subtus glabra-glabrescentia, in tota fere extensione quamvis apicem versus breviter pubescentia, adaxialiter glabro-glabrescens, 1-nervia; lodiculis 3, scariosis, translucetibus, glabris, asymmetricis et ad apicem leviter lobatis; stigmatibus 2, sparse ramosis, ramis stigmaticis brevissimis et sinuosis; stamina 3, antherae conspicue reticulatae.



Figura 1. *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas (holotipo)

Descripción. Hierbas terrestres, bambusiformes, gregarias, profusamente ramificadas, de 1,0–1,6 m de alto, erectas, arqueadas en sus extremos distales; **rizomas** cortos, paquimorfos. **Cañas** erectas, leñosas, cilíndricas, fistulosas, ramificadas (una rama por nudo), glabras (sin papilas ni verrugas), divergentes, longitudinalmente estriadas, las estrías apenas perceptibles a simple vista, perceptibles a gran aumento (80–100X), las cañas terminales delgadas (1,9–3,6 mm de diámetro); **nudos** ligeramente surcados, de 0,5–1,0 mm de longitud, castaños, glabros a más comúnmente cortos y escasos o densamente pubescentes, los tricomas simples; **entrenudos** pajizos (los distales opacos,



Figura 2. Detalles morfológicos de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas. **A.** Región ligular. **B.** y **C.** Ramificaciones de la panoja con espiguillas. **D.** Espiguillas y antecios. **E.** Glumas, lemas y páleas (todo del holotipo)

los proximales ligeramente brillantes), glabros, de 5,0–14,2 (–17) cm de longitud; **follaje** laxo. **Hojas** conspicuamente distanciadas entre sí, con numerosos haces vasculares, muy próximos entre sí, aurículas ausentes; **vainas** persistentes, de 5,1–9,7 cm de longitud, los nervios conspicuos en ambas caras, no fimbriadas, abaxialmente pubescentes (los tricomas unicelulares, pajizos, ligeramente brillantes, antrorsos, plegados proximalmente y divergentes en sus porciones distales, los de la cara abaxial también con numerosas asperezas antrorsas y numerosas papilas simples), adaxialmente glabras, papilosas (las papilas simples), marginalmente pilosas con numerosos tricomas unicelulares, antrorsos y sinuosos, de hasta 0,9 mm de longitud; **ligulas** fimbriadas en su extremo distal, las fimbrias aplanadas, recurvadas, numerosas, conspicuas, densamente dispuestas, de hasta 1,8 cm de longitud; **láminas** planas, reflexas, lanceoladas, acuminadas, armadas marginalmente con diminutas asperezas antrorsas (dichas asperezas pueden estar acompañadas de tricomas marginales unicelulares, antrorsos, pajizos, ligeramente brillantes, de hasta 0,6 mm de longitud), con numerosos nervios (los nervios muy próximos entre sí y conspicuos en ambas caras), glabras y papilosas en la cara adaxial (las papilas simples), corta y densamente pubescentes en la cara abaxial (los tricomas en forma y color como los de las vainas aunque conspicuamente más cortos y menos numerosos por área foliar, tricomas acompañados de papilas simples, las cuales son más numerosas en la cara abaxial que en la adaxial), de 5,5–8,0 × 0,7–1,0 cm, láminas caducas en las porciones proximales y medias de las cañas, persistentes en las porciones distales; láminas pseudopeciolas, el pseudopeciolo de 1,1–2,0 mm de longitud y cortamente pubescente en ambas caras (sus tricomas en forma y color como los de las vainas aunque conspicuamente más cortos y menos numerosos). **Inflorescencias** terminales, exertas, constituidas por panojas laxas (cada panoja con 19–41 espiguillas), erectas, de 10–17 cm de longitud, con las espiguillas distales erectas y las proximales generalmente reflexas; cada panoja con 3–5 ramificaciones primarias de hasta 3,2 cm de longitud, las ramificaciones capilares; pedúnculos,

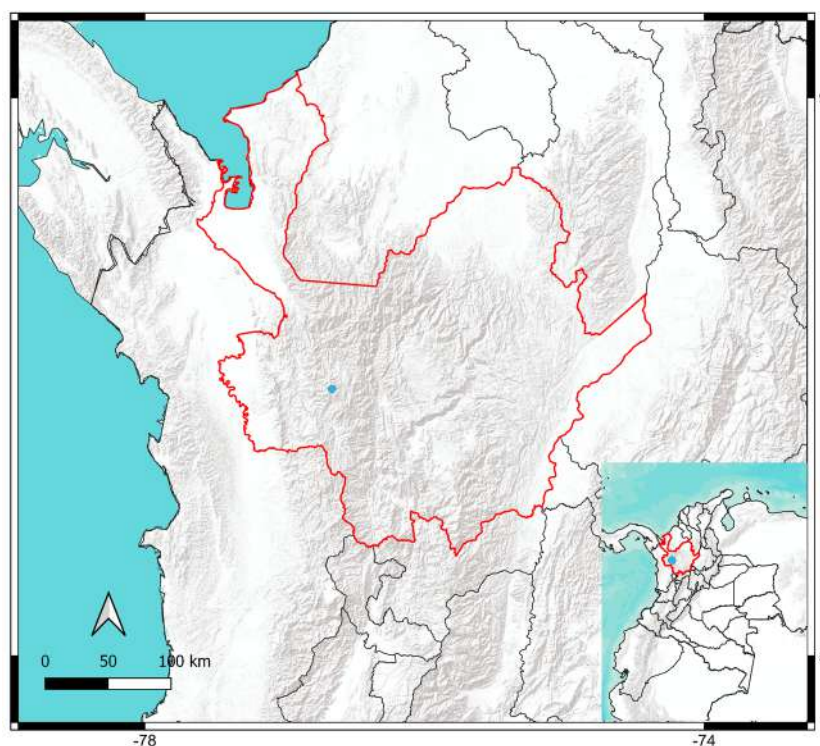


Figura 3. Distribución de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas (Parque Nacional Natural Las Orquídeas, cordillera Occidental, Antioquia, Colombia).

ramificaciones y pedicelos conspicuamente pubescentes (los tricomas unicelulares, muy similares en forma, color y disposición a los de las vainas, aunque un poco más largos). **Espiguillas** lateralmente comprimidas, robustas, densamente dispuestas y muy próximas entre sí, cortamente pubescentes, café-cobrizas, corta o conspicuamente pediceladas (los pedicelos de 0,5–5,0 mm de longitud), aristadas (las aristas ligeramente sinuosas y cortamente pubescentes, papilosas, las papilas simples y numerosas), de 1,8–2,1 × 0,25–0,45 cm (en la longitud de las espiguillas están incluidas las aristas); las glumas, las lemas y las páleas conspicuamente ornamentadas en la cara abaxial con numerosos tricomas unicelulares, asperezas, papilas simples y fitolitos (los tricomas y las asperezas antrorsos); **glumas** 2, desiguales en longitud, escariosas, fácilmente quebradizas; **antecios** 3–4 por espiguilla (los proximales muy cercanos entre sí, los distales separados), desarticulándose por encima de las glumas persistentes; en una misma espiguilla puede haber antecios funcionales y atrofiados, estos últimos son más cortos que los funcionales y dispuestos únicamente en el extremo distal de las espiguillas, antecios funcionales perfectos; **gluma inferior** lanceolada, abaxialmente pubescente y opaca, adaxialmente glabra y brillante, marginalmente pilosa (los tricomas unicelulares y antrorsos), 3–5-nervia, de 4,5–5,5 ×

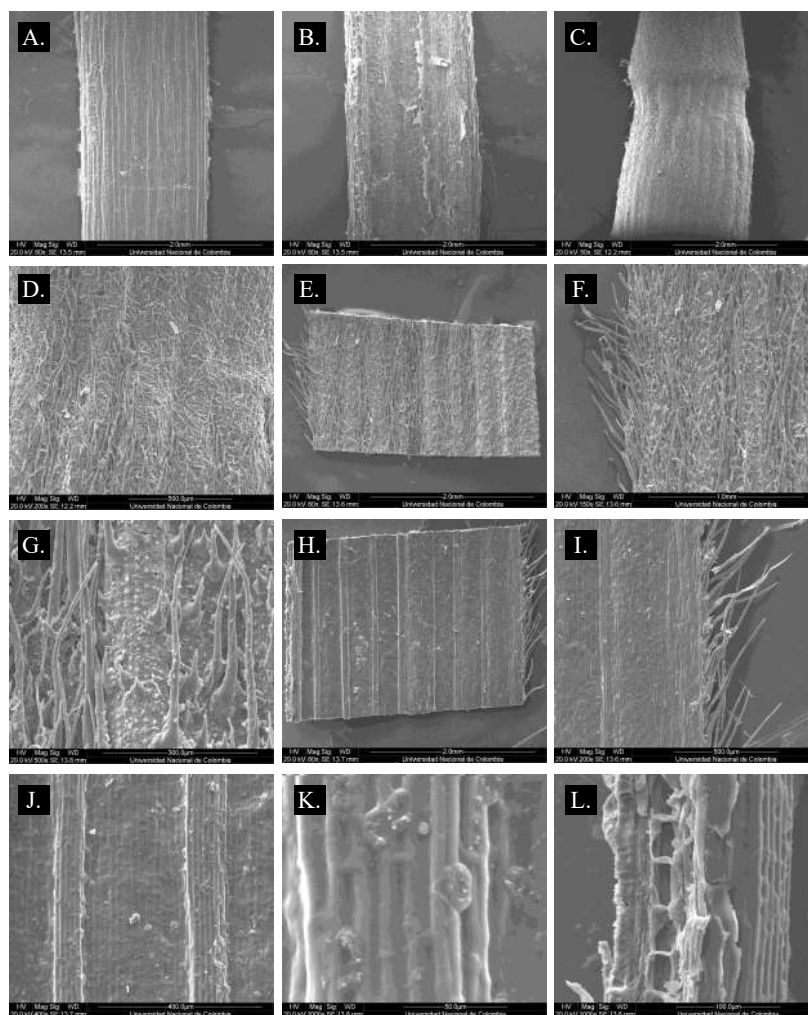


Figura 4. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). **A.** Caña (vista externa). **B.** Caña (vista interna en corte longitudinal). **C.** Nudo. **D.** Detalle del indumento de un nudo. **E., F. y G.** Vaina foliar (cara abaxial). **H., I., J., K. y L.** Vaina foliar (cara adaxial) (todo del holotipo)

1,7–1,9 mm, aristada, la arista de 8,0–9,0 mm de longitud; **gluma superior** lanceolada, abaxialmente pubescente y opaca, adaxialmente glabra y brillante, 5-nervia, de 7,0–7,2 × 2,3–2,6 mm, aristada, la arista de 6,0–6,5 mm de longitud; **lemas** lanceoladas, escariosas, abaxialmente pubescentes y opacas, adaxialmente glabras-glabrescentes en casi toda su longitud aunque en su extremo distal cortamente pubescentes, brillantes, 7–9-nervias, de 7,0–8,0 × 3,0–3,2 mm, aristada, la arista de 4,9–6,0 mm de longitud; **pálea** lanceolada, entera, aguda, mítica, escariosa, brillante, abaxialmente glabra-glabrescente en casi toda su extensión, aunque en su extremo distal cortamente pubescente, adaxialmente glabra-glabrescente, 1-nervia, de 7,0–7,5 × 1,4–1,6 mm; **lodículas** 3, escariosas, translúcidas, glabras, de 1,0–1,2 mm de longitud, asimétricas y ligeramente lobuladas en su extremo distal; **estigmas** 2, de 4,0–5,0 mm de longitud, escasamente ramificados, las ramas estigmáticas muy cortas y sinuosas; **estambres** 3, anteras de 3,0–3,5 × 0,42–0,54 mm, tecas adnatas, paralelas y conspicuamente reticuladas. **Cariopsis** no vista.

Etimología. Esta especie solo se conoce de Antioquia, uno de los departamentos más biodiversos de Colombia, de ahí deriva su epíteto específico.

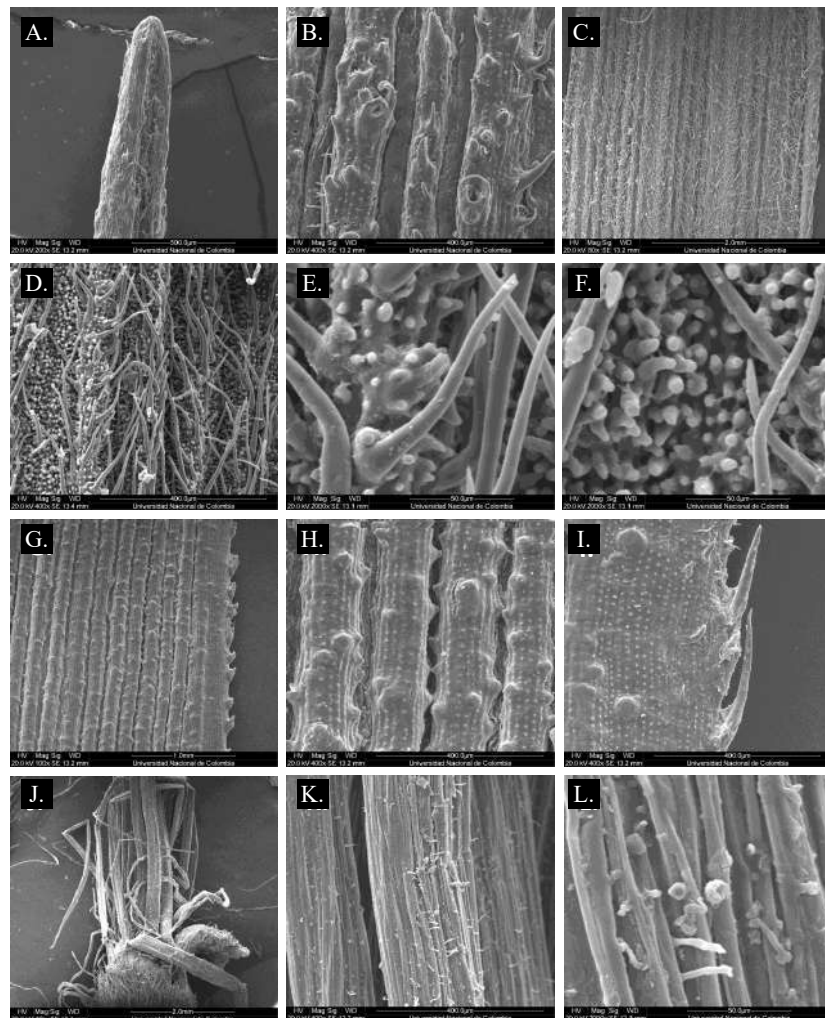


Figura 5. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). **A.** y **B.** Porción distal de una lámina foliar. **C., D., E.** y **F.** Lámina foliar (cara abaxial). **G., H.** y **I.** Lámina foliar (cara adaxial). **J.** Fimbrias de la región ligular. **K.** y **L.** Detalles de una fimbria de la región ligular (todo del holotipo)

Distribución geográfica y ecológica. *Aulonemia antioquensis* es una especie endémica del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, el cual está ubicado en la cordillera Occidental andina (vertiente occidental) de Antioquia (Colombia) (**Figura 3**); solo se conoce de esta localidad y es propia de páramo (3400–3480 m de altitud), donde se entremezcla con *Espeletia occidentalis* A. C. Sm. (Asteraceae), *Guzmania mosquerae* (Wittm.) Mez, *Puya antioquensis* L. B. Sm. & Read (Bromeliaceae), *Lophosoria quadripinnata* (J. F. Gmel.) C. Chr. (Dicksoniaceae), *Vaccinium floribundum* Kunth (Ericaceae), *Paepalanthus alpinus* Körn (Eriocaulaceae), *Paramochloa effusa* (Kunth) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá (Poaceae) y *Arcytophyllum* sp. (Rubiaceae). En los alrededores de la franja altoandina se establecen bosques dominados por varias especies arbóreas de los géneros *Brunellia* (Brunelliaceae), *Clusia* (Clusiaceae), *Weinmannia* (Cunoniaceae), *Persea* (Lauraceae) y *Ternstroemia* (Pentaphylacaceae) [descripción ecológica basada en J. Betancur et al. 16123, 16125, 16143, 16152, 16177, 16182, 16184, 16197, 16200, 16213 (COL, NY)].

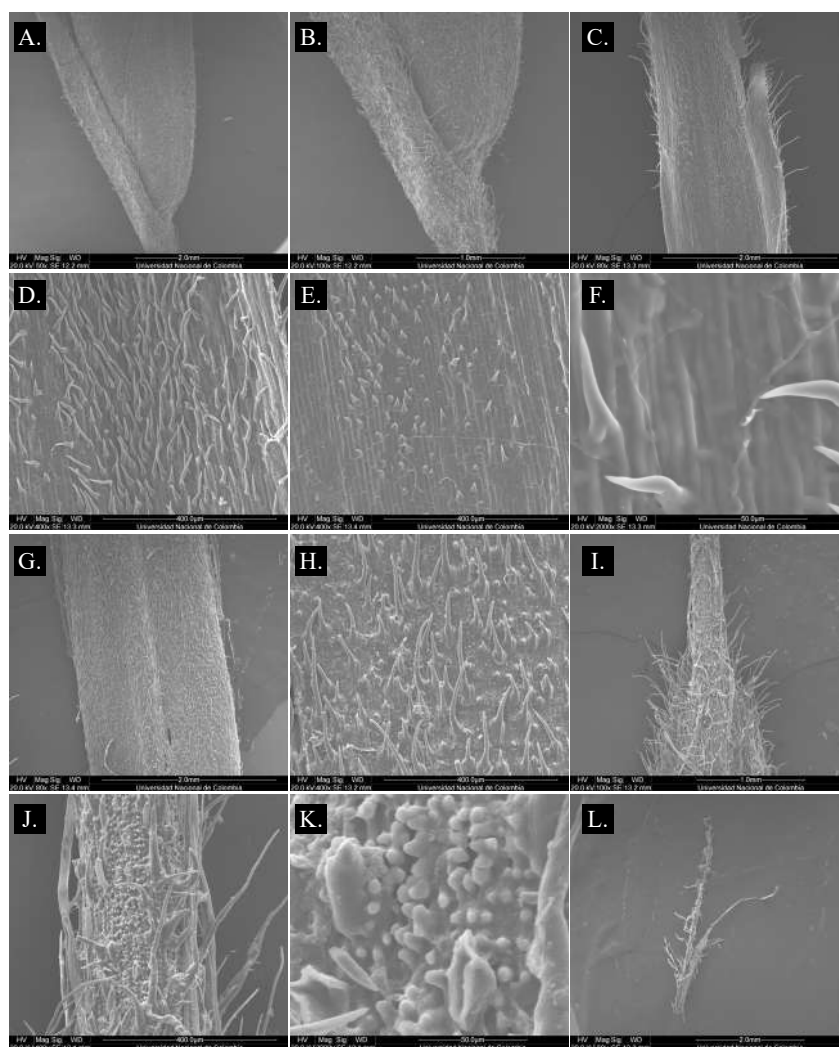


Figura 6. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). **A.** y **B.** Porción proximal de una espiguilla. **C., D., E.** y **F.** Detalles de una gluma inferior (cara abaxial). **G.** y **H.** Detalle de una gluma superior (cara abaxial). **I., J.** y **K.** Detalle de una arista de una gluma superior (cara abaxial). **L.** Estigma (todo del holotipo)

Conservación y amenazas. Dado que esta especie solo se conoce del holotipo y sus isotipos, no se pudieron calcular las áreas AOO y EOO. No obstante, *A. antioquensis* podría categorizarse “En peligro” (EN) [C2a (ii), b], dadas su rareza demográfica y su pequeña área de distribución geográfica; además, esta especie crece en un área sujeta a variadas presiones antrópicas (deforestación por ampliación de la frontera agropecuaria, extracción de leña y madera y presencia de especies invasoras, principalmente varios representantes de Poaceae), lo cual coincide con observaciones previas para otros grupos de plantas de la misma localidad (**Baca-Gamboa et al., 2021**). Es curioso que en el libro *Lista roja de plantas vasculares endémicas de la alta montaña de Colombia*, recientemente publicado, no se mencione a ninguna especie de Poaceae colombiana en las diferentes categorías de la lista roja (**Baca-Gamboa et al., 2021**). Por otra parte, es necesario destacar que en el Parque Nacional Natural Las Orquídeas recientemente se han descubierto numerosas nuevas especies de varias familias, entre ellas, Araceae, Araliaceae, Athyriaceae, Campanulaceae, Cleomaceae, Cunoniaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Lauraceae, Magnoliaceae,

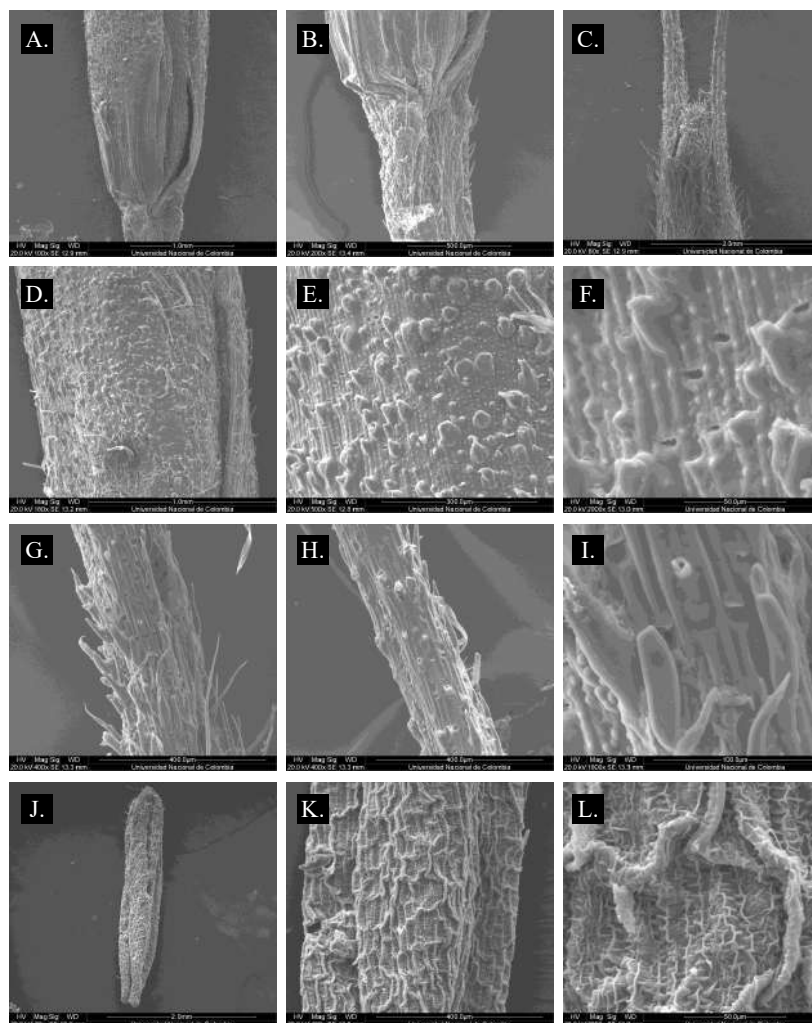


Figura 7. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). **A** y **B**. Porción proximal de un antecio fértil. **C**. Porción distal de un antecio fértil. **D**, **E**, y **F**. Detalles de la porción media de una lema. **G**, **H**, e **I**. Detalle de la arista de una lema. **J**, **K**, y **L**. Antera y detalles de la misma (todo del holotipo)

Marcgraviaceae, Myristicaceae, Orchidaceae, Pentaphylacaceae, Sabiaceae y Solanaceae. Por esto, y por su gran biodiversidad, el Parque Nacional Natural Las Orquídeas, con sus 2.476 especies vasculares documentadas, es fundamental para entender, conocer y conservar la flora andina (**Pedraza-Peñalosa & Betancur, 2015**).

Comentarios. Con la descripción de esta nueva entidad, se eleva a nueve el número de especies de *Aulonemia* en Colombia, cuatro de las cuales son endémicas de este país (*A. antioquensis* Giraldo-Cañas, *A. bogotensis* L. G. Clark, *A. pumila* L. G. Clark &

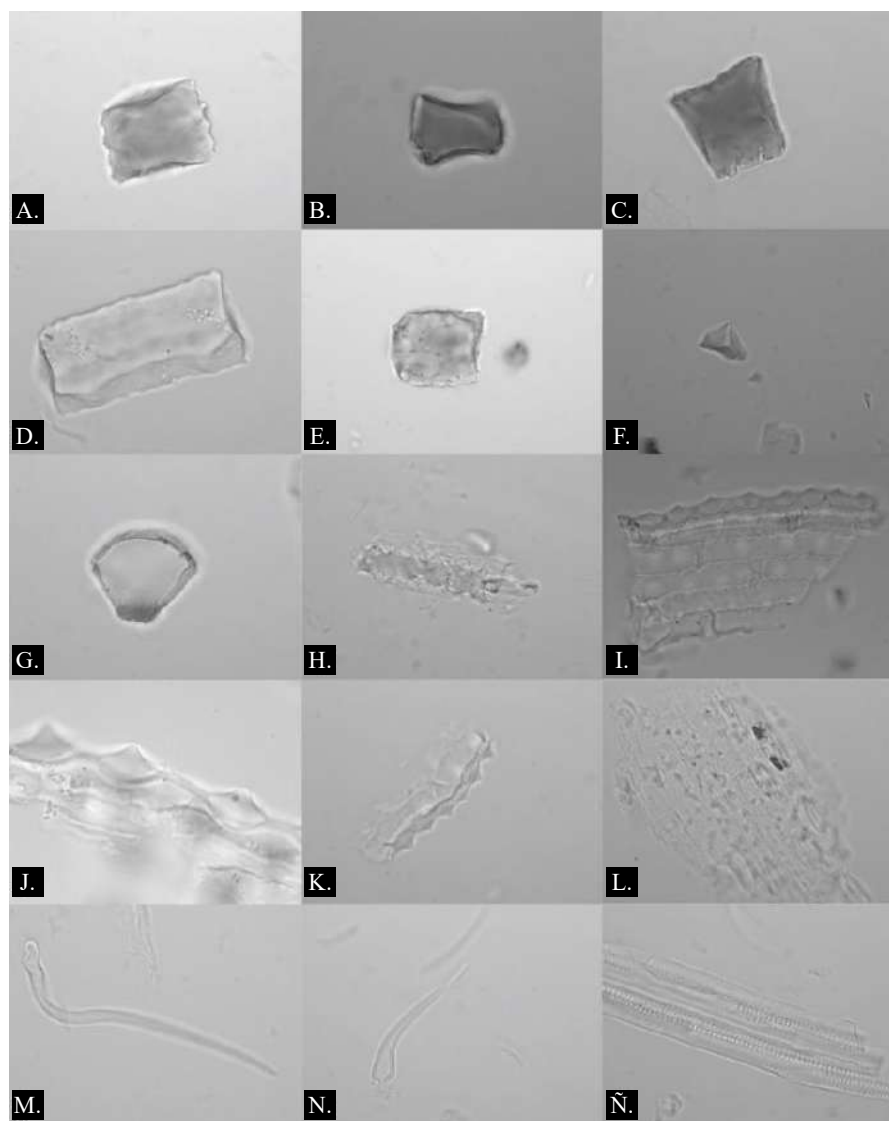


Figura 8. Fitólitos en hojas (imágenes obtenidas al microscopio óptico). **A-E.** Células prismáticas. **A.** Longitud mayor: 39,2 μm , ancho: 36,2 μm . **B.** Longitud mayor: 52,8 μm , ancho: 40,8 μm . **C.** Longitud: 50,4 μm , ancho: 38,4 μm . **D.** Longitud mayor: 91,2 μm . **E.** Longitud mayor: 40,8 μm , longitud menor: 33,6 μm . **F.** Fitólito piramidal (longitud mayor: 26,4 μm). **G.** Célula buliforme (longitud: 38,4 μm , ancho: 50,4 μm). **H.** Célula epidérmica larga dentada (longitud mayor: 50,4 μm). **I.** Espodograma de células epidérmicas y células mamiformes (longitud mayor: 260 μm). **J.** Espodograma de fitólitos mamiformes (longitud mayor: 70,5 μm). **K.** Espodograma de células mamiformes (longitud mayor: 100 μm). **L.** Espodograma de aparatos estomáticos elipsoides (longitud mayor: 31,2 μm , ancho: 14,4 μm). **M-N.** Microtricomos unicelulares (longitud mayor: 76,8 μm). **Ñ.** Elementos de conducción (40x) (todo del holotipo)

Londoño y *A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark). Por otra parte, el recolector de los materiales tipo de *A. antioquiensis* (J. Betancur), determinó dichos materiales como *Chusquea tessellata* Munro (**Figura 1**), a pesar de que ambos géneros son muy diferentes, incluso sobre la base de caracteres morfológicos gruesos, y además pertenecen a subtribus diferentes (Judziewicz *et al.*, 1999).

Características micromorfológicas y anatómicas en vista paradermal

Cañas, entrenudos y nudos. Las cañas son leñosas, ramificadas, cilíndricas y fistulosas (**Figura 4**). Por su parte, los entrenudos son glabros y sin ornamentos, tanto externa como internamente en corte longitudinal (ausencia de tricomas, papilas y verrugas), longitudinalmente estriados, las estrías apenas perceptibles a simple vista, perceptibles a gran aumento (80–100X) (**Figura 4**). Los nudos son ligeramente surcados, glabros a más comúnmente corta y escasa o densamente pubescentes, siendo los tricomas unicelulares, simples y antrorsos (**Figura 4**). **Hojas (vainas y láminas).** Los haces vasculares foliares son numerosos, muy próximos entre sí, conspicuamente visibles en ambas caras (tanto en las vainas como en las láminas), muy ornamentados en la cara abaxial con numerosos tricomas unicelulares simples, asperezas antrorsas y abundantes papilas simples (**Figuras 4 y 5**). En la cara adaxial solo están presentes las papilas (estas son muy numerosas) y hay escasas asperezas, mientras que están ausentes los tricomas (**Figuras 4 y 5**). **Tricomas.** Éstos corresponden a macrotricomas simples y unicelulares, generalmente muy abundantes en nudos y en la cara abaxial de vainas y láminas foliares, así como en los ejes de las inflorescencias y en las espiguillas (**Figuras 4 y 5**). No se observaron microtricomas bicelulares en ninguna estructura, ni vegetativa ni reproductiva. **Asperezas (aguijones y ganchos).** Las asperezas son muy abundantes en la cara abaxial de vainas y láminas foliares (poco frecuentes en la cara adaxial), así como en la cara abaxial de glumas, lemas y páleas (**Figuras 4 y 5**). **Células epidérmicas largas y cortas.** Las células epidérmicas, tanto largas como cortas, poseen paredes anticlinales con borde sinuoso; las células largas son las que constituyen gran parte de la epidermis entre las zonas intercostales. Dichas células son fácilmente visibles en la cara adaxial de vainas y láminas foliares, ya que en la cara abaxial hay una gran cantidad de macrotricomas, asperezas y papilas, lo cual dificulta la visualización de las células epidérmicas largas y cortas (**Figuras 4 y 5**). **Papilas.** Las papilas son numerosas y simples (no ramificadas), tanto en la cara abaxial como en la adaxial de vainas y láminas foliares, así como en la cara abaxial de glumas, lemas y páleas (**Figuras 4–7**). **Aparatos estomáticos.** Los aparatos estomáticos son elipsoides, muy abundantes en la cara abaxial de vainas y láminas foliares, y también están presentes en glumas, lemas y páleas, pero en menor número por unidad de área. No obstante, son de difícil observación, toda vez que se encuentran protegidos por una gran cantidad de macrotricomas simples, asperezas y papilas (**Figuras 4–7**). **Glándulas.** No vistas.

Fitolitos

Fitolitos en hojas. El tejido foliar presenta una amplia variedad de morfologías, predominando las células largas y cortas de naturaleza prismática con bordes sinuosos (paredes anticlinales unduladas) y en algunas se presentan proyecciones cortas y agudas. Por otra parte, se registraron células buliformes en baja densidad (**Figura 8**). También están presentes los microtricomas unicelulares y las células epidérmicas largas y cortas con bordes sinuosos, así como aparatos estomáticos elipsoides (**Figura 8**), los cuales son comunes en representantes de las Bambusoideae (Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025).

Fitolitos en cañas. Las cañas presentan una alta densidad de un único tipo de estructuras silíceas, representado por espodogramas constituidos por células largas y cortas (**Figura 9**).

Es necesario destacar que no se observaron fitolitos halteriformes (ni simples ni complejos), los cuales son más comunes en representantes de las subfamilias Aristidoideae, Chloridoideae, Ehrhartoideae, Panicoideae y Pharoideae, muy raramente presentes en algunas Bambusoideae (p.ej., *Guadua*, *Olyra*, *Pariana*, *Piresia*, *Raddiella*) (Judziewicz *et*

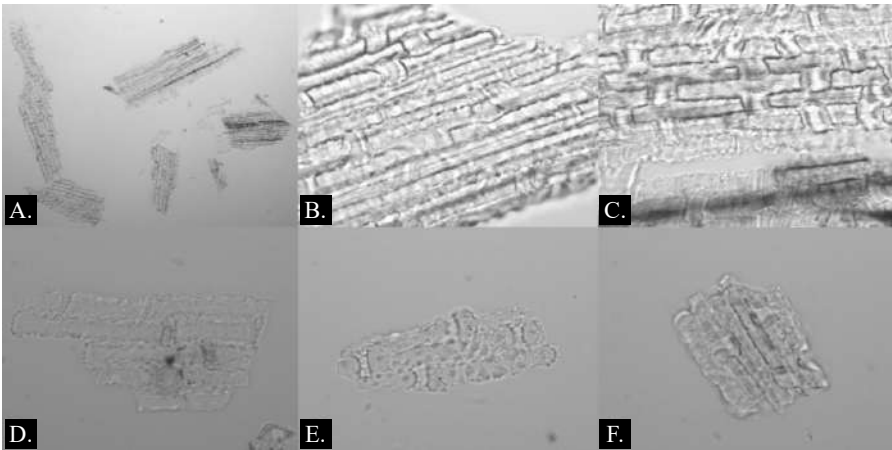


Figura 9. Fitólitos en cañas (imágenes obtenidas al microscopio óptico). **A.** Alta densidad de espodogramas de estructuras silíceas. **B-F.** Espodogramas de células largas y cortas de paredes anticlinales sinuosas (100x) (todo del holotipo).

al., 1999; Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025; Leandro *et al.*, 2019). No se detectaron fitólitos en cruz, los cuales son comunes en varias Bambusoideae y Panicoideae (Judziewicz *et al.*, 1999; Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025) y tampoco se encontraron microtricomas bicelulares, los cuales son frecuentes en numerosos representantes de Panicoideae, Arundinoideae, Bambusoideae y Chloridoideae (Judziewicz *et al.*, 1999, 2013; Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025; Leandro *et al.*, 2019).

Especies fenotípicamente similares

Esta nueva especie es fenotípicamente similar a *A. pumila* L. G. Clark & Londoño (una especie endémica de los Andes sureños de Colombia, Clark & Londoño, 1990; Judziewicz *et al.*, 1999) y a *A. ximenae* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell (una especie andina colombo-venezolana, Clark *et al.*, 2007). No obstante, éstas se pueden separar por varias características, como se detalla en la **Tabla 1**.

Clave para reconocer las especies de *Aulonemia* presentes en Colombia (las dimensiones de las hojas se refieren, en el caso de las especies con entrenudos dimorfos, a las hojas de los entrenudos largos)

- 1. Vainas fimbriadas
- 2. Láminas foliares de 4,0–13,5 cm de ancho
- 3. Espiguillas de 11–16 mm de longitud..... *A. robusta* L.G. Clark & Londoño
- 3'. Espiguillas de 20–38 mm de longitud..... *A. patula* (Pilg.) McClure
- 2'. Láminas foliares de 0,9–2,8 cm de ancho. *A. ximenae* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell
- 1'. Vainas no fimbriadas
- 4. Cañas conspicuamente papilosas.....*A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark
- 4'. Cañas lisas
- 5. Láminas de 12–21 × 1,7–4,5 cm. *A. queko* Goudot
- 5'. Láminas de 1,6–10 × 0,3–1,4 cm
- 6. Espiguillas místicas

7. Gluma inferior 3-nervia, de 3,5–5,5 mm de longitud..... *A. bogotensis* L. G. Clark, Londoño & Kobayashi
- 7'. Gluma inferior 1-nervia, de 1,2–1,5 mm de longitud. *A. trianae* (Munro) McClure
- 6'. Espiguillas aristadas
8. Espiguillas de 7–12 mm de longitud; gluma inferior 1-nervia; pálea de 4,3–6,3 mm de longitud. *A. pumila* L. G. Clark & Londoño
- 8'. Espiguillas de 18–21 mm de longitud; gluma inferior 3–5-nervia; pálea de 7,0–7,5 mm de longitud. *A. antioquiensis* Giraldo-Cañas

Tabla 1. Principales diferencias entre *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas, *A. pumila* L. G. Clark & Londoño y *A. ximenae* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell [fuentes: Clark & Londoño (1990), Clark *et al.* (2007) y Giraldo-Cañas & Morcote-Ríos (este estudio)]. ** Estructuras morfológicas (anteras y lodículas) descritas aquí por primera vez.

Característica	<i>A. antioquiensis</i> Giraldo-Cañas	<i>A. pumila</i> L. G. Clark & Londoño	<i>A. ximenae</i> L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell
Vainas foliares	No fimbriadas	No fimbriadas	Conspicuamente fimbriadas, las fimbrias pectinadas
Región ligular	Fimbriada, las fimbrias de hasta 1,8 cm de longitud	Fimbriada, las fimbrias de hasta 0,6 cm de longitud	Fimbriada, las fimbrias de hasta 1,5 cm de longitud
Pseudopecíolo	1,1–2,0 mm de longitud	1,0–1,5 mm de longitud	2,0–5,0 mm de longitud
Láminas foliares	5,5–8,0 × 0,7–1,0 cm	2,2–6,8 × 0,5–1,4 cm	5,0–17,0 × 0,9–2,8 cm
Ramificaciones de las inflorescencias	Conspicuamente pubescentes	Pubescentes	Lisas a escabriúsculas
Espiguillas	1,8–2,1 cm de longitud	0,7–1,2 cm de longitud	1,3–3,6 cm de longitud
Número de antecios por espiguilla	3–4	2–4	(4)5–9
Gluma inferior	3–5-nervia, 4,5–5,5 mm de longitud, aristada, la arista de 8,0–9,0 mm de longitud	1-nervia, 4,4–8,3 mm de longitud, mítica o aristada, la arista de 5,0–6,0 mm de longitud	1–3(–5)-nervia, 4,0–5,5 (–12) mm de longitud, aristada, la arista de 3,0–5,5 mm de longitud
Gluma superior	5-nervia, 7,0–7,2 mm de longitud, aristada, la arista de 6,0–6,5 mm de longitud	3–5-nervia, 5,5–8,4 mm de longitud, corta o conspicuamente aristada, la arista de 4,0–4,5 mm de longitud	3–5(–7)-nervia, 6,0–8,5 mm de longitud, aristada, la arista de 2,5–5,0 mm de longitud
Lemas	7–9-nervias, 7,0–8,0 mm de longitud, aristadas, la arista de 4,9–6,0 mm de longitud	5–7-nervias, 5,5–9,2 mm de longitud, míticas o aristadas, la arista de 1,5–3,5 mm de longitud	7–11-nervias, 8,0–12,5 mm de longitud, aristadas, la arista de 3,0–5,0 mm de longitud
Pálea	1-nervia, entera, 7,0–7,5 mm de longitud	4-nervia, entera, 4,3–6,3 mm de longitud	2-nervia, bifida, 9,5–10,5 mm de longitud
Lodículas	Ligeramente lobuladas en su extremo distal, glabras	Truncadas, glabras**	Agudas, cilioladas
Anteras	3,0–3,5 × 0,42–0,54 mm	0,9–1,1 × 0,22–0,28 mm**	4,5–5,3 × 0,80–1,00 mm
Ejemplares analizados	Colombia: <i>J. Betancur et al.</i> 16213 (COL, MO, NY).	Colombia: <i>J. Cuatrecasas</i> 11777, 11874 (COL), <i>J. Idrobo et al.</i> 3830 (COL), <i>X. Londoño et al.</i> 379, 382 (COL), <i>B. Ramírez</i> 839 (COL), <i>D. Stancik</i> 2857 (COL).	Colombia: <i>J. Cuatrecasas et al.</i> 12744 (COL), <i>H. García-Barriga & R. Jaramillo-Mejía</i> 19708 (COL), <i>R. Jaramillo</i> 846, 4153 (COL), <i>E. L. Little</i> 8682 (COL), <i>X. Londoño</i> 411 (COL, HUA), 436 (COL), <i>R. W. Pohl</i> 15363, 15472 (COL), <i>F. J. Roldán et al.</i> 434 (COL), <i>J. R. I. Wood</i> 4527, 5064, 5403 (COL). Venezuela: <i>H. G. Barclay & P. Juajibioy</i> 10308 (COL).

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias Naturales, al Herbario Nacional Colombiano (COL) y a la Universidad Nacional de Colombia, por todas las facilidades brindadas para la preparación de este trabajo. Al laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Universidad Nacional de Colombia. A Sebastián Felipe Ramírez Garavito (COL), por la elaboración de la Figura 2. A Andrés Fonseca Cortés (K), por la realización del mapa. Al Comité Editorial y a los evaluadores anónimos, por sus acertados comentarios. Esta contribución se deriva del proyecto “Estudios morfológicos, anatómicos y sistemáticos en gramíneas neotropicales”, inscrito en el Sistema de Investigación (HERMES) de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

Contribución de los autores

DGC: disecciones morfológicas, micromorfológicas y anatómicas, análisis al microscopio óptico y electrónico de barrido, compilación, edición, análisis de la información y escritura del manuscrito; GMR: obtención, preparación, montaje y análisis de los fitolitos, análisis al microscopio óptico, fotografías y revisión del manuscrito

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- Baca Gamboa, A. E., Idárraga-P., Á., Calderón Arias, A. M., Ramírez Padilla, B. R., Pinzón Gómez, C., Castellanos-Castro, C., Castro, C., Mendoza, H., Posada, J. M., Salinas, N. R., García, N., Vargas, Ó. M., Díaz Vasco, O., Vieira Uribe, S. Velásquez Hurtado, W. A. (2021). *Lista roja de plantas vasculares endémicas de la alta montaña de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-Unión Europea.
- Cerón Martínez, C. E. (2015). *Bases para el estudio de la flora ecuatoriana*. Editorial Universitaria, Universidad Central del Ecuador.
- Clark, L. G., Judziewicz, E. J., Tyrrell, C. D. (2007). *Aulonemia ximenae* (Poaceae: Bambusoideae), a new northern Andean species with fimbriate sheath margins. *The Journal of the American Bamboo Society*, 20, 1–6.
- Clark, L. G., Londoño, X. (1990). Three new Andean species of *Aulonemia* (Poaceae-Bambusoideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 77, 353–358. doi: <https://doi.org/10.2307/2399550>
- de Jesus-Costa, C., Tyrrell, C. D., Lage Viana, P., Lobato Afonso, E. A., de Oliveira, L. O., Clark, L. G., Santos-Gonçalves, A. P. (2024). Multi-locus plastid phylogeny of the *Aulonemia* Clade (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Arthrostylidiinae) reveals three new genera of bamboo. *Syst. Bot.*, 49, 334–363. doi: <https://doi.org/10.1600/036364424X17194277229638>
- Font Quer, P. (1993). *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor, S. A.
- Giraldo-Cañas, D. (2010a). Distribución e invasión de gramíneas C_3 y C_4 (Poaceae) en un gradiente altitudinal de los Andes de Colombia. *Caldasia*, 32, 65–86.
- Giraldo-Cañas, D. (2010b). Gramíneas (Poaceae) ornamentales y usadas en artesanías en Colombia. *Polibotánica*, 30, 163–191.
- Giraldo-Cañas, D. (2013). *Las gramíneas en Colombia: Riqueza, distribución, endemismo, invasión, migración, usos y taxonomías populares*. Biblioteca José Jerónimo Triana 26: 1–380. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Giraldo-Cañas, D. (2014). Riqueza y distribución altitudinal de gramíneas C_3 y C_4 en la Guayana venezolana. *Ciencia en Desarrollo*, 5, 77–84.
- Giraldo-Cañas, D. (2016). Estudios morfológicos y taxonómicos en *Digitaria* Haller (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): Inventario y primer registro de *Digitaria velutina* (Forssk.) P. Beauv. para Sudamérica. *Biota Colombiana*, 17, 19–38. doi: <https://doi.org/10.21068/C2016.v17n02a03>
- Giraldo-Cañas, D. (2022). Géneros *Agropyron*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Eremium*, *Hordeum*, *Leymus*, *Secale*, *Taeniatherum*, *Thynopyrum*, *Triticum*. En: V. L. Finot (ed.), *Flora de Chile (Poaceae)*, volumen 6. Universidad de Concepción.
- Giraldo-Cañas, D. (2023). Una nueva especie de *Eragrostis* (Poaceae, Chloridoideae) de Bolivia. *Cinchonia*, 18, 84–98.

- Giraldo-Cañas, D., Peterson, P. M., Romaschenko, K.** (2025). Sistemática de las especies de *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae) de Sudamérica. *Cinchonia*, 20, 131–258.
- Jiménez-Pérez, I., Reátegui, N., Malpartida-Garay, C. F., Ruiz-Sánchez, E.** (2025). *Aulonemia insolita* (Bambusoideae: Bambuseae: Arthrostylidiinae) a new remarkable woody bamboo species with internode dimorphism endemic to Bolivia and Peru. *Phytotaxa*, 694, 223–234. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.694.3.2>
- Judziewicz, E. J., Clark, L. G., Londoño, X., Stern, M. J.** (1999). *American bamboos*. Smithsonian Institution Press.
- Judziewicz, E. J., Geisthardt, E. J., Waas, C. M., Sepsenwol, S.** (2013). *Aulonemia david-smithii* and *A. rubraligulata* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Arthrostylidiinae): two new small-flowered species from Peru. *J. Bot. Res. Inst. Texas*, 7, 129–136. <https://www.jstor.org/stable/24621058>
- Lawrence, G. H. M.** (1962). *An introduction to plant taxonomy*. The Macmillan Company.
- Leandro, T. D., Scatena, V. L., Clark, L. G.** (2019). Comparative leaf blade anatomy and micromorphology in the systematics and phylogeny of Bambusoideae (Poaceae: Poales). *Bot. J. Linnean Soc.*, 192, 165–183.
- McDade, L. A.** (1995). Species concepts and problems in practice: insight from botanical monographs. *Syst. Bot.*, 20, 606–622. doi: <https://doi.org/10.2307/2419813>
- Morcote-Ríos, G., Giraldo-Cañas, D., Raz, L.** (2015). *Catálogo ilustrado de fitolitos contemporáneos con énfasis arqueológico y paleoecológico. I. Gramíneas amazónicas de Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana 31: 1–287. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Morcote-Ríos, G., Giraldo-Cañas, D., Raz, L.** (2025). Phytoliths of Amazonian grasses: diversity and applications. *Cinchonia*, 20, 18–58.
- Pedraza-Peñalosa, P., Betancur, J.** (2015) (onward). *Flora of Las Orquideas National Park: vascular plants of the Colombian Andes and Chocó*. The New York Botanical Garden, Bronx. <https://sweetgum.nybg.org/science/projects/orquideas/>
- Peterson, P. M., Giraldo-Cañas, D.** (2022). Géneros *Bouteloua*, *Chloris*, *Cynodon*, *Distichlis*, *Eleusine*, *Enneagopogon*, *Microchloa*, *Muhlenbergia*, *Munroa*, *Sporobolus*, *Trichoneura*. En: V. L. Finot (ed.), *Flora de Chile (Poaceae)*, volumen 6. Universidad de Concepción.
- Peterson, P. M., Sánchez Vega, I., Romaschenko, K., Giraldo-Cañas, D., Refulio Rodríguez, N. F.** (2018). Revision of *Muhlenbergia* (Poaceae, Chloridoideae, Cynodonteae, Muhlenbergiinae) in Peru: classification, phylogeny, and a new species, *M. romaschenkoi*. *PhytoKeys*, 114, 123–206. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.114.28799>
- Ruiz-Sánchez, E., Tyrrell, C. D., Londoño, X., Oliveira, R. P., Clark, L. G.** (2021). Diversity, distribution, and classification of Neotropical woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae) in the 21st century. *Botanical Sciences*, 99, 198–228. doi: [10.17129/botsci.2722](https://doi.org/10.17129/botsci.2722)
- Snow, N., Peterson, P. M., Giraldo-Cañas, D.** (2022). Género *Diplachne*. En: V. L. Finot (ed.), *Flora de Chile (Poaceae)*, volumen 6. Universidad de Concepción.
- Sosef, M. S. M., Degreef, J., Engledow, H., Meerts, P.** (2021). *Clasificación botánica y nomenclatura, una introducción*. Meise Botanic Garden.
- Thiers, B.** (2025). *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <https://sweetgum.nybg.org/ih/>
- UICN.** (2022). *Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria*. Version 15.1. Prepared by the Standards and Petitions Committee. <https://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.
- Viana, P. L., Filgueiras, T. S.** (2014). Three new species of *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) from the Brazilian Atlantic rainforest. *Phytotaxa*, 156, 235–249. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.156.4.6>
- Wiens, J. J., Servedio, M. R.** (2000). Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267, 631–636. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1049>

Artículo original

Evolución morfodinámica del delta de Tinajones, río Sinú: una visión estacional e interanual

Morphodynamic evolution of the Tinajones Delta in the Sinú River: a seasonal and interannual perspective

Mateo Reyes¹, Yesmin Fontalvo¹, Ever Payares¹,  Óscar Álvarez-Silva^{2*}

¹ Programa de Geología, Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia

² Departamento de Física y Geociencias, Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia

Resumen

En este estudio se analiza la evolución morfodinámica del delta del río Sinú, también conocido como delta de Tinajones, en una escala temporal estacional e interanual durante el periodo de 1984 a 2021. Se calcularon los flujos mensuales de sedimentos transportados por el oleaje, la marea y el río y se evaluó la dominancia relativa de estos forzadores en la morfodinámica del sistema. Estos análisis se complementaron con una caracterización morfométrica basada en imágenes satelitales. El delta de Tinajones se clasificó como un sistema de dominancia mixta, donde la influencia del oleaje y la descarga del río se alternan estacionalmente debido a la dinámica de la zona de convergencia intertropical. Durante la época seca (diciembre-abril) el delta es dominado por el oleaje debido a la intensificación de los vientos alisios. En contraste, durante la época transicional y húmeda (mayo-julio y agosto-noviembre), el delta es dominado por el río debido a las mayores precipitaciones y el incremento del caudal fluvial. Se evidenció una tendencia significativa de disminución del caudal sólido del río, que ha resultado en un incremento de la influencia del oleaje en el sistema. Este cambio se evidenció también en los análisis de evolución morfométrica, los cuales muestran un predominio reciente de la erosión en la zona central del delta, acompañado de acreción en los sectores laterales y formación de espigas, geoformas características de ambientes dominados por el oleaje. Resaltamos la importancia de analizar los deltas como sistemas en equilibrio dinámico con variabilidad y tendencias en sus forzadores dominantes, en lugar de considerarlos sistemas estacionarios en el mediano y largo plazo.

Palabras clave: Delta de Tinajones; Morfodinámica costera; Flujo de sedimentos; Dinámica estacional; Evolución interanual.

Abstract

Here, we analyzed the morphodynamic evolution of the Sinú River delta, also known as Tinajones Delta, on seasonal and interannual time scales from 1984 to 2021. We calculated monthly sediment fluxes transported by waves, tides, and the river to evaluate the relative dominance of these forces in the morphodynamics of the system. We complemented these analyses with a morphometric characterization based on satellite imagery. The Tinajones Delta was classified as a mixed-influence system, where the influence of waves and river discharge alternates seasonally due to the dynamics of the Intertropical Convergence Zone. During the dry season (December-April), the delta is dominated by the action of the waves due to the intensification of the trade winds. In contrast, during the transitional and wet seasons (May-July and August-November), the river dominates the delta due to the increase in rainfall rates and river discharge. A significant trend of decreasing river sediment discharge was evidenced, leading to an increase in wave influence on the system. This behavior was also evidenced in the morphometric evolution analyses, which show a recent predominance of erosion in the central part of the delta, accompanied by accretion in the lateral sectors and the

Citación: Reyes M, *et al.* Evolución morfodinámica del delta de Tinajones, río Sinú: una visión estacional e interanual. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):394-410, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3103>

Editor: Germán Alonso Bayona Chaparro

***Correspondencia:**

Óscar Álvarez-Silva;
oaalvarezs@uninorte.edu.co

Recibido: 5 de noviembre de 2024

Aceptado: 27 de marzo de 2025

Publicado en línea: 7 de mayo de 2025



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

formation of spits, which are typical of wave-dominated coastal environments. This paper highlights the importance of analyzing deltas as dynamic equilibrium systems with variability and trends in the dominant forcing rather than as stationary systems over the mid- and long-term.

Keywords: Tinajones Delta; Coastal morphodynamics; Sediment flux; Seasonal dynamics; Inter-annual evolution.

Introducción

Los deltas son geoformas costeras deposicionales que se forman en las desembocaduras de los ríos sobre cuerpos de agua, generalmente océanos, cuando la dinámica local no es capaz de dispersar la carga de sedimentos proveniente del río (Jarriel *et al.*, 2021). Estos sistemas costeros están entre los ambientes con mayor valor socioeconómico y ecológico de la tierra (Syvitski & Milliman, 2007; Nienhuis *et al.*, 2013). La morfología de los deltas resulta de un equilibrio complejo entre procesos fluviales y marinos (Galloway, 1975; Orton & Reading, 1993). Este equilibrio puede verse alterado por causas naturales y antropogénicas como el aumento del nivel del mar, los cambios de uso del suelo, el cambio climático y la construcción de represas en las cuencas fluviales, entre otros. Dichas alteraciones pueden provocar cambios en la geomorfología de los deltas mediante la ganancia o pérdida neta de área, o en su morfología (Syvitski *et al.*, 2009; Tessler *et al.*, 2015; Nienhuis *et al.*, 2018; 2020).

Existen diferentes modelos para clasificar la morfología de los deltas. Uno de los más destacados es el diagrama ternario propuesto por Galloway (1975), que los categoriza según la importancia relativa de tres forzadores: el oleaje, la marea y el río. Sin embargo, este modelo, al igual que la mayoría, es cualitativo y no permite ubicar con precisión un sistema particular. Más recientemente, Nienhuis *et al.* (2020) y Paniagua y Nienhuis (2024) desarrollaron un diagrama ternario cuantitativo que permite caracterizar la morfología de los deltas mediante la cuantificación del flujo de sedimentos aportados por el río y aquellos potencialmente reabajados por el oleaje y la marea.

Este estudio analiza la morfología actual y la evolución morfodinámica del delta de Tinajones en el periodo 1984-2021. Este delta recibe la descarga del río Sinú, el cual presenta un caudal medio de $387 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y una descarga de sedimento de aproximadamente $4,5 \text{ Mt año}^{-1}$ (Tabares *et al.*, 1996; Serrano, 2004). En estudios previos se ha analizado el comportamiento morfodinámico de este delta, clasificándolo como un sistema dominado por el río y el oleaje (Coleman, 1981; Vernet *et al.*, 2002) o influenciado principalmente por el oleaje (Restrepo & López, 2008). Posteriormente, Nienhuis *et al.* (2015) presentaron un índice de dominancia fluvial (R) para caracterizar la morfología de los deltas. Este parámetro cuantifica el equilibrio entre la descarga de sedimentos del río y el máximo transporte longitudinal de sedimentos inducido por el oleaje. Si $R < 1$, el oleaje tiene la capacidad de redistribuir a lo largo de la costa los sedimentos descargados por el río, generando deltas con forma de cúspide. En contraste, si $R > 1$, la geomorfología del delta es dominada por el río, ya que el oleaje no tiene la capacidad de redistribuir todo el sedimento aportado. Nienhuis *et al.* (2015) calcularon un valor del parámetro $R \approx 2$ para el delta de Tinajones, lo que sugiere dominancia fluvial. Más recientemente, Paniagua y Nienhuis (2024) propusieron una metodología para predecir la dominancia de los forzadores de los deltas. Al aplicar esta metodología al delta de Tinajones, obtuvieron como resultado una dominancia del oleaje. Sin embargo, los autores advierten que este resultado contradice sus observaciones, las cuales indican una dominancia fluvial y destacan que, entre todos los deltas analizados en su estudio, el del río Sinú presenta la mayor discrepancia entre la predicción y la observación. Así pues, los estudios previos sobre la morfodinámica del delta presentan diferencias en la determinación del forzamiento dominante en la morfodinámica del delta.

Exploramos aquí la hipótesis de que estas diferencias son el resultado de la variabilidad temporal en los procesos marino-fluviales influenciada por la hidroclimatología local (estacionalidad) y su evolución a largo plazo (interanual a decadal). Nuestro objetivo fue

analizar la influencia de los forzadores fluviales y marinos tanto en escalas estacionales como a largo plazo entre 1984 y 2021. Para ello, se aplicó la metodología propuesta por **Nienhuis *et al.* (2020)** para clasificar la morfología del delta de Tinajones. Ese análisis se complementó con un estudio morfométrico basado en imágenes satelitales, mediante el cual se cuantificaron los cambios en el área y la forma del delta en el mismo periodo, con el fin de correlacionar ambos resultados.

Área de estudio

El río Sinú tiene una longitud de 415 km y un área de drenaje de 14.700 km² (**Restrepo *et al.*, 2009**). El delta de Tinajones se ubica en la costa Caribe colombiana entre las latitudes 9°23' N y 9°28' N y las longitudes 75°60' W y 75°54' W (**Figura 1**) y presenta tres bocas de oeste a este: Corea, Tinajones y Llanos (**Dimar-CIOH, 2013**). La formación del delta es reciente, ya que se originó en 1938 como resultado de un proceso de avulsión que desvió el curso del río Sinú desde su antigua desembocadura en la bahía de Cispatá hacia la zona de Tinajones (**Robertson & Chaparro, 1998**).

El clima de la región está modulado por la migración latitudinal de la zona de convergencia intertropical (ZCIT), dinámica que genera una estación seca entre diciembre y abril y una estación húmeda entre agosto y noviembre, en tanto que los meses restantes corresponden a un periodo de transición entre ambas estaciones. Durante la estación seca, la ZCIT se encuentra en su posición más al sur (0°S - 5°S), de modo que los vientos alisios del noreste dominan la cuenca Caribe con velocidades promedio de aproximadamente 8 m s⁻¹ y picos diurnos de hasta 15 m s⁻¹ (**Andrade, 1993**). En contraste, durante la estación húmeda la ZCIT se desplaza hacia el sur del mar Caribe, lo que provoca una disminución de la velocidad del viento en la zona de estudio y un aumento en las tasas de precipitación

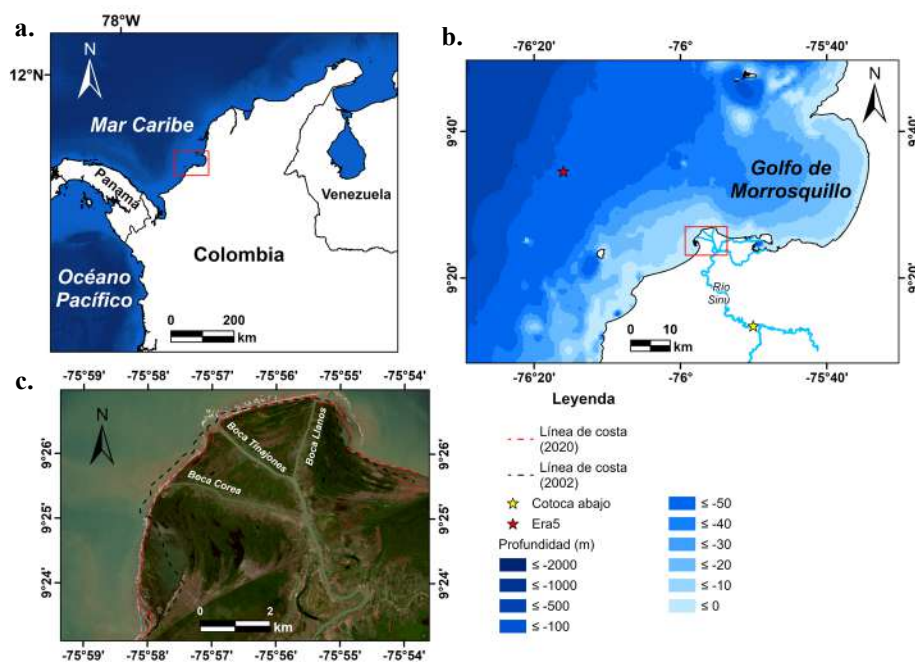


Figura 1. (a) Ubicación del área de estudio en Colombia. **(b)** Contexto regional del delta de Tinajones. La estrella roja indica la ubicación de la boya virtual de ERA5 de la cual se obtuvieron datos de reanálisis de altura significativa, dirección y periodo pico del oleaje. La estrella amarilla muestra la ubicación de la estación hidrológica utilizada para obtener el caudal del río y la carga de sedimentos en suspensión. **(c)** Vista del delta de Tinajones a partir de una imagen satelital obtenida: Sentinel 2 (31/01/2021). Las líneas punteadas representan la digitalización de la costa deltaica entre 2002 y 2020.

(Andrade & Barton, 2000). La marea en la región es micromareal, de tipo mixto, principalmente diurna, con un rango de hasta 0,62 cm en el delta de Tinajones (Restrepo & López, 2008; Serrano, 2004). En el mar Caribe el oleaje proviene principalmente del noreste, con una altura significativa que varía a lo largo del año entre 0,80 m y 2,52 m en las proximidades del delta (Pérez-Domínguez *et al.*, 2022).

Materiales y métodos

Flujos de sedimento y dominancia de los forzadores

Para clasificar el delta se utilizó la metodología propuesta por Nienhuis *et al.* (2020), la cual relaciona la influencia de los forzadores que actúan sobre el delta mediante el cálculo de los flujos de sedimentos aportados por el río (Q_{Sr}), y su redistribución por el oleaje (Q_{Sw}) y la marea (Q_{St}).

Los promedios diarios del flujo de sedimentos del río Q_{Sr} (kg s^{-1}) y del caudal del río Q_{Wr} ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) para el periodo 1984-2021 se obtuvieron a partir de las mediciones realizadas en la estación hidrológica más cercana al mar, ubicada en las coordenadas $9^{\circ}13'27''\text{N}$ y $75^{\circ}50'3''\text{W}$ (Figura 1b), propiedad del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). Estas series de datos tienen una menor extensión que las de oleaje y delimitaron el alcance temporal del análisis.

Para estimar los flujos de sedimento asociado al oleaje, se utilizaron datos diarios de altura de ola significativa en aguas profundas, periodo pico y dirección del oleaje en el mismo periodo de los datos fluviales (1984-2021), obtenidos de la base de datos de reanálisis ERA5. Los datos se tomaron del nodo más cercano al área de estudio (coordenadas $9^{\circ}34'32''\text{N}$ y $76^{\circ}16'0''\text{W}$) (Figura 1b). Con esta información se calculó la serie de altura de ola significativa en rotura mediante el método de Larson y Kraus (1989):

$$H_{Sb} = H_o 0,53 \left(\frac{H_o}{L_o} \right)^{-0,24} \quad (1)$$

donde H_{Sb} (m) es la altura de ola significativa en rotura, H_o (m) es la altura de ola significativa en aguas profundas y L_o (m) la longitud de onda en aguas profundas asociada al periodo pico. Esta parametrización ha demostrado ser uno de los modelos simplificados con mayor nivel de predictibilidad de la altura de ola en rotura (Duong *et al.*, 2023).

El flujo de sedimentos transportados por el oleaje (Q_{Sw}) se calculó con el método del Coastal Engineering Research Center - CERC (1984), utilizando la variación del coeficiente K propuesta por Mil-Homens *et al.* (2013)

$$Q_{Sw} = KX\rho_s \quad (2)$$

$$K = \left(2232,7 \left(\frac{H_{Sb}}{L_o} \right)^{1,45} + 4,505 \right)^{-1} \quad (3)$$

$$X = \frac{\rho g^{\frac{1}{2}}}{16 \sqrt{\gamma_b} (\rho_s - \rho) (1-P)} H_{Sb}^{\frac{5}{2}} \text{Sen}(2\alpha_b) \quad (4)$$

donde $\rho = 1024 \text{ kg m}^{-3}$ es la densidad del agua, $\rho_s = 2600 \text{ kg m}^{-3}$ es la densidad del sedimento, g (m s^{-2}) es la aceleración de la gravedad, $\gamma_b = 0,76$ es el coeficiente de rotura del oleaje, $P = 0,5$ es la porosidad del sedimento y α_b ($^{\circ}$) es el ángulo de incidencia del oleaje con respecto a la línea de costa.

A partir de los flujos de sedimento del río y del oleaje se calculó el parámetro R utilizando la ecuación propuesta por Nienhuis *et al.* (2015; 2020).

$$R = \frac{Q_{Sr}}{Q_{Sw}} \quad (5).$$

Por último, para estimar el flujo de sedimentos transportados por la marea Q_{St} (kg s^{-1}), se utilizó el método de Nienhuis *et al.* (2020). Este método asume que la concentración de sedimentos transportados por la marea es igual a la concentración de sedimentos aportada por el río.

$$Q_{St} = Q_{Wt} \times \frac{Q_{Sr}}{Q_{Wr}}, \quad (6)$$

donde la descarga líquida asociada a la marea Q_{Wt} ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) está dada según **Nienhuis *et al.*** (2018) por

$$Q_{Wt} = \frac{1}{2} \omega \kappa a^2 \left(\frac{d_u}{S} \right)^2 \beta \quad (7).$$

En esta expresión, a (m) es la amplitud de la marea, ω (s^{-1}) es la frecuencia angular, β es la relación de aspecto de la sección transversal del canal, S es la pendiente del canal y d_u (m) es la profundidad del canal aguas arriba de la desembocadura. Además, κ (m^{-1}) es un coeficiente de proporcionalidad que relaciona el prisma de marea con un área de sección transversal en equilibrio (**Nienhuis *et al.***, 2018; 2020):

$$\kappa = \omega \left(\sqrt{\theta_s D_{50} R_s C \pi} \right)^{-1} \quad (8).$$

Este coeficiente depende del tamaño de grano $D_{50} = 200 \mu\text{m}$, el número de Shields $\theta_s = 0,20$, la rugosidad del flujo de Chézy $C = 55$ y la gravedad específica del sedimento sumergido $R_s = 1,65$. Los valores asignados a estas variables se consideran representativos de los entornos costeros (**Stive & Rakhorst**, 2008) y fueron seleccionados debido a la dificultad para encontrar información específica sobre el delta de Tinajones. Asimismo, se utilizó $a = 0,50$ m, dato obtenido al sumar las amplitudes de las componentes diurnas y semidiurnas del área en estudio (**Restrepo & López**, 2008). Para la frecuencia angular se utilizó un periodo de 24 horas, dado que la marea en la región es predominantemente diurna (**Restrepo & López**, 2008). El parámetro d_u se estimó siguiendo reglas de geometría hidráulica basadas en el caudal medio anual (**Mikhailov**, 1970). Por último, se utilizó una pendiente de $S = 0,001$, valor típico de los deltas litorales (**Nienhuis *et al.***, 2018).

El aporte relativo de cada uno de los flujos de sedimentos a la morfología del delta se determinó mediante la fracción r_x (**Nienhuis *et al.***, 2020; **Paniagua & Nienhuis**, 2024):

$$r_x = \frac{Q_x}{Q_{Sr} + Q_{Sw} + Q_{St}} \quad (9)$$

donde x representa el flujo de sedimentos transportado por el río, la marea o el oleaje. Los tres valores de r_x proporcionan un sistema de coordenadas que permite ubicar el delta en el diagrama ternario cuantitativo propuesto por **Nienhuis *et al.*** (2020).

Variabilidad climatólogica y tendencia

Se analizó la variabilidad de las series de caudal líquido y sólido del río, así como de la altura de ola significativa y periodo pico, y de los flujos de sedimentos asociados al río, el oleaje y la marea. La variabilidad de estas series de tiempo se evaluó a escala climatólogica mensual para todo el periodo de estudio y, además, se dividió el análisis en cuatro intervalos cuasidecadales (1984-1992, 1993-2001, 2002-2011, 2012-2021). Esta subdivisión permitió explorar posibles cambios interanuales en las series forzadoras y en los flujos de sedimento. La extensión de los periodos analizados (9 a 10 años) se seleccionó para garantizar que cada sub-periodo fuera más extenso que las frecuencias dominantes de variabilidad del ENSO: cuasibienal (2 a 3 años de periodo) y de baja frecuencia (4 a 7 años de periodo) (**Vega *et al.***, 2020), lo que permite reducir los sesgos que podrían presentarse al analizar periodos interanuales de menor duración.

La fracción r_x definida en la ecuación (9) se empleó para evaluar la variabilidad estacional e interanual de la dominancia de los forzadores que influyen en la morfodinámica del delta. Esto permitió identificar posibles cambios en la dominancia relativa del delta atribuidos a la estacionalidad y a variaciones interanuales a lo largo del tiempo.

Complementariamente, se evaluó la existencia de tendencias en las series de los forzadores: caudal líquido, caudal sólido y altura de ola significativa mediante la prueba de Mann-Kendall (**Mann**, 1945; **Kendall**, 1975). Esta prueba estadística asume como hipótesis nula que los datos están distribuidos de forma independiente e idéntica, lo que indica que no hay tendencia. La hipótesis alternativa indica la presencia de una tendencia

monótona (Cai *et al.*, 2019). La prueba de Mann-Kendall emplea un valor p de significancia para determinar si se acepta la hipótesis nula. Una tendencia se considera significativa si $p < 0,05$. Este método se considera sólido para identificar tendencias en series temporales de datos ambientales (p. ej., García & Mechoso, 2005; Milliman *et al.*, 2008; Pasquini & Depetris, 2007; Restrepo *et al.*, 2014; Yue *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2008).

Análisis morfométrico

La cuantificación geométrica deltaica y sus cambios a lo largo del tiempo permiten validar la clasificación obtenida a partir de los flujos de sedimento y su dominancia relativa, ya que la geomorfología del delta y su evolución reflejan los efectos acumulados de estos flujos. La relación entre el ancho (extensión transversal al canal del río) y el largo (extensión hacia el mar) del delta está determinada por la capacidad del oleaje para redistribuir los sedimentos a lo largo del litoral frente a la capacidad del río de acumularlos de forma perpendicular a la línea de costa. En otras palabras, la energía del oleaje tiende a disminuir el largo del delta y aumentar su ancho al redistribuir los sedimentos desde la parte frontal hacia los costados (Wright & Coleman, 1972).

De manera complementaria, si el flujo de energía del oleaje es asimétrico con respecto al eje principal del canal del río, el delta tenderá a aumentar su área en el sentido de la deriva litoral (Gao *et al.*, 2020). Es decir, si la dirección del oleaje es predominante de un lado del eje del río, se genera una diferencia en el transporte litoral entre las áreas del delta situadas aguas arriba y aguas abajo de canal (Nienhuis *et al.*, 2015). Esta diferencia provoca un crecimiento asimétrico del delta, con un aumento del área en dirección de la deriva litoral (Ashton & Giosan, 2011).

Para caracterizar la evolución de la costa deltaica, se utilizaron imágenes satelitales Maxar y CNES/Airbus obtenidas de Google Earth Pro en el periodo 2002-2020. Dado que el objetivo del análisis fue evaluar la variabilidad interanual del sistema, todas las imágenes se seleccionaron en la estación seca, con el propósito de minimizar la influencia de los cambios estacionales. Las imágenes fueron rectificadas con respecto al mismo sistema de coordenadas utilizando seis puntos de control terrestre (PCT) y utilizando como imagen de referencia la más reciente (2024). La información se presentó en el sistema de coordenadas (UTM 18N) y, dado que la topografía del área es plana, se aplicó una transformación polinomial en el proceso de registro geoespacial (Chuvieco, 2000; Rangel-Buitrago *et al.*, 2015). El error de fotografía se controló mediante el cálculo del error cuadrático medio comparando los PCT de cada imagen con la imagen base, con lo que se obtuvo una precisión geométrica de 0,30 m (Crowell *et al.*, 1991; Moore, 2000).

Un aspecto crítico en el análisis de las imágenes satelitales es la selección de un indicador adecuado de la línea de costa que refleje correctamente su posición y evolución a lo largo del tiempo. En este entorno micromareal la línea de costa se definió como la línea de agua en el momento de la captura de la imagen (Boak & Turner, 2005). Debido a la imposibilidad de reconstruir las condiciones de marea en el momento de captura de las imágenes, se asumió una incertidumbre máxima de 7 m en la posición diaria de la línea de agua a partir de la pendiente intermareal promedio de las playas en el Caribe colombiano (Rangel-Buitrago & Anfuso, 2009; Rangel-Buitrago *et al.*, 2015). No se consideraron los efectos de la altura de las olas, ya que no se observaron condiciones de tormenta en ninguna de las imágenes utilizadas.

Después de la digitalización de la línea de costa, se estimaron sus cambios temporales utilizando la extensión DSAS 5.1 para ArcGIS desarrollada por el USGS (Thieler *et al.*, 2005). DSAS utiliza las posiciones de las líneas de costa referenciadas sobre una línea de base arbitraria para generar transectos perpendiculares a la costa cada 5 m, lo que resultó en un total de 3.023 transectos. Esta información permitió calcular tasas de erosión y acreción en función de la distancia entre líneas de costa y el tiempo transcurrido, bajo el supuesto de que los cambios observados se deben a procesos litorales. Los cambios en la línea de costa del delta se evaluaron utilizando la tasa de punto final y la regresión lineal (Thieler *et al.*, 2005). Las tasas de retroceso y acreción se agruparon en cuatro categorías:

alta erosión ($\geq -1,50$ m año⁻¹), erosión (entre $-0,20$ y $-1,50$ m año⁻¹), estabilidad (entre $-0,20$ y $+0,20$ m año⁻¹) y acreción ($\geq +0,20$ m año⁻¹), de acuerdo con la metodología propuesta por Rangel-Buitrago *et al.* (2015).

Resultados

Climatología y tendencias de los forzadores

En la **Figura 2a** se muestra la climatología mensual de los caudales líquidos y sólidos del río Sinú para el periodo 1984-2021. Se observa una relación directa entre los caudales líquidos y sólidos, los cuales presentan un comportamiento unimodal, con una época seca (diciembre-abril) y una época húmeda (agosto-noviembre) claramente definidas y en concordancia con la meteorología de la región. En la época seca los caudales varían entre 153 y 389 m³ s⁻¹, en tanto que el transporte de sedimento varía entre 27 y 130 kg s⁻¹. En la época húmeda los caudales varían entre 365 y 547 m³ s⁻¹ y el transporte de sedimento entre 11 y 240 kg s⁻¹.

La **Figura 2b** muestra la climatología mensual del caudal líquido dividida por periodos cuasidecadales. Los valores promedio multianuales fueron de 356 m³ s⁻¹ en 1984-1992, 398 m³ s⁻¹ en 1993-2001, 434 m³ s⁻¹ en 2002-2011 y 358 m³ s⁻¹ en 2012-2021. Asimismo, en la **Figura 2c** se observa la climatología mensual del caudal sólido para estos mismos periodos, con promedios multianuales de 173 kg s⁻¹ en 1984-1992, 148 kg s⁻¹ en 1993-2001, 144 kg s⁻¹ en 2002-2011 y 110 kg s⁻¹ en 2012-2021. Se destaca la reducción monotonía del caudal sólido entre periodos cuasidecadales, con una disminución del 37 % entre el primer y el último intervalo.

En la **Figura 3a** se ve la climatología de la altura de ola significativa en rotura y el periodo pico entre 1984-2021, con valores promedio de 1,38 m y 6,94 s, respectivamente. Se observa un comportamiento bimodal en estas variables, con mayores alturas de ola en la época seca, un promedio de 1,76 m entre diciembre y abril y un máximo de 1,99 m en febrero. Se presenta también un segundo máximo local en julio, asociado al incremento de la velocidad del viento durante el fortalecimiento del chorro del Caribe (Vega *et al.*, 2020). En la época húmeda se observaron las menores alturas de ola, con un promedio de 1,02 m entre agosto y noviembre y un mínimo de 0,86 m en septiembre. La climatología mensual

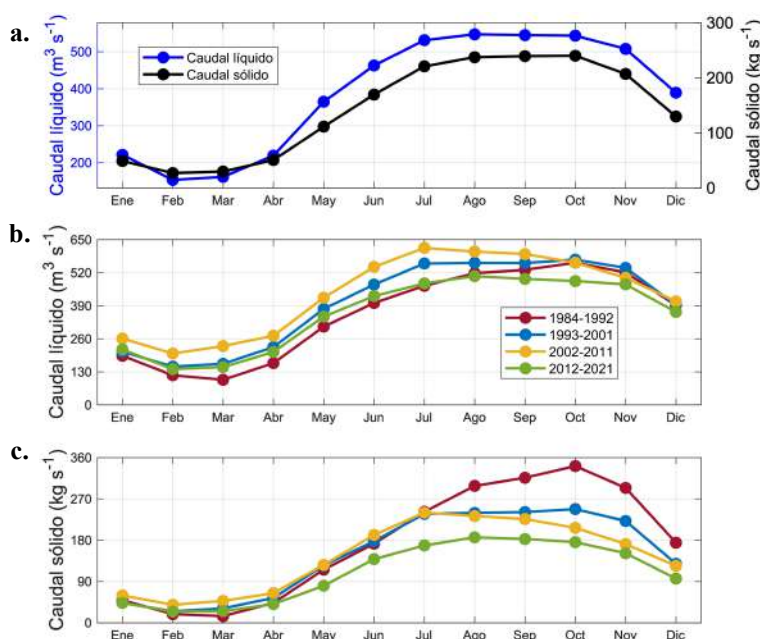


Figura 2. (a) Climatología mensual del caudal sólido y líquido en el periodo 1984-2021. (b) Climatología mensual del caudal líquido y (c) Sólido por subperiodos cuasidecadales

de la altura de ola dividida en períodos cuasidecadales se muestra en la **Figura 3b**. Los promedios para estos subperíodos fueron de 1,32 m en 1984-1992, 1,38 m en 1993-2001, 1,39 m en 2002-2011 y 1,42 m en 2012-2021, observándose un incremento sostenido de la altura de ola significativa, que alcanzó un 7,6 % entre el primer y el último subperíodo.

Un análisis más detallado de las posibles tendencias en los forzadores se presenta en la **Figura 4**, que muestra las series de promedios mensuales del caudal líquido, caudal sólido y altura de ola significativa en rotura junto con la mejor línea de ajuste.

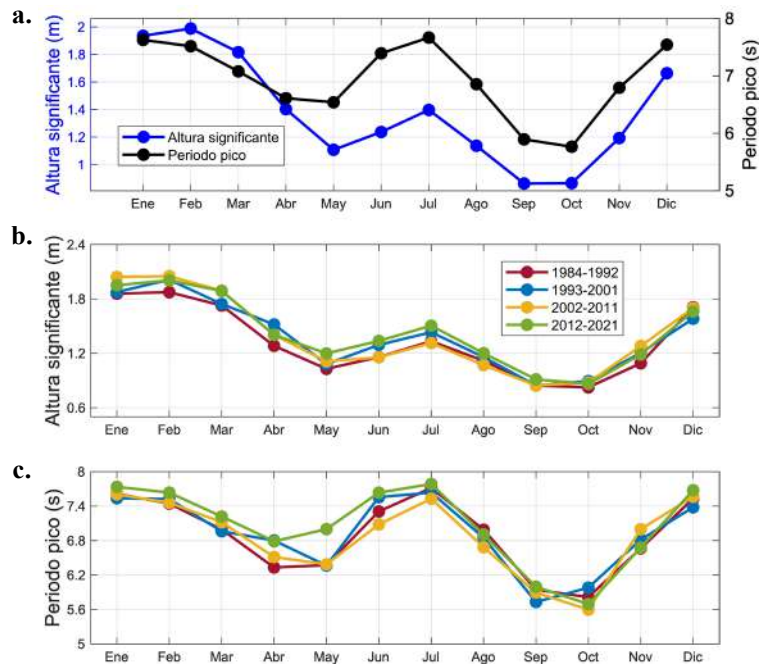


Figura 3. (a) Climatología mensual del de altura de ola en rotura y el periodo pico en el periodo 1984-2021. (b) Climatología mensual altura de ola en rotura y (c) Periodo por subperíodos cuasidecadales

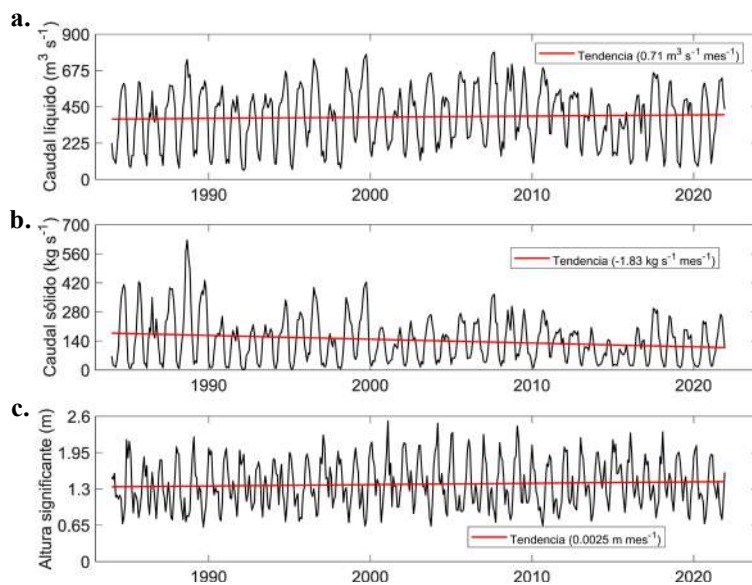


Figura 4. Serie de promedios mensuales y línea de tendencia para (a) caudal líquido, (b) caudal sólido y (c) altura de ola significativa en rotura

La magnitud de las posibles tendencias, que corresponde al cambio de las variables por año, fue calculada a partir de la pendiente de los ajustes. En la **Tabla 1** se presentan las pendientes calculadas junto con los resultados de la prueba de Man-Kendall y la significación estadística de las tendencias. En esta tabla se destaca que el caudal sólido presentó una tendencia decreciente estadísticamente significativa, mientras que las otras variables no evidenciaron tendencias significativas.

Flujos de sedimento y dominancia de los forzadores

Para todos los casos, los flujos de sedimentos asociados a la marea representaron menos del 1 % del flujo total de sedimentos según la ecuación 9, lo que demuestra que la influencia de la marea en la evolución morfodinámica de este sistema es despreciable. En promedio, durante todo el periodo de análisis el delta de Tinajones mostró condiciones de dominancia mixta entre el río y el oleaje, con un $R \approx 1$, lo cual sugiere una dominancia similar entre ambos forzadores. Sin embargo, un análisis más detallado a escala climatológica permitió determinar que, más que una dominancia mixta constante, se presentó una alternancia en el forzador dominante a lo largo del ciclo anual. Para visualizar esta variabilidad, la climatología de los flujos de sedimento se presenta en la **Figura 5** por medio del diagrama de **Galloway (1975)**, modificado por **Nienhuis *et al.* (2020)** y **Paniagua y Nienhuis**

Tabla 1. Resultados de la prueba de Man-Kendall y tasa de cambio para las series mensuales de caudal líquido, caudal sólido y altura de ola significativa

Variable	Intervalo de tiempo	Prueba Mann-Kendall		Tendencia anual
		Estadístico Z	<i>p</i>	
Caudal líquido	1984-2021	0,88	No significativo	8,52 m ³ s ⁻¹ año ⁻¹
Caudal sólido	1984-2021	-2,38	0,017	-21,96 kg s ⁻¹ año ⁻¹
Altura de ola	1984-2021	1,32	No significativo	0.03 m año ⁻¹

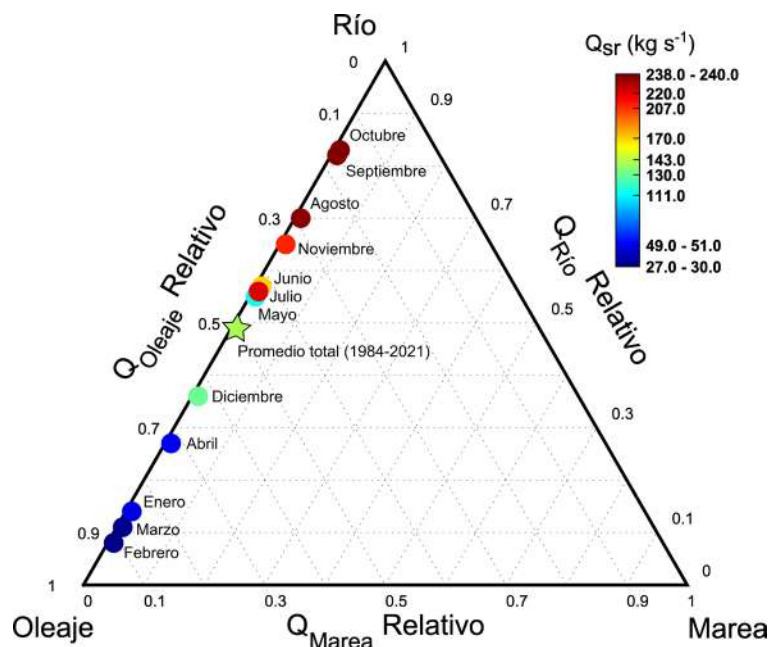


Figura 5. Ubicación del delta de Tinajones expresado como promedio durante todo el periodo de análisis (estrella verde) y su variabilidad climatológica (círculos) en el diagrama ternario de Galloway (1975) modificado por Nienhuis *et al.* (2020)

(2024). En este diagrama se observa directamente la relación de dominancia de los tres forzadores de la morfodinámica del delta. Para la representación gráfica se asignó un valor fijo del flujo de marea de $r_{QSt} = 0,01$.

Durante la época seca de la costa Caribe colombiana (diciembre-abril), el delta está principalmente influenciado por el oleaje (**Figura 5**), lo que coincide con la temporada de mayores vientos y oleajes (**Figura 3a**) y bajos caudales líquidos y sólidos (**Figura 2a**). Así, de acuerdo con las magnitudes relativas de los flujos de sedimento, el delta es dominado por el oleaje en un 85 % en enero, 91 % en febrero, 88 % en marzo y 72 % en abril (**Tabla 2**). Por otro lado, en la época transicional (mayo-julio), la dominancia del sistema es más equilibrada, con una ligera predominancia del río de 55 % en mayo, 57 % en junio y 56 % en julio. Por último, durante la época húmeda (agosto-noviembre), cuando ocurren mayores caudales líquidos y sólidos (**Figura 2a**) y menores oleajes (**Figura 3a**), el río se convierte en el forzador dominante con un 70 % en agosto, 82 % en septiembre, 83 % en octubre y 65 % en noviembre.

De forma complementaria, en la **Figura 6** se presenta la clasificación del delta de Tinajones analizando por separado los flujos en los cuatro periodos cuasidecadales considerados. Según este diagrama y la **Tabla 2**, el delta presentó un cambio en la dominancia de los forzadores morfodinámicos a lo largo del periodo analizado. En el periodo 1984-1992, el río era el forzador dominante, con un 56 % de influencia, mientras que en el periodo 2012-2021 su influencia se redujo a un 41 %, pasando el oleaje a ser el forzador predominante. Este resultado es coherente con la tendencia significativa de reducción en el flujo de sedimentos del río evidenciada en la **Figura 4** y la **Tabla 1**.

Tabla 2. Promedios mensuales, por periodos interanuales y totales de las variables del oleaje en aguas profundas y del río, flujos de sedimento, razón de dominancia fluvial (R) y flujo de sedimentos relativos por el río (r_{QSt}) y el oleaje (r_{QSw})

Mes o intervalo interanual	Altura de ola* (m)	Periodo pico* (s)	Longitud de onda* (m)	Caudal líquido ($m^3 s^{-1}$)	Flujos de sedimento por oleaje ($kg s^{-1}$)	Flujos de sedimento del río ($kg s^{-1}$)	R	r_{QSt}	r_{QSw}
Enero	1,33	7,62	90,58	221,36	292,81	49,02	0,17	0,14	0,85
Febrero	1,39	7,51	88,00	153,46	295,22	27,15	0,09	0,08	0,91
Marzo	1,28	7,07	78,00	161,67	228,84	29,96	0,13	0,11	0,88
Abril	0,95	6,61	68,15	219,12	135,84	50,81	0,38	0,27	0,72
Mayo	0,69	6,53	66,51	364,70	89,50	111,42	1,25	0,55	0,44
Junio	0,74	7,39	85,19	462,64	131,58	169,76	1,29	0,57	0,42
Julio	0,86	7,66	91,53	531,08	171,90	221,00	1,29	0,56	0,43
Agosto	0,70	6,85	73,19	547,00	101,13	237,55	2,35	0,70	0,29
Septiembre	0,54	5,89	54,11	544,76	50,22	239,53	4,77	0,82	0,17
Octubre	0,55	5,76	51,75	543,30	48,67	240,22	4,93	0,83	0,16
Noviembre	0,75	6,79	71,92	507,55	108,88	207,17	1,90	0,65	0,34
Diciembre	1,10	7,54	88,68	389,13	225,35	129,80	0,58	0,36	0,63
1984-1992	0,85	6,89	74,00	355,96	132,58	173,33	1,31	0,56	0,43
1993-2001	0,91	6,92	74,70	398,07	143,64	147,75	1,03	0,51	0,49
2002-2011	0,92	6,87	73,62	434,38	143,50	144,13	1,00	0,495	0,495
2012-2021	0,93	7,06	77,75	358,15	155,83	109,47	0,70	0,41	0,58
Promedio (1984-2021)	0,90	6,94	75,13	387,15	144,37	142,78	0,99	0,49	0,50

*Parámetros en aguas profundas

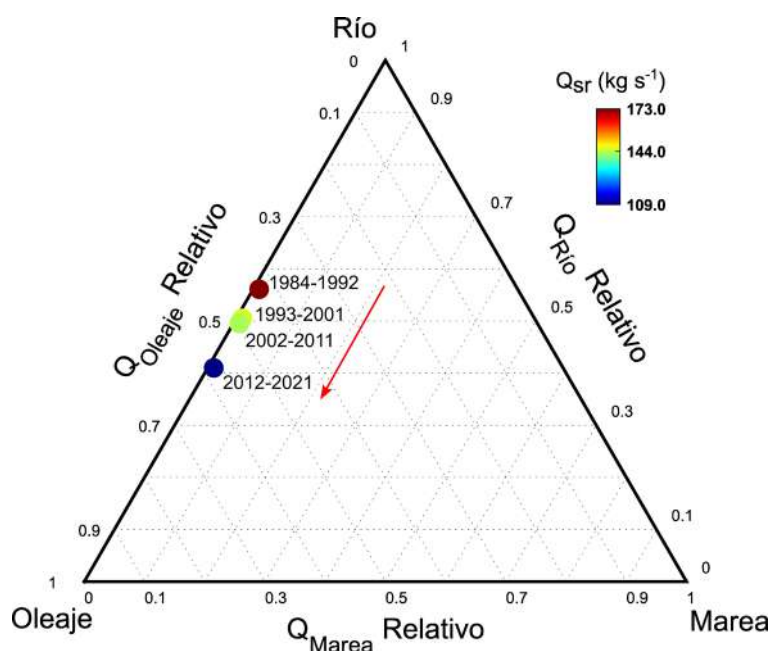


Figura 6. Ubicación del delta de Tinajones en el diagrama ternario de **Galloway** (1975) modificado por **Nienhuis et al.** (2020) para los diferentes periodos de análisis cuasidecadales analizados. La flecha roja indica la dirección de la tendencia.

Evolución morfológica

Los análisis de morfometría del delta presentados en la **Figura 7a** revelan que en el intervalo entre 2002 y 2010, la zona central del delta, correspondiente a la línea de costa norte y noroeste, experimentó altas tasas de erosión, con retrocesos de línea de costa entre $-1,5$ y -25 m año⁻¹. En contraste, los flancos del delta, correspondientes a las costas noreste y suroeste, presentaron acreción. Esto indica que el delta pasó de presentar una morfología más alargada en sentido transversal a la costa, a una más achatada y extendida en dirección paralela a la costa. La **Tabla 3** muestra que, en total, entre el 2002 y el 2010, el 46,4 % de la línea de costa deltaica presentó erosión alta o moderada, el 46,3 % experimentó acreción y solo el 7,3 % permaneció estable.

En la **Figura 7b** se ve que durante el periodo de 2012 a 2020, la mayor parte del delta experimentó procesos erosivos, alcanzando tasas de hasta -60 m año⁻¹. La excepción fue el sector suroeste, que registró tasas de acreción de hasta 141 m año⁻¹, y una pequeña parte del sector noreste. Según los datos resumidos en la **Tabla 4**, en este periodo el 63,3 % de la costa deltaica presentó erosión entre muy alta y moderada, mientras que el 34,6 % presentó erosión y el 2 % de la línea de costa permaneció estable. Estos resultados concuerdan con la tendencia observada en la **Figura 6**, que muestra un sistema cada vez más dominado por el oleaje, el cual tiende a redistribuir los sedimentos a lo largo de la costa.

Discusión

Reconciliación de las diferencias en las clasificaciones del delta

En cinco estudios previos se ha analizado la morfodinámica del delta de Tinajones, clasificándolo en función de la dominancia de los forzadores ambientales. **Coleman** (1981) y **Vernette et al.** (2002) categorizaron el sistema como de dominancia mixta entre el río y el oleaje. Posteriormente, **Restrepo y López** (2008) lo clasificaron como un delta dominado principalmente por el oleaje. Más recientemente, **Nienhuis et al.** (2015) sugirieron una dominancia fluvial y **Paniagua y Nienhuis** (2024) predecían la dominancia del oleaje, pero

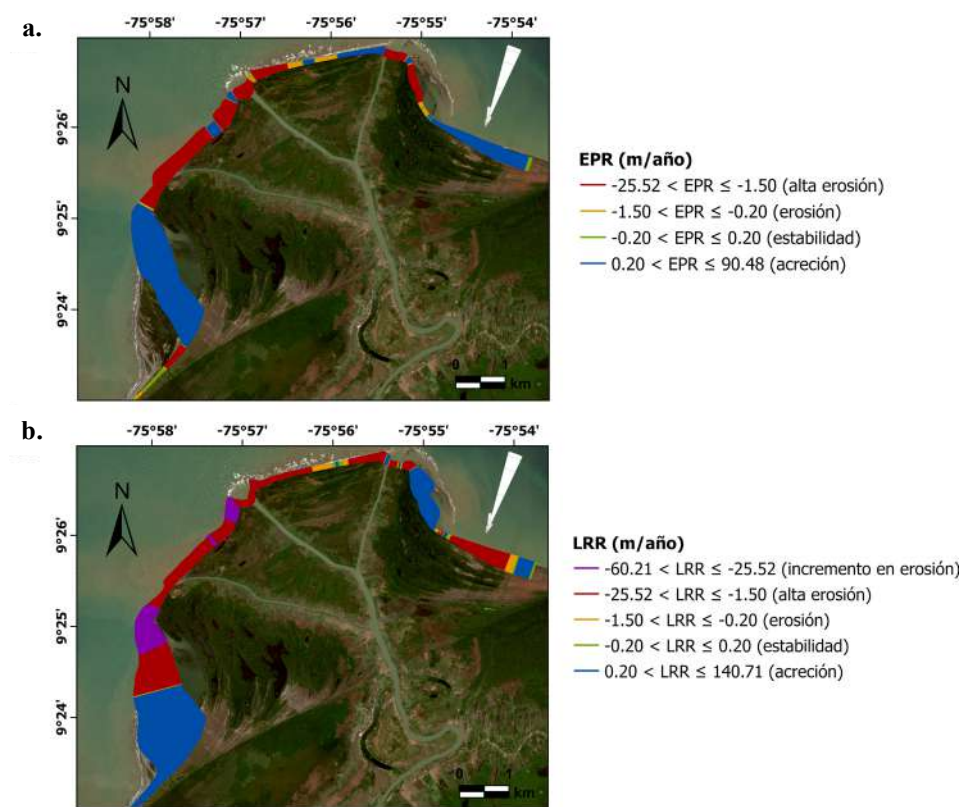


Figura 7. Cambios en la línea de costa del delta de Tinajones entre **(a)** 2002 - 2010 y **(b)** 2012 - 2020. Los colores corresponden a las tasas de erosión, estabilidad o acreción de acuerdo con la leyenda. En la esquina superior derecha se muestra la rosa de frecuencia y dirección del oleaje de la zona durante el periodo analizado. La imagen de fondo se tomó de Sentinel 2 (31/01/2021).

Tabla 3. Clasificación de los cambios en la línea de costa del delta de Tinajones según el método de tasa de punto final (EPR) para el periodo 2002-2010

Tasa de cambio (m año ⁻¹)	Clasificación	Porcentaje
-25,5 < EPR ≤ -1,50	Alta erosión	37,5
-1,50 < EPR ≤ -0,20	Erosión	8,9
-0,20 < EPR ≤ 0,20	Estabilidad	7,3
0,20 < EPR ≤ 90,48	Acreción	46,3

Tabla 4. Clasificación de los cambios en la línea de costa del delta de Tinajones según el método de regresión lineal (LRR) para el periodo 2012-2020

Tasa de cambio (m año ⁻¹)	Clasificación	Porcentaje
-60,2 < LRR ≤ -25,5	Aumento en erosión	8,4
-25,5 < LRR ≤ -1,50	Alta erosión	49,0
-1,50 < LRR ≤ -0,20	Erosión	5,9
-0,20 < LRR ≤ 0,20	Estabilidad	2,0
0,20 < LRR ≤ 140,71	Acreción	34,6

observaron dominancia fluvial. En nuestro análisis, al examinar el sistema en promedio para el periodo 1984-2021, se obtuvo un valor de $R \approx 1$, correspondiente a un delta de dominancia mixta entre el oleaje y el río, lo que coincide con las conclusiones de Coleman (1981) y Vernet *et al.*, (2002). Sin embargo, dado que este resultado indica que el sistema está en un punto de inflexión entre la dominancia del río y del oleaje, es posible que, al analizar un periodo de tiempo ligeramente más extenso o reducido, o al utilizar diferentes fuentes de datos, los resultados se inclinasen hacia una dominancia predominantemente fluvial, como lo señalan Nienhuis *et al.* (2015), o hacia una dominancia del oleaje, como lo indican Restrepo y López (2008).

Los resultados de este estudio (Figura 5 y Tabla 2) muestran que las clasificaciones previas del delta se pueden considerar complementarias en lugar de contradictorias. Las discrepancias entre las clasificaciones anteriores de la dominancia morfodinámica del delta surgen de asumir que el sistema responde a una dinámica estacionaria, sin considerar la variabilidad temporal de los forzadores dominantes. En el presente estudio, sin embargo, se observó una gran variabilidad estacional del sistema.

Al integrar las clasificaciones previas del delta con los resultados de esta investigación, se puede concluir que el delta de Tinajones presenta variabilidad estacional en sus forzadores dominantes. Durante la época seca (diciembre-abril), cuando los vientos alisios se intensifican generando alturas de ola mayores y las precipitaciones disminuyen resultando en bajos caudales, el delta es dominado por el oleaje. En contraste, durante la época húmeda (agosto-noviembre), cuando los vientos y el oleaje disminuyen y las precipitaciones y los caudales aumentan, el delta es dominado por el río. En consecuencia, se puede afirmar que la migración latitudinal de la ZCIT modula la morfodinámica del delta de Tinajones a escala estacional.

Estos resultados sugieren la necesidad de reconsiderar la clasificación de los sistemas deltaicos, en especial en zonas de marcada variabilidad estacional de los forzadores. En lugar de considerarlos puntos fijos en un espacio ternario o sistemas invariantes, estos sistemas deben entenderse y representarse en un área de variabilidad que considere su equilibrio dinámico a lo largo del ciclo climatológico.

¿Por qué el delta está cambiando su dominancia del río al oleaje?

Restrepo y López (2008) encontraron que la línea de costa deltaica exhibió progradación durante el periodo 1986-2002. Coy (2020), además, observó que a partir del año 2000 la tasa de crecimiento del delta experimentó un cambio en la tendencia, reduciéndose de 55 ha año⁻¹ en el periodo 1985-1999 a 9 ha año⁻¹ en el periodo 2000-2018. Incluso se encontró que, entre 2014 y 2018, el delta disminuyó su área, pasando de 2801 ha a 2744 ha. Este mismo estudio describe que, desde 2006, los sectores donde se encuentran los lóbulos de los distributarios (hacia el centro del delta) presentan retrocesos de la línea de costa, en tanto que los sectores laterales han presentado crecimiento con la formación de espigas litorales.

Estos resultados concuerdan con los presentados en la Figura 6 y la Tabla 2, que muestran una tendencia del sistema hacia una mayor dominancia del oleaje. Al disminuir la influencia del río Sinú, debido a la disminución del caudal sólido Q_{sr} (Figura 4b), la capacidad del oleaje para redistribuir los sedimentos que recibe el frente del delta (Q_{sw}) aumenta relativamente, inhibiendo la progradación deltaica (Gao *et al.*, 2020) y redistribuyendo el sedimento desde la parte frontal hacia los costados (Wright & Coleman, 1972).

Este comportamiento también concuerda con los resultados de la Figura 7 y las Tablas 3 y 4, que muestran que, como respuesta a la mayor dominancia del oleaje, el delta de Tinajones ha dejado de extenderse hacia el mar y su evolución se da actualmente por la formación de cordones litorales en los sectores laterales, aumentando el ancho del delta. Asimismo, dado que el oleaje proviene predominante del NE, la oblicuidad respecto a la orientación de la costa del delta genera diferencias en el transporte litoral entre el área en dirección de la deriva y el área en dirección opuesta (Nienhuis *et al.*, 2015), causando un crecimiento asimétrico del delta y fomentando el desarrollo de espigas (Ashton & Giosan, 2011) en el lado oeste del sistema.

En este punto surge la pregunta de a qué se debe el cambio en el largo plazo en la dominancia del delta. Una parte de la respuesta radica en la tendencia decreciente del caudal sólido del río que se observa en la **Figura 4** y la **Tabla 1**. Se presume que esta disminución puede estar asociada con la entrada en operación de la central hidroeléctrica URRÁ S.A. E.S.P. en el año 2000. La presa de esta central pudo provocar retención de sedimentos y ajustes del cauce, reduciendo, así, el aporte de sedimentos del río (Coy, 2020). Las fechas coinciden con los resultados de este estudio, que indican que el delta pasó de ser dominado por el río en 1984-1992, experimentó dos periodos transicionales durante 1993-2001 y 2002-2011, a ser mayoritariamente influenciado por el oleaje en 2012-2021.

Sin embargo, algunos resultados contradicen esta hipótesis, o por lo menos sugieren que no es la única causa del cambio de dominancia, ya que: 1) el flujo de sedimentos del río ya presentaba una tendencia decreciente entre 1984-2000, antes de la construcción de la presa (disminución de $173,33 \text{ kg s}^{-1}$ en 1984-1992 a $147,75 \text{ kg s}^{-1}$ en 1993-2001); 2) entre 2000 y 2010 el caudal sólido mostró un comportamiento ligeramente creciente, y 3) la disminución del caudal sólido a principios de la década del 2000 se observó también en otros ríos de la región, lo que sugiere causas de mayor escala, como factores climatológicos o de cambio de uso del suelo a nivel regional (Restrepo *et al.*, 2017).

Como causa complementaria, Nienhuis *et al.* (2015) sugieren que, cuando el delta se formó por avulsión de un único canal, este canal transportaba todo el flujo de sedimentos, aumentando la dominancia relativa del río. Sin embargo, tras bifurcarse en tres canales activos simultáneamente, la carga de sedimentos en cada canal se redujo a aproximadamente un tercio de la original, en tanto que el potencial de transporte litoral permaneció constante en cada desembocadura, sugiriendo que, a través de bifurcaciones, un delta marginalmente dominado por el río puede pasar a ser dominado por el oleaje. Se requiere más evidencia para determinar cuál de estas causas, o combinación de ellas, es responsable, en última instancia, de los cambios a largo plazo en la morfología del delta.

Limitaciones del estudio y trabajos futuros

Si bien el presente estudio proporciona una visión integral de la evolución morfodinámica del delta de Tinajones a escala estacional e interanual, hubo limitantes para analizar el balance sedimentario a menor escala espacial dentro del sistema. La ausencia de información más detallada sobre la batimetría, la granulometría y la distribución de caudales líquidos y sólidos en las bocas del delta impidió una evaluación a escalas espaciales menores de la redistribución de sedimentos y la alternancia entre zonas de erosión, estabilidad y acreción dentro del delta. Para avanzar en estudios más detallados de la morfodinámica del delta se deben hacer mediciones *in situ*, tales como levantamientos batimétricos, análisis granulométricos y mediciones directas del transporte sedimentario en los distributarios. Dicha información permitiría caracterizar con mayor precisión la dinámica sedimentaria y los flujos de transporte en diferentes sectores del delta.

Conclusiones

El presente estudio analizó la influencia de los forzadores ambientales (río, oleaje y marea) en la evolución morfodinámica del delta de Tinajones en escalas de tiempo estacional e interanual durante el periodo 1984-2021. Para ello, se combinó información *in situ*, datos del reanálisis e imágenes satelitales. El principal aporte de este estudio radica en la consideración del delta como un sistema en equilibrio dinámico, en el que la dominancia de los forzadores varía en el tiempo. Los resultados sugieren que, en las escalas de tiempo analizadas, los cambios en la dominancia morfodinámica de los deltas pueden ser significativos. En consecuencia, la representación de estos sistemas en los diagramas de Galloway (1975), Nienhuis *et al.* (2020) y Paniagua y Nienhuis (2024) debería entenderse como un área de variabilidad en lugar de un punto fijo.

La desembocadura del río Sinú presenta un comportamiento mixto, con una variación estacional en la dominancia de los forzadores ambientales entre el oleaje en época seca y el río en época húmeda. En el largo plazo, la disminución progresiva del caudal sólido del

río Sinú ha provocado un cambio en la dinámica del delta, que pasó de estar dominado por el río en el periodo 1984-1992 a estar más influenciado por el oleaje entre 2012 y 2021. Esta transición se refleja en su evolución geomorfológica reciente, con una disminución en la progradación del delta y una redistribución del sedimento desde el sector central hacia los flancos deltaicos.

Estos resultados apuntan hacia la necesidad de replantear las clasificaciones tradicionales de los deltas, usualmente considerados sistemas estacionarios. En lugar de esto, los deltas deben entenderse como sistemas dinámicos que varían en función de la climatología y las tendencias de largo plazo. Por esto, su clasificación debería representar un área de variabilidad que refleje la complejidad de los forzadores dominantes, en especial en zonas con una marcada estacionalidad de los forzadores ambientales.

Finalmente, nuestros resultados revelaron una marcada variabilidad estacional en la dinámica del delta de Tinajones y una tendencia sostenida en su evolución morfodinámica durante las últimas décadas, lo que brinda herramientas para el diseño de estrategias de gestión costera, planificación de obras de infraestructura e implementación de medidas de mitigación de la erosión costera en el delta y las costas adyacentes. En este sentido, se espera que los resultados del estudio sean de utilidad para los tomadores de decisiones y las autoridades ambientales, facilitando instrumentos para la gestión y el manejo sostenible del delta y sus áreas de influencia.

Contribución de los autores

MR, YF, y EP recopilaron los datos, procesaron la información e hicieron el análisis preliminar. OA-S dirigió el diseño metodológico, proporcionó orientación técnica y supervisó el desarrollo general de la investigación. Todos los autores participaron en la interpretación de los resultados, contribuyeron a la redacción del manuscrito y aprobaron la versión final.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen intereses económicos o relaciones personales que pudieran haber influido en el trabajo presentado en este artículo.

Referencias

- Andrade, C.A. (1993). Análisis de la velocidad del viento sobre el Mar Caribe. *Boletín Científico CIOH*, 13, 33-44.
- Andrade, C.A. & E.D. Barton. (2000). Eddy development and motion in the Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research*. 105, 26191-26201.
- Ashton, A. D. & Giosan, L. (2011). Wave-angle control of delta evolution. *Geophysical Research Letters*. 38, L13405. <https://doi.org/10.1029/2011Gik L047630>
- Boak, E. & Turner, I. (2005). Shoreline definition and detection: a review. *Journal of Coastal Research*. 21(4), 688-703.
- Cai, H., Yang, H., Liu, J., Niu, L., Ren, L., Liu, F., Ou, S., Yang, Q. (2019). Quantifying the impacts of human interventions on relative mean sea level change in the Pearl River Delta, China. *Ocean Coastal Management*, 173, 52-64. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.02.007>
- Coastal Engineering Research Center-CERC. (1984). *Shore Protection Manual*, vols. I and II. Coastal Engineering Research Center, USACE.
- Coleman, J.M. (1981). *Deltas: Processes of Deposition and Models for Exploration*, second ed. Burgess Publishing Company.
- Coy, M. (2020). Metodología para la estimación de impactos hidráulicos y geomorfológicos por ascenso del nivel del mar en cuencas con llanuras costeras: caso de aplicación cuenca del río Sinú. *Repositorio Universidad Nacional*. 129.
- Chuvieco, E. (2000). *Fundamentos de Teledetección Espacial*. Rialp.
- Clark, J.R. (1996). *Coastal Zone Management Handbook*. CRC Press/Lewis Publishers.
- Crowell, M., Letherman, S.P., Buckley, M.K. (1991). Historical shoreline change: error analysis and mapping accuracy. *Journal of Coastal Research*, 7(3), 839-852.
- Dimar-CIOH (2013). *Atlas Geomorfológico del Litoral Caribe Colombiano*. Dirección General Marítima-Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas del Caribe, Dimar, Serie Publicaciones Especiales CIOH.

- Duong, N. T., Tran, K. Q., Luu, L. X., Tran, L. H.** (2023). Prediction of breaking wave height by using artificial neural network-based approach. *Ocean Modelling*, 182, 102177. <https://doi.org/10.1016/J.OCEMOD.2023.102177>
- Filip, F. & Giosan, L.** (2014). Evolution of Chilia lobes of the Danube delta: Reorganization of deltaic processes under cultural pressures. *Anthropocene*, 5, 65-70. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2014.07.003>
- Galloway, W. E.** (1975). *Process framework for describing the morphologic and stratigraphic evolution of deltaic depositional systems*. Houston Geological Society.
- García, N. & Mechoso, C.** (2005). Variability in the discharge of South American rivers and in climate, *Hydrological Sciences Journal*, 50, 459-478. <https://doi.org/10.1623/hysj.50.3.459.65030>
- Gao, W., Nienhuis, J., Nardin, W., Wang, Z. B., Shao, D., Sun, T., Cui, B.** (2020). Wave controls on deltaic shoreline-channel morphodynamics: Insights from a coupled model. *Water Resources Research*, 56, e2020WR027298.
- Giosan, L., Donnelly, J.P., Vespremeanu, E.I., Buonaiuto, E.S.** (2005). River delta morphodynamics: examples from the Danube delta. In: Giosan, L., Bhattacharya, J.P. (Eds.), *River Deltas-Concepts, Models and Examples*, vol. 83. SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication.
- Jarriel, T., Swartz, J., Passalacqua, P.** (2021). Global rates and patterns of channel migration in river deltas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 118(46), e2103178118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2103178118>
- Kendall, M.** (1975). *Rank Correlation Methods*. Griffin.
- Larson, M., Kraus, N.C.** (1989). *SBEACH: Report 1-Empirical Foundation and Model Development-Partial. Technical Report CERC-89-9*. Waterways Experiment Station, US Army Corps of Engineers.
- Mann, H.** (1945). Nonparametric tests against trend. *Econometrica*, 13, 245-259.
- Milliman, J. D., Farnsworth, K., Jones, P., Xu, K., Smith, L. C.** (2008). Climatic and anthropogenic factors affecting river discharge to the global ocean, 1951-2000. *Global Planet Change*, 62, 187-194. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2008.03.001>
- Mil-Homens, J., Ranasinghe, R., van Thiel de Vries, J. S. M., Stive, M. J. F.** (2013). Reevaluation and improvement of three commonly used bulk longshore sediment transport formulas. *Coastal Engineering*, 75(1), 29-39.
- Moore, L.** (2000). Shoreline mapping techniques. *Journal of Coastal Research*, 16(1), 111-124.
- Nienhuis, J., Ashton, A., Roos, P.C., Hulscher, S.J.M.H., Giosan, L.** (2013). Wave reworking of abandoned deltas. *Geophysical Research Letters*, 40, 5899-5903. <https://doi.org/10.1002/2013GL058231>
- Nienhuis, J. H., Ashton, A. D., Giosan, L.** (2015). What makes a delta wave-dominated? *Geology*, 43, 511-514.
- Nienhuis, J.H., Ashton, A.D., Edmonds, D.A.** (2020). Global-scale human impact on delta morphology has led to net land area gain. *Nature*, 577, 514-518, <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1905-9>.
- Mikhailov, V. N.** (1970). Hydrologic-morphometric characteristics of delta branches. *Studies and Reports in Hydrology*, 9, 146-158. http://iahs.info/redbooks/a090/iahs_090_0146.pdf
- Pasquini, A. & Depetris, P.** (2007). Discharge trends and flow dynamics of South American rivers draining the southern Atlantic seaboard: An overview. *Journal of Hydrology*, 333, 385-399, <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2006.09.005>
- Paniagua, J.F & Nienhuis, J.H.** (2024). The quantified Galloway ternary diagram of delta morphology. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 129, e2024JF007878. <https://doi.org/10.1029/2024JF007878>
- Pérez, L.G., Ferrer, J.J., Bermejo, A.I., Mejía, Y.K., Romero, G.F. Alvarez-Silva, O.** (2022). Advances in the study of coastal processes in the continental Colombian Caribbean coast. *Regional Studies in Marine Science*, 51, 102209. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102209>.
- Rangel-Buitrago, N. & Anfuso, G.** (2009). Assessment of Coastal vulnerability in La Guajira Peninsula, Colombian Caribbean Sea. *Journal of Coastal Research*, 56, 792-796.
- Rangel-Buitrago, N.G., Anfuso, G., Williams, A.T.** (2015). Coastal erosion along the Caribbean coast of Colombia: Magnitudes, causes and management. *Ocean Coastal Management*, 114, 129-144.
- Restrepo, J. D. & López, S. A.** (2008). Morphodynamics of the Pacific and Caribbean deltas of Colombia, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 25(1), 1-21.

- Restrepo, J.D.** (2008). *Deltas de Colombia: morfodinámica y vulnerabilidad ante el Cambio Global*. EAFIT University Press.
- Restrepo, J. D., López, S. A., Restrepo, J. C.** (2009). The effects of geomorphic controls on sediment yield in the Andean rivers of Colombia. *Latin American journal of sedimentology and basin analysis*, 16(2), 79-92.
- Restrepo, J.C., Ortiz, J., Pierini, J., Schrottke, K., Maza, M., Otero, L., Aguirre, J.** (2014). Freshwater discharge into the Caribbean Sea from the rivers of Northwestern South America (Colombia): Magnitude, variability and recent changes. *Journal of Hydrology*, 509, 266-281.
- Restrepo, J.C., Orejarena, A., Torregroza-Espinosa, A.C.** (2017). Suspended sediment load in northwestern South America (Colombia): a new view on variability and fluxes into the Caribbean Sea. *Journal of South American Earth Sciences*, 80, 340-352. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.10.005>
- Serrano, B.** (2004). The Sinú delta on the northwestern Caribbean coast of Colombia: Bay infilling associated with delta development. *Journal of South American Earth Sciences*, 16, 623-631. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2003.10.005>
- Stive, M. J. F. & Rakhorst, R. D.** (2008). Review of empirical relationships between inlet cross-section and tidal prism. *Journal of Water Resources and Environmental Engineering*, 23, 89-95.
- Syvitski, J.P.M. & Milliman, J.** (2007). Geology, geography, and humans' battle for dominance over the delivery of fluvial sediment to the coastal ocean. *Journal of Geology*, 115, 1-19. <https://doi.org/10.1086/509246>.
- Tabares, N., Soltau, J.M., Díaz, J.** (1996). Caracterización geomorfológica del sector suroccidental del Mar Caribe. *Boletín científico CIOH (Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas)*, 17, 3-16.
- Tessler, Z., Vörösmarty, C., Grossberg, M., Gladkova, I., Aizenman, H., Syvitski, J., Fofoula-Georgiou, E.** (2015). Profiling risk and sustainability in coastal deltas of the world. *Science*, 349, 638-43. <https://doi.org/10.1126/science.aab3574>
- Thieler, E.R., Himmelstoss, E.A., Zichichi, J.L., Miller, T.L.** (2005). Digital Shoreline Analysis System (DSAS) version 3.0. In: *US Geological Survey (Ed.), An ArcGIS Extension for Calculating Shoreline Change*. USGS.
- Vega, M., Álvarez-Silva, O., Restrepo, J.C., Ortiz J.C., Otero L.J.** (2020). Interannual variability of wave climate in the Caribbean Sea. *Ocean Dynamics*, 70, 965-976.
- Vernette, G., Gayet, J., Echeverry, C.M., Piedrahita, I., Correa, I.D.** (2002). Introducción a los ambientes deltaicos: morfología y sedimentación. In: Correa, I.D., Restrepo, J.D. (Eds.), *Geología y Oceanografía del Delta del Río San Juan: Litoral Pacífico Colombiano*. Fondo Editorial Universidad EAFIT.
- Wright, L. D. & Coleman, J. M.** (1972). River delta morphology: wave climate and the role of the subaqueous profile. *Science*, 176(4032), 282-284.
- Yue, S., Pilon, P., Cavadias, G.** (2002). Power of the Mann-Kendall and Spearman's rho test to detecting monotonic trends in hydrological series. *Journal of Hydrology*, 259, 254-271.
- Zhang, S., Lu, X., Higgitt, D., Chen, A., Han, J., Sun, H.** (2008). Recent changes of water discharge and sediment load in the Zhujiang (Pearl River) Basin, China. *Global Planet Change*, 60, 365-380.

Mathematics

Original article

On a classification problem for a quiver of type $\tilde{A}_3$

Sobre un problema de clasificación para un carcaj de tipo $\tilde{A}_3$

 Ivon Dorado¹,  Gonzalo Medina²

¹Departamento de Matemáticas, Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá

²Departamento de Matemáticas, Universidad Nacional de Colombia, sede Manizales

Resumen

Presentamos una nueva solución al problema de clasificación para la categoría de representaciones de un quiver de tipo $\tilde{A}_3$. Nuestro enfoque utiliza técnicas de álgebra lineal que nos conducen a una reducción que permite aplicar inducción. Como aplicación, se obtienen de manera elemental las soluciones para el problema clásico de Kronecker y para su versión contragrediente. Además, describimos los anillos de endomorfismos de las representaciones indecomponibles y un algoritmo que muestra cómo reconstruir su forma matricial a partir de algunos invariantes gráficos.

Palabras clave: Representación indecomponible; Carcaj de tipo $\tilde{A}_3$; Presentación matricial; Anillo de endomorfismos.

Abstract

We present a new solution to the classification problem for the category of representations of a quiver of type $\tilde{A}_3$. Our approach uses linear algebra techniques which lead us to a reduction that allows to use induction. As an application, the solution to the classical Kronecker problem and its contragredient version are obtained in an elementary way. We also describe the endomorphism rings for the indecomposable representations and an algorithm that shows how to reconstruct their matrix form from some graphic invariants.

Keywords: Indecomposable representation; Quiver of type $\tilde{A}_3$; Matrix presentation; Endomorphism ring.

Citation: Dorado I & Medina G. On a classification problem for a quiver of type $\tilde{A}_3$. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):411-427, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3174>

Editor: Carolina Benedetti Velásquez

***Corresponding author:**

Gonzalo Medina Arellano;
gmedinaar@unal.edu.co

Received: March 7, 2025

Accepted: May 31, 2025

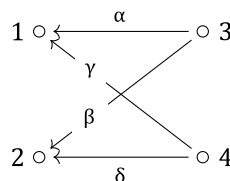
Published on line: June 18, 2025



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

Introduction

In this paper, we present a new solution to the classification problem of four linear operators defined between four finite-dimensional vector spaces over a field. This problem is equivalent to finding all the indecomposable representations, up to isomorphism, for the following quiver $\mathcal{Q}$ of type $\tilde{A}_3$ (recall that $\tilde{A}_n$ denotes the affine or extended Dynkin diagram with $n+1$ vertices):



The problem was first solved in Nazarova (1967) using a matrix-based approach. We use a matrix approach and a “reduction” mechanism that will allow us to use induction. As

an application, we show how to easily obtain the solution to some classical classification problems. We also obtain the endomorphism rings for the indecomposable representations.

We will use some well-known facts from the theory of representation of quivers and from standard linear algebra, but to make the exposition as self-contained as possible, we include in the text all necessary definitions.

The paper is organized as follows. In Section 1 we state our main result about the indecomposable representations and we also give some preliminaries and introduce the notation that will be used throughout the paper. In Section 2 we present the solution to the classification problem for the indecomposable representations and introduce some graphical invariants for some of the indecomposable objects. In Section 3 we obtain our second main result: the classification of the endomorphism rings associated to the indecomposable representations. In Section 4, we show how to use our solution to easily obtain solutions to the Kronecker problem and its contragredient versions. Finally, in the appendix, we present an algorithm that shows that the graphical invariants introduced in Section 2 are indeed enough to reconstruct the corresponding indecomposable representations.

The authors are grateful to the referee for their valuable remarks and suggestions, which helped improve the manuscript.

Indecomposable representations for a quiver of type $\tilde{A}_3$

For a given field k , *representations of $\mathcal{S}$* are 8-tuples having the form

$$V = (V_1, V_2, V_3, V_4, f_\alpha, f_\beta, f_\gamma, f_\delta),$$

where V_1, V_2, V_3, V_4 are vector spaces over the field k , and $f_\alpha: V_3 \rightarrow V_1$, $f_\beta: V_3 \rightarrow V_2$, $f_\gamma: V_4 \rightarrow V_1$, $f_\delta: V_4 \rightarrow V_2$ are k -linear maps. A representation is *finite-dimensional* if all four V_1, V_2, V_3 , and V_4 are finite dimensional vector spaces over k . For such a representation, its *dimension vector* d is the element of $\mathbb{Z}^4$ given by

$$d = \underline{\dim} V = (d_1, d_2, d_3, d_4),$$

where $d_i = \dim_k V_i$, for all $i \in \{1, 2, 3, 4\}$. The *Tits quadratic form* of $\mathcal{S}$ is the quadratic form $q = q_{\mathcal{S}}: \mathbb{Z}^4 \rightarrow \mathbb{Z}$ given by

$$q(x_1, x_2, x_3, x_4) = \sum_{i=1}^4 x_i^2 - x_3x_1 - x_3x_2 - x_4x_1 - x_4x_2.$$

An element $(x_1, x_2, x_3, x_4) \in \mathbb{Z}^4 - \{0\}$ is a *real root* of the form q if $q(x_1, x_2, x_3, x_4) = 1$, and it is an *imaginary root* of q if $q(x_1, x_2, x_3, x_4) = 0$.

In the following, we will refer to arbitrary representations of $\mathcal{S}$ given by:

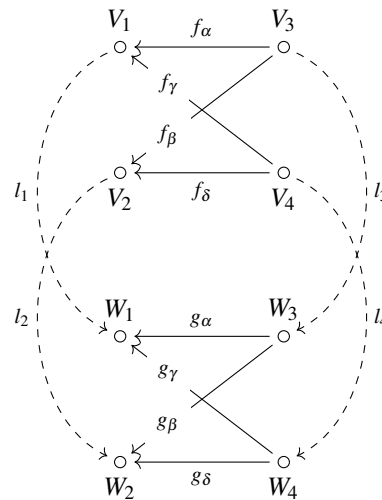
$$V = (V_1, V_2, V_3, V_4, f_\alpha, f_\beta, f_\gamma, f_\delta)$$

and

$$W = (W_1, W_2, W_3, W_4, g_\alpha, g_\beta, g_\gamma, g_\delta)$$

A *morphism* $l: V \rightarrow W$ is a collection $l = (l_1, l_2, l_3, l_4)$ of four k -linear maps $l_i: V_i \rightarrow W_i$, for

$i \in \{1, 2, 3, 4\}$, such that the following diagram commutes:



The morphism l is an *isomorphism* if all four operators l_i are linear isomorphisms; if this is the case, we say that V and W are *isomorphic* and write $V \simeq W$.

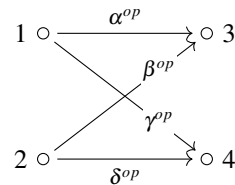
A direct sum can be defined naturally between representations in the following way:

$$V \oplus W = (V_1 \oplus W_1, V_2 \oplus W_2, V_3 \oplus W_3, V_4 \oplus W_4, \\ f_\alpha \oplus g_\alpha, f_\beta \oplus g_\beta, f_\gamma \oplus g_\gamma, f_\delta \oplus g_\delta).$$

A non-zero representation V is *indecomposable* if $V \simeq V' \oplus V''$ implies $V' = 0$ or $V'' = 0$, where 0 denotes the zero representation.

The representations of $\mathcal{S}$ and their morphisms form the category $\text{rep}(\mathcal{S}, k)$, or simply $\text{rep } \mathcal{S}$, of representations of $\mathcal{S}$ over the field k . This category is abelian. For a proof, see **Assem, Simson, and Skowroński** (2006).

It will be useful for us to consider a natural duality for representations of $\mathcal{S}$. To each object V , we will associate its *dual representation* $V^* = (V_1^*, V_2^*, V_3^*, V_4^*, f_\alpha^*, f_\beta^*, f_\gamma^*, f_\delta^*)$, where, for each $i \in \{1, 2, 3, 4\}$, the space V_i^* is the algebraic dual of V_i , i.e., $V_i^* = \text{Hom}_k(V_i, k)$, and f_α^* , f_β^* , f_γ^* , and f_δ^* are the corresponding dual operators. Notice that V^* is a representation of the *opposite quiver* $\mathcal{S}^{op}$:



obtained by keeping the same vertices as in $\mathcal{S}$ but reversing the direction of the arrows of $\mathcal{S}$.

We will present finite dimensional representations in matrix form: given a representation V , we first choose ordered bases for the spaces V_1 , V_2 , V_3 , and V_4 and construct a block matrix

of the form

$$M = M_V = \underbrace{\begin{array}{|c|c|} \hline M_{11} & M_{12} \\ \hline M_{21} & M_{22} \\ \hline \end{array}}_{\substack{\dim_k V_3 \quad \dim_k V_4}} \left. \begin{array}{l} \dim_k V_1 \\ \dim_k V_2 \end{array} \right\},$$

where the blocks M_{11} , M_{21} , M_{12} , and M_{22} correspond to the matrices of the operators f_α , f_β , f_γ , and f_δ , respectively, with respect to the chosen bases. A matrix like M_V before will be called a *matrix presentation* for the representation V . Changing the chosen bases will now be modeled, in matrix form, by the following *admissible transformations*:

- AT1. Elementary row operations within each of the horizontal stripes of M .
- AT2. Elementary column operations within each of the vertical stripes of M .

Two representations V and W are isomorphic if any two of their matrix presentations M_V and M_W are *equivalent*, denoted by $M_V \simeq M_W$, in the sense that one of them can be transformed into the other by applying a finite number of admissible transformations.

Direct sums of representations can be expressed in matrix form. Given two representations V and W , with matrix presentations

$$M_V = \begin{array}{|c|c|} \hline M_{11} & M_{12} \\ \hline M_{21} & M_{22} \\ \hline \end{array} \quad \text{and} \quad N_W = \begin{array}{|c|c|} \hline N_{11} & N_{12} \\ \hline N_{21} & N_{22} \\ \hline \end{array},$$

their direct sum $V \oplus W$ has as one of its matrix presentations the following matrix, in which 0 denotes zero blocks of the appropriate size:

$$P_{V \oplus W} = M_V \oplus N_W = \begin{array}{|c|c|c|c|} \hline M_{11} & 0 & M_{12} & 0 \\ \hline 0 & N_{11} & 0 & N_{12} \\ \hline M_{21} & 0 & M_{22} & 0 \\ \hline 0 & N_{21} & 0 & N_{22} \\ \hline \end{array},$$

We have everything necessary to state our main result:

Theorem 1.1. *All indecomposable representations of $\mathcal{S}$ are exhausted, up to duality and up to permutations of horizontal and vertical stripes, by the matrix presentations listed in Figure 1.*

In the next section, we will present the proof of Theorem 1.1. In the meantime, we will introduce some notations and definitions used in Figure 1 and throughout this paper.

Recall that using elementary row and column operations, any matrix M of size $m \times n$ can be transformed into its standard form

$$S(M, r) = \begin{array}{|c|c|} \hline I_r & 0 \\ \hline 0 & 0 \\ \hline \end{array}, r \geq 1,$$

<i>Regular:</i>																	
$0 = 0^*$ $d = (n, n, n, n)$ $q(d) = 0$ $\mathcal{E} \simeq k[t]/(p^s(t))$ <table border="1"> <tr> <td>I_n</td><td>$F_n(p^s(t))$</td></tr> <tr> <td>I_n</td><td>I_n</td></tr> </table> $p(t) \neq t.$ $n \geq 1$		I_n	$F_n(p^s(t))$	I_n	I_n												
I_n	$F_n(p^s(t))$																
I_n	I_n																
$I = I^*$ $d = (n, n, n, n)$ $q(d) = 0$ $\mathcal{E} \simeq k[t]/(t^n)$ <table border="1"> <tr> <td>I_n</td><td>$J_n^+(0)$</td></tr> <tr> <td>I_n</td><td>I_n</td></tr> </table> $n \geq 1$ <table border="1"> <tr> <td></td><td>+</td></tr> <tr> <td></td><td></td></tr> </table>	I_n	$J_n^+(0)$	I_n	I_n		+			$II = II^*$ $d = (n+1, n, n+1, n)$ $q(d) = 1$ $\mathcal{E} \simeq k[t]/(t^{n+1})$ <table border="1"> <tr> <td>I_{n+1}</td><td>$I_n^\downarrow$</td></tr> <tr> <td>$I_n^\leftarrow$</td><td>I_n</td></tr> </table> $n \geq 0$ <table border="1"> <tr> <td></td><td>-</td></tr> <tr> <td> </td><td></td></tr> </table>	I_{n+1}	$I_n^\downarrow$	$I_n^\leftarrow$	I_n		-		
I_n	$J_n^+(0)$																
I_n	I_n																
	+																
I_{n+1}	$I_n^\downarrow$																
$I_n^\leftarrow$	I_n																
	-																
<i>Non-regular:</i>																	
III $d = (n+1, n, n, n)$ $q(d) = 1$ $\mathcal{E} \simeq k$ <table border="1"> <tr> <td>$I_n^\uparrow$</td><td>$I_n^\downarrow$</td></tr> <tr> <td>I_n</td><td>I_n</td></tr> </table> $n \geq 0$ <table border="1"> <tr> <td>-</td><td>-</td></tr> <tr> <td></td><td></td></tr> </table>	$I_n^\uparrow$	$I_n^\downarrow$	I_n	I_n	-	-			III^* $d = (n, n+1, n+1, n+1)$ $q(d) = 1$ $\mathcal{E} \simeq k$ <table border="1"> <tr> <td>$I_n^\leftarrow$</td><td>$I_n^\rightarrow$</td></tr> <tr> <td>I_{n+1}</td><td>I_{n+1}</td></tr> </table> $n \geq 0$ <table border="1"> <tr> <td> </td><td> </td></tr> <tr> <td></td><td></td></tr> </table>	$I_n^\leftarrow$	$I_n^\rightarrow$	I_{n+1}	I_{n+1}				
$I_n^\uparrow$	$I_n^\downarrow$																
I_n	I_n																
-	-																
$I_n^\leftarrow$	$I_n^\rightarrow$																
I_{n+1}	I_{n+1}																
IV $d = (n+1, n+1, n+1, n)$ $q(d) = 1$ $\mathcal{E} \simeq k$ <table border="1"> <tr> <td>I_{n+1}</td><td>$I_n^\uparrow$</td></tr> <tr> <td>I_{n+1}</td><td>$I_n^\downarrow$</td></tr> </table> $n \geq 0$ <table border="1"> <tr> <td></td><td>-</td></tr> <tr> <td></td><td>-</td></tr> </table>	I_{n+1}	$I_n^\uparrow$	I_{n+1}	$I_n^\downarrow$		-		-	IV^* $d = (n, n, n, n+1)$ $q(d) = 1$ $\mathcal{E} \simeq k$ <table border="1"> <tr> <td>I_n</td><td>$I_n^\leftarrow$</td></tr> <tr> <td>I_n</td><td>$I_n^\rightarrow$</td></tr> </table> $n \geq 0$ <table border="1"> <tr> <td></td><td> </td></tr> <tr> <td></td><td> </td></tr> </table>	I_n	$I_n^\leftarrow$	I_n	$I_n^\rightarrow$				
I_{n+1}	$I_n^\uparrow$																
I_{n+1}	$I_n^\downarrow$																
	-																
	-																
I_n	$I_n^\leftarrow$																
I_n	$I_n^\rightarrow$																

Figure 1. Indecomposable representations of the quiver $\mathcal{S}$.

where r is the rank of M (some blocks in the matrix above can be void).

For an integer $n \geq 1$, the matrices $I_n^\uparrow, I_n^\downarrow$ are the $(n+1) \times n$ matrices obtained by adjoining a row of zeros above, below, the identity matrix I_n ; i.e.,

$$I_n^\uparrow = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 \\ 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 1 \end{bmatrix}_{(n+1) \times n} \quad \text{and} \quad I_n^\downarrow = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{bmatrix}_{(n+1) \times n}.$$

Analogously, the matrices $I_n^\rightarrow, I_n^\leftarrow$ are the $n \times (n+1)$ matrices obtained by adjoining a column of zeros to the right, to the left, of the identity matrix I_n ; i.e.,

$$I_n^\rightarrow = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 1 & 0 \end{bmatrix}_{n \times (n+1)} \quad \text{and} \quad I_n^\leftarrow = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 1 \end{bmatrix}_{n \times (n+1)}.$$

For $n = 0$, the matrices $I_0^\uparrow$ and $I_0^\downarrow$ are equal and they are “formal” matrices having one row and zero columns, and representing the linear operator $0 \rightarrow k$. The matrices $I_0^\rightarrow$ and $I_0^\leftarrow$ are also equal and are “formal” matrices having zero rows and one column, and representing the linear operator $k \rightarrow 0$.

By $F_n(p^s(t))$ we will denote the Frobenius cell, also called rational canonical form cell, of order n having the minimal polynomial $p^s(t)$, where $p(t)$ is monic and irreducible. In other words, $F_n(p^s(t))$ is the companion matrix of $p^s(t)$ (in particular, $n = s \cdot \deg p(t)$).

We denote by $J_n^+(0)$ or $J_n^-(0)$, respectively, the Jordan block of order n with eigenvalue 0 and entries 1 above or below the main diagonal, respectively.

In Figure 1, each type of indecomposable representation is accompanied by its corresponding dimension vector $d = \underline{\dim} V$ and by the value $q(d)$ of its Tits quadratic form. Each indecomposable object V of one of the types II, III, IV, or of their dual types, is uniquely determined, up to isomorphism, by its dimension vector d , and each indecomposable of the types 0 or I is determined by the pair $(d, p(t))$ or (d, t) , respectively. Each indecomposable representation is also accompanied by its endomorphism ring $\mathcal{E}$ (see Section 3).

In all matrices that have Jordan blocks, the block $J_r^+(0)$ can be replaced by $J_r^-(0)$ and the corresponding presentations are isomorphic.

With the exception of type 0, all other types of matrix presentations in Figure 1 include companion diagrams containing two symbols, either $-$ or $\perp$. These graphical diagrams, along with the value n , entirely characterize the indecomposable objects in the sense that even without knowing the form of the matrix presentation, it can be constructed using the procedure presented in Algorithm 1 in the Appendix.

Notice that interchanging the symbols $-$ and $\perp$ in a diagram produces the diagram for the corresponding dual presentation, up to permutations of vertical and horizontal stripes.

The solution to the classification problem for $\mathcal{S}$

In this section we will prove Theorem 1.1, but first we need to establish some notation and results.

Definition 1. Let V be a representation of $\mathcal{S}$ such that $\dim_k(\text{Im } f_\gamma) < \dim_k(V_1)$, and let us construct a subrepresentation

$$V' = (V'_1, V'_2, V'_3, V'_4, f'_\alpha, f'_\beta, f'_\gamma, f'_\delta)$$

in the following way.

Take $V'_1 = \text{Im } f_\gamma$, and write $V_1 = V'_1 \oplus F$, for some complement F , with $\dim_k F = r \geq 1$.

Choose $B = \{u_1, \dots, u_r\}$ a set of linearly independent vectors such that

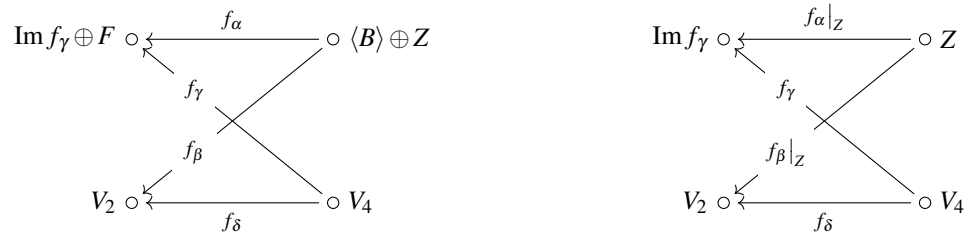
$$\langle f_\alpha(B) \rangle = \langle \{f_\alpha(u_1), \dots, f_\alpha(u_r)\} \rangle = F.$$

Extend this set to a basis $B \cup B'$ for V_3 , and write $V_3 = Y \oplus Z$, where $Y = \langle B \rangle$ and $Z = \langle B' \rangle$.

Set $V'_2 = V_2$, $V'_3 = Z$, and $V'_4 = V_4$. Linear operators f'_α and f'_β are the restrictions given by $f'_\alpha = f_\alpha|_Z$ and $f'_\beta = f_\beta|_Z$.

Finally, let f'_γ be f_γ with its codomain changed to V'_1 (so $f'_\gamma = f_\gamma$) and $f'_\delta = f_\delta$.

Notice that we are considering a representation V in which the spaces V_1 and V_3 are decomposed as in the diagram on the left and we form the subrepresentation V' shown on the right.



Proposition 2.1. With the previous notation, V is indecomposable if and only if V' is indecomposable.

Proof. $\Rightarrow$) If we assume that V' is decomposable, say $V' \simeq M \oplus N$ with M and N non-zero representations

$$M = (M_1, M_2, M_3, M_4, g_\alpha, g_\beta, g_\gamma, g_\delta)$$

and

$$N = (N_1, N_2, N_3, N_4, h_\alpha, h_\beta, h_\gamma, h_\delta),$$

then V would also be since, by our construction, we have

$$\begin{aligned} V_1 &= V'_1 \oplus F = M_1 \oplus N_1 \oplus F, & V_2 &= V'_2 = M_2 \oplus N_2, \\ V_3 &= Y \oplus V'_3 = Y \oplus M_3 \oplus N_3, & V_4 &= V'_4 = M_4 \oplus N_4. \end{aligned}$$

As for the morphisms, we have the following:

$$\begin{aligned} f_\alpha &= (f_\alpha|_Y) \oplus (f_\alpha|_Z) = (f_\alpha|_Y) \oplus f'_\alpha = (f_\alpha|_Y) \oplus g_\alpha \oplus h_\alpha, \\ f_\beta &= (f_\beta|_Y) \oplus (f_\beta|_Z) = (f_\beta|_Y) \oplus f'_\beta = (f_\beta|_Y) \oplus g_\beta \oplus h_\beta, \\ f_\gamma &= f'_\gamma = g_\gamma \oplus h_\gamma, \\ f_\delta &= f'_\delta = g_\delta \oplus h_\delta. \end{aligned}$$

From here, we get

$$V \simeq M \oplus (N_1 \oplus F, N_2, N_3 \oplus Y, N_4, h_\alpha \oplus f_\alpha|_Y, h_\beta \oplus f_\beta|_Y, h_\gamma, h_\delta),$$

which shows that V decomposes in a non-trivial way.

$\Leftarrow$) Conversely, if $V \simeq U \oplus W$, for non-zero representations U and W of $\mathcal{S}$, then we will show that $V' \simeq U' \oplus W'$. Let us take

$$U = (U_1, U_2, U_3, U_4, g_\alpha, g_\beta, g_\gamma, g_\delta)$$

and

$$W = (W_1, W_2, W_3, W_4, h_\alpha, h_\beta, h_\gamma, h_\delta).$$

In the following, we will use subscripts, such as in F_V , F_U , and F_W to distinguish the different complements chosen in the construction of V' , U' , and W' , respectively.

Let us first prove that $V'_1 = U'_1 \oplus W'_1$. We have

$$V'_1 = \text{Im } f_\gamma = \text{Im}(g_\gamma \oplus h_\gamma) = \text{Im } g_\gamma \oplus \text{Im } h_\gamma = U'_1 \oplus W'_1.$$

Moreover,

$$V'_1 \oplus F_V = V_1 \simeq U_1 \oplus W_1 \simeq (U'_1 \oplus W'_1) \oplus (F_U \oplus F_W) = V'_1 \oplus (F_U \oplus F_W),$$

so $F_V \simeq F_U \oplus F_W$. Let us now take linearly independent subsets $B \subseteq U_3$, and $C \subseteq W_3$ such that $\langle g_\alpha(B) \rangle = F_U$, and $\langle h_\alpha(C) \rangle = F_W$. Extend B and C to obtain $B \cup B'$ and $C \cup C'$, bases for U_3 and W_3 , respectively. Take

$$Y_U = \langle B \rangle, \quad Z_U = \langle B' \rangle = U'_3, \quad Y_W = \langle C \rangle, \quad \text{and} \quad Z_W = \langle C' \rangle = W'_3.$$

We have $\langle g_\alpha(B) \cup h_\alpha(C) \rangle = F_U \oplus F_W \simeq F_V$, so $V'_3 = Y_V = Y_U \oplus Y_W = U'_3 \oplus W'_3$. Finally, since the second and fourth subspaces of the representations do not change under our construction, we immediately get $V'_2 = V_2 = U_2 \oplus W_2 = U'_2 \oplus W'_2$ and $V'_4 = V_4 = U_4 \oplus W_4 = U'_4 \oplus W'_4$. Let us now proceed to examine the morphisms.

Since $f_\alpha = g_\alpha \oplus h_\alpha$ and $V'_1 = U'_1 \oplus W'_1$, we obtain

$$f'_\alpha = f_\alpha|_{V'_1} = (g_\alpha \oplus h_\alpha)|_{U'_1 \oplus W'_1} = g_\alpha|_{U'_1} \oplus h_\alpha|_{W'_1} = g'_\alpha \oplus h'_\alpha.$$

The verification $f'_\beta = g'_\beta \oplus h'_\beta$ is completely analogous. To conclude our proof, note that according to our construction, $f_\gamma = f'_\gamma$, $g_\gamma = g'_\gamma$, and $h_\gamma = h'_\gamma$, so $f_\gamma = g_\gamma \oplus h_\gamma$ immediately yields $f'_\gamma = g'_\gamma \oplus h'_\gamma$ and a similar situation applies to the δ morphisms. We have thus shown

that $V' = U' \oplus W'$ and this decomposition is not trivial since, otherwise, the summands $\begin{array}{|c|} \hline 1 \\ \hline 1 \\ \hline \end{array}$ would split off from V . $\square$

Now we have all the necessary elements to prove our main result:

Proof of Theorem 1.1. Let $V = (V_1, V_2, V_3, V_4, f_\alpha, f_\beta, f_\gamma, f_\delta)$ be an indecomposable representation with matrix presentation

$$M_V = \begin{array}{|c|c|} \hline M_{11} & M_{12} \\ \hline M_{21} & M_{22} \\ \hline \end{array}.$$

Two cases are possible:

Case 1: All four operators $f_\alpha, f_\beta, f_\gamma$, and f_δ are isomorphisms. In this case, the four blocks $M_{11}, M_{12}, M_{21}, M_{22}$ correspond to square non-singular matrices and, applying appropriate admissible transformations, three of those four blocks can be transformed into identity blocks. For definitiveness, let us say that M_{11}, M_{21} , and M_{22} are the three said blocks. We have that M_V has been reduced to a matrix of the form

$$M_V \simeq \begin{bmatrix} I_n & S \\ I_n & I_n \end{bmatrix}.$$

In the following diagram, we examine which admissible transformations can be applied to the block S , while preserving the identity blocks. Elementary row (or column) operations on a horizontal (or vertical) stripe correspond to premultiplication (or postmultiplication) by a non-singular matrix.

$$\begin{array}{ccccc} \begin{bmatrix} I_n & S \\ I_n & I_n \end{bmatrix} & \mapsto & \begin{bmatrix} X & XS \\ I_n & I_n \end{bmatrix} & \mapsto & \begin{bmatrix} I_n & XS \\ X^{-1} & I_n \end{bmatrix} \\ & & & & \downarrow \\ & & \begin{bmatrix} I_n & XSX^{-1} \\ I_n & I_n \end{bmatrix} & \longleftarrow & \begin{bmatrix} I_n & XS \\ I_n & X \end{bmatrix} \end{array}$$

This shows that the square matrix S does transform by *similarity*, i.e., by using transformations of the form

$$S \mapsto XSX^{-1},$$

for non-singular matrices X of the same order as S . Since the indecomposability of M_V implies that of S , we obtain precisely the indecomposable representations of type 0.

Case 2: At least one of the operators $f_\alpha, f_\beta, f_\gamma$, and f_δ is not an isomorphism. Since we are working up to duality, we can assume, without loss of generality, that $\text{Im } f_\gamma \neq V_1$. We proceed by induction on $n = \dim_k V_1$. The case $n = 1$ produces the matrix presentations

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}, \quad \begin{bmatrix} 1 & I_0^\downarrow \\ I_0^\leftarrow & I_0 \end{bmatrix}, \quad \text{and} \quad \begin{bmatrix} 1 & I_0^\uparrow \\ 1 & I_0^\downarrow \end{bmatrix}$$

which are of types I, II, and IV, respectively.

Let $n > 1$. We begin by placing at the bottom of M_{12} the non-zero rows corresponding to $\text{Im } f_\gamma$:

$$V_1 \left\{ \begin{array}{|c|c|} \hline M'_{11} & 0 \\ \hline M''_{11} & M'_{12} \\ \hline M_{21} & M_{22} \\ \hline \end{array} \right\} \text{Im } f_\gamma.$$

For the block M'_{11} we can perform arbitrary elementary row and column operations, so M'_{11} can be transformed into its standard form $S(M'_{11}, r)$, where $r = \text{rank } M'_{11} \geq 1$. The lower horizontal stripe of zeros in $S(M'_{11}, r)$ has to be void; otherwise, one could split off null

direct summands from V , which contradicts its indecomposability. Therefore, using the identity I_r to annihilate all entries below it and inside the stripe M'_{11} , we obtain that M_V is equivalent to a matrix of the form

$$\begin{array}{|c|c|c|} \hline I_r & 0 & 0 \\ \hline 0 & M'''_{11} & M'_{12} \\ \hline L & M'_{21} & M_{22} \\ \hline \end{array}, r \geq 1. \quad (2.1)$$

Now, in the block M'_{21} we can perform arbitrary elementary row and column operations, so this block can be reduced to its standard form $S(M'_{21}, m)$, with $m \geq 1$. The identity I_m can be then used to annihilate, by using suitable elementary column operations, the first m rows of the block L to its left. This leaves us with a matrix of the form

$$\begin{array}{|c|c|c|c|} \hline I_r & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & M'''_{11} & M'_{12} & \\ \hline 0 & I_m & 0 & \\ \hline L' & 0 & 0 & M'_{22} \\ \hline \end{array} \begin{array}{l} m \geq 1 \\ r \geq 1 \end{array} \quad (2.2)$$

Notice that, in this matrix, the vertical or the horizontal stripes of zeros from $S(M'_{21}, m)$ can be void. Finally, for the block L' we can perform arbitrary elementary row and column operations. The latter will modify the block I_r at the upper left corner in matrix (2.2), but the identity can be restored by applying the inverse operations on rows. This implies that L' can be transformed into its standard form $S(L', s)$, for $r \geq s \geq 1$. Necessarily, we must have $r = s$ and the vertical stripe of zeros in $S(L', s)$ has to be void. Otherwise, direct summands of the form $\begin{array}{|c|c|} \hline 1 & 0 \\ \hline 0 & 0 \\ \hline \end{array}$ would split off from the matrix (2.2), and this would contradict the indecomposability of V ; this means that M_V is equivalent to a matrix of the form

$$\begin{array}{|c|c|c|c|} \hline I_r & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & M''''_{11} & M'_{12} & \\ \hline 0 & I_m & 0 & \\ \hline I_r & 0 & 0 & M'_{22} \\ \hline 0 & 0 & 0 & \\ \hline \end{array} \begin{array}{l} m \geq 1 \\ r \geq 1 \end{array} \quad (2.3)$$

The last horizontal stripe of zeros and the rightmost vertical stripe of zeros of the lower left block can be void. Notice now that the block matrices

$$M_V = \begin{array}{|c|c|} \hline M_{11} & M_{12} \\ \hline M_{21} & M_{22} \\ \hline \end{array} \quad \text{and} \quad N = \begin{array}{|c|c|} \hline M''''_{11} & M'_{12} \\ \hline I_m & 0 \\ \hline 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 \\ \hline \end{array} \begin{array}{|c|} \hline M'_{22} \\ \hline \end{array}$$

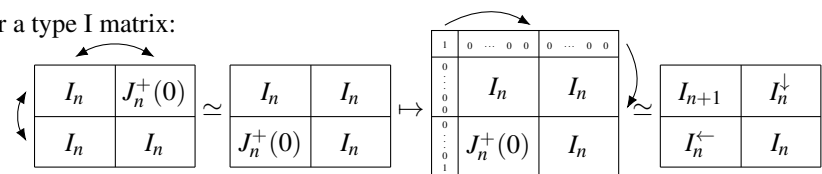
are matrix presentations of two representations which satisfy Definition 1. We conclude, thanks to Proposition 2.1, that the matrix presentation N is indecomposable and, thus, corresponds to an indecomposable representation V' with $\dim_k V'_1 = n - r < n$. The induction

hypothesis implies that its matrix presentation N is equivalent, up to permutations of the vertical or horizontal stripes, to one of the forms presented in Figure 1. In order to finish our proof, all that remains to be done is to replace, in the matrix (2.3), the presentation corresponding to N for each one of the forms from the list and then verify that their extended matrix forms (2.3) again are in the list. The types 0, III*, and IV* must be excluded from this process, since $\text{codim}_k V'_i = 0$, for all $i \in \{1, 2, 3, 4\}$, leaving only the possibility for V' to be of types I, II, III or IV. Therefore, all one has to do is to perform four direct restorations $V' \mapsto V$. Additionally, notice that for every matrix presentation in Figure 1, $\text{codim}_k V_i \leq 1$, for each $i \in \{1, 2, 3, 4\}$, i.e., $r = 1$ and each of the identity blocks I_r in the matrix (2.3) is of order 1.

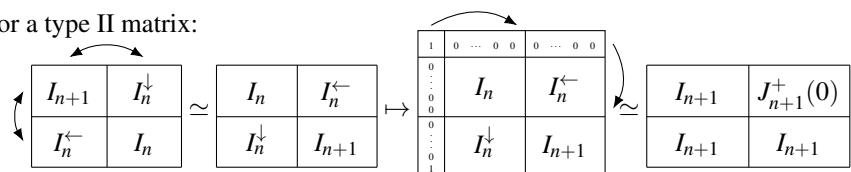
This means that the restoration process is really simple: in each of the four possible cases, it is necessary to take each of the matrix presentations V' from Figure 1 and, after permuting horizontal or vertical stripes, if required, place in the lower-left block a sub-block with codimension 1. Then, add one new row to the top and one new column to the left. In the newly added column, two 1s are to be placed: one, in the topmost position (corresponding to the intersection of the newly added row and column) and the other, in the new column, precisely at the position where a row of zeros appears in the lower-right block of V' . All the other entries in these newly added rows and columns are zeros. Perform some final elementary operations with rows or columns and check that the resulting matrix also belongs to the list. $\square$

Remark 1. We present here the exhaustive details of the reconstruction process $V' \mapsto V$ for the four possible types. In the diagrams that follow, an arrow of the form $\curvearrowright$ indicates that the two vertical stripes must be swapped, while an arrow of the form $\curvearrowleft$ signifies that the two horizontal stripes must be interchanged. An arrow of the form $\rightarrow$ indicates that the column where it originates must be moved to the far right position within the same vertical stripe, using appropriate column swaps. Similarly, an arrow of the form $\downarrow$ means that the row from which it originates has to be moved to the bottom position inside the same horizontal stripe, performing appropriate row swaps.

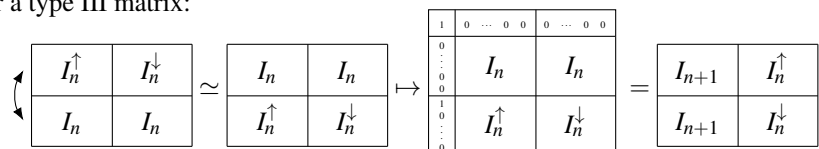
(a) For a type I matrix:



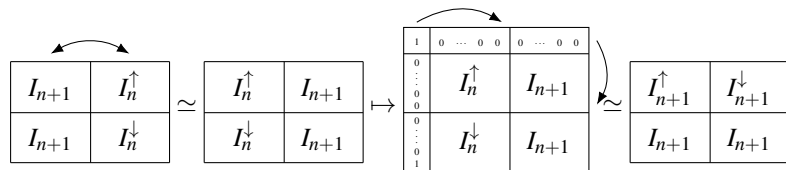
(b) For a type II matrix:



(c) For a type III matrix:

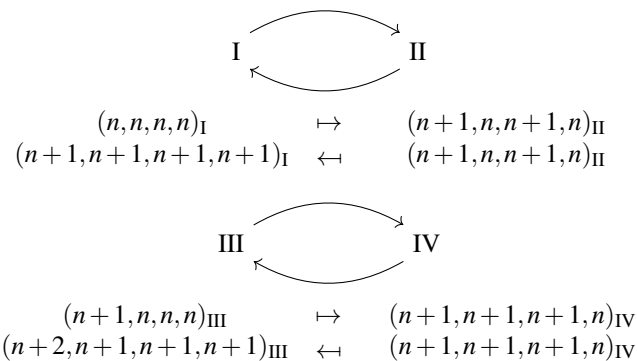


(d) For a type IV matrix:



For types III and IV there are two forms in which to perform the reconstruction process. In the diagrams above we presented one of them; the alternative ways will also produce the desired result. The details are left to the reader.

Remark 2. The following diagram shows how the correspondence $V' \mapsto V$ transforms types I, II, III, and IV, as well as their corresponding dimension vectors:



The graphical invariants reflect these transformations. Indeed, to go from one type to another, as above, all one has to do is to keep one symbol in the upper right block fixed and move the other one to the block diagonally opposed:



Remark 3. From the construction presented in the proof of Theorem 1.1, it follows that all the representations listed in Figure 1 are indecomposable and mutually non-isomorphic.

Endomorphism rings

In this section we obtain our second main result: the classification of all the endomorphism rings for the indecomposable objects in $\text{rep}(\mathcal{S}, k)$. It is well known that given a representation V of $\mathcal{S}$ over a field k , an *endomorphism* of V is a morphism $l: V \rightarrow V$ in $\text{rep}(\mathcal{S}, k)$. The set

$$\text{End } V = \text{Hom}(V, V) = \{l: V \rightarrow V \mid l \text{ is morphism}\}$$

has a natural structure of ring with the usual sum and composition of morphisms. This is the *ring of endomorphisms* of V . In the following theorem, we obtain these rings for all indecomposable representations of $\mathcal{S}$.

Theorem 3.1. *Let V be an indecomposable representation with endomorphism ring $\mathcal{E} = \text{End } V$. Then, the following holds:*

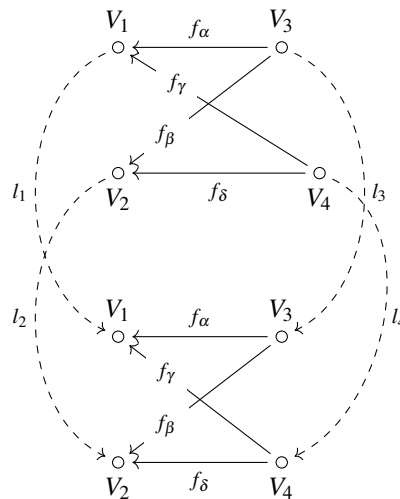
- (a) *If V is of type 0, with $\underline{\dim} V = (n, n, n, n)$, then $\mathcal{E} \simeq k[t]/(p^s(t))$, where $p^s(t)$ is the minimal polynomial of the indecomposable Frobenius cell $F = F_n(p^s(t))$ (see Figure 1), with $p(t) \neq t$ and $s \deg p(t) = n$.*

- (b) If V is of type I, with $\dim V = (n, n, n, n)$, then $\mathcal{E} \simeq k[t]/(t^n)$.
- (c) If V is of type II, with $\dim V = (n+1, n, n+1, n)$, then $\mathcal{E} \simeq k[t]/(t^{n+1})$.
- (d) If V is of type III, IV or their duals, then $\mathcal{E} \simeq k$.

Proof. We will examine endomorphisms of an indecomposable representation

$$V = (V_1, V_1, V_1, V_1, f_\alpha, f_\beta, f_\gamma, f_\delta),$$

that is, we will consider collections $l = (l_1, l_2, l_3, l_4)$ of linear maps which make the following diagram commute:



Equivalently, the following equalities must hold in order for l to be an endomorphism of V :

$$l_1 f_\alpha = f_\alpha l_3, \quad l_1 f_\gamma = f_\gamma l_4, \quad l_2 f_\beta = f_\beta l_3, \quad \text{and} \quad l_2 f_\delta = f_\delta l_4. \quad (3.1)$$

We will work in terms of matrices. We fix ordered bases for spaces V_1, V_2, V_3, V_4 and denote by $[f_\alpha], [f_\beta], [f_\gamma]$, and $[f_\delta]$ the matrices of the corresponding operators with respect to the chosen bases. Similarly, L_1, L_2, L_3, L_4 will denote the matrices of the corresponding maps of l .

(a) For a representation V of type 0 with $\dim V = (n, n, n, n)$, we have $V_i \simeq k^n$, for all $i \in \{1, 2, 3, 4\}$, $[f_\alpha] = [f_\beta] = [f_\delta] = I_n$, and $[f_\gamma] = F$. In this situation, the equations (3.1) become:

$$L_1 I_n = I_n L_3, \quad L_1 F = F L_4, \quad L_2 I_n = I_n L_3, \quad \text{and} \quad L_2 I_n = I_n L_4,$$

i.e., $L_1 = L_2 = L_3 = L_4$ and $L_1 F = F L_1$. Thus, in order to determine $\mathcal{E}$, we must identify the k -algebra

$$C(F) = \{L \in k^{n \times n} \mid LF = FL\},$$

the center of F in $k^{n \times n}$. Let α be a cyclic vector for F and define the linear map $f: Z \rightarrow k^n$ by $f(L) = L\alpha$. We will prove that f is an isomorphism of k -vector spaces. If $0 = f(L) = L\alpha$, then $L(F^i \alpha) = F^i(L\alpha) = 0$, for all $i \in \{1, \dots, n-1\}$ and, hence, $L = 0$ and f is injective. Moreover, $\langle \{f(F^j) \mid j \in \{0, \dots, n-1\}\} \rangle = \langle \{F^j \alpha \mid j \in \{0, \dots, n-1\}\} \rangle = k^n$, so f is surjective. In particular, we have $\dim_k C(F) = n$. Since $\{I, F, \dots, F^{n-1}\}$ is a basis for $k[F]$ as k -vector space and clearly $k[F] \subseteq C(F)$, this implies that $C(F) = k[F]$. We have, thus, that the ring $C(F)$ is equal to

$$\{a_0 F^0 + a_1 F^1 + \dots + a_{n-1} F^{n-1} \mid a_i \in k, \text{ for all } i \in \{0, \dots, n-1\}\}$$

and, from here, $\mathcal{E} = k[t]/(p^s(t))$.

(b) For a representation V of type I with $\dim V = (n, n, n, n)$, we have the same situation as in (a) for $F = J_n^+(0)$, so here $p^s(t) = t^n$.

(c) For a representation V of type II with $\dim V = (n+1, n, n+1, n)$, we have $V_1 \simeq V_3 \simeq k^{n+1}$, $V_2 \simeq V_4 \simeq k^n$, $[f_\alpha] = I_{n+1}$, $[f_\beta] = I_n^\leftarrow$, $[f_\gamma] = I_n^\downarrow$, and $[f_\delta] = I_n$. Now, the equations (3.1) become:

$$L_1 I_{n+1} = I_{n+1} L_3, \quad L_1 I_n^\downarrow = I_n^\downarrow L_4, \quad L_2 I_n^\leftarrow = I_n^\leftarrow L_3, \quad \text{and} \quad L_2 I_n = I_n L_4,$$

i.e., $L_1 = L_3$, $L_2 = L_4$,

$$L_1 I_n^\downarrow = I_n^\downarrow L_2 \quad \text{and} \quad L_2 I_n^\leftarrow = I_n^\leftarrow L_1. \quad (3.2)$$

From (3.2) we get

$$\begin{aligned} L_1 &= a_0 J^0 + a_1 J^1 + \cdots + a_n J^n, \\ L_2 &= a_0 J^0 + a_1 J^1 + \cdots + a_{n-1} J^{n-1}, \end{aligned}$$

where $a_i \in k$, for all $i \in \{0, \dots, n\}$ and $J = J_n^+(0)$. It is then clear that $\mathcal{E} \simeq k[t]/(t^{n+1})$.

(d) For a representation V of type III with $\dim V = (n+1, n, n, n)$, we have $V_1 \simeq k^{n+1}$, $V_2 \simeq V_3 \simeq V_4 \simeq k^n$, $[f_\alpha] = I_n^\uparrow$, $[f_\beta] = I_n$, $[f_\gamma] = I_n^\downarrow$, and $[f_\delta] = I_n$. In this case, the equations (3.1) become:

$$L_1 I_n^\uparrow = I_n^\uparrow L_3, \quad L_1 I_n^\downarrow = I_n^\downarrow L_4, \quad L_2 I_n = I_n L_3, \quad \text{and} \quad L_2 I_n = I_n L_4,$$

i.e., $L_2 = L_3 = L_4$ and

$$L_1 I_n^\uparrow = I_n^\uparrow L_2 \quad \text{and} \quad L_1 I_n^\downarrow = I_n^\downarrow L_2. \quad (3.3)$$

From (3.2) we get $L_1 = a I_{n+1}$ and $L_2 = a I_n$, for some $a \in k$. From this we conclude $\mathcal{E} \simeq k$.

For a representation V of type IV with $\dim V = (n+1, n+1, n+1, n)$, we have $V_1 \simeq V_2 \simeq V_3 \simeq k^{n+1}$, $V_4 \simeq k^n$, $[f_\alpha] = I_{n+1}$, $[f_\beta] = I_{n+1}$, $[f_\gamma] = I_n^\uparrow$, and $[f_\delta] = I_n^\downarrow$. Now, the equations (3.1) become:

$$L_1 I_{n+1} = I_{n+1} L_3, \quad L_1 I_n^\uparrow = I_n^\uparrow L_4, \quad L_2 I_{n+1} = I_{n+1} L_3, \quad \text{and} \quad L_2 I_n^\downarrow = I_n^\downarrow L_4,$$

i.e., $L_1 = L_2 = L_3$ and

$$L_1 I_n^\uparrow = I_n^\uparrow L_4 \quad \text{and} \quad L_1 I_n^\downarrow = I_n^\downarrow L_4. \quad (3.4)$$

From (3.4) we get $L_1 = a I_{n+1}$ and $L_4 = a I_n$, for some $a \in k$. From this we conclude $\mathcal{E} \simeq k$.

Finally, for the representations of types III* and IV* all we have to do is to notice that one has the isomorphism

$$\text{Hom}(V^*, V^*) \simeq \text{Hom}(V, V)$$

and the result for the duals follows from what we just did for types III and IV. This concludes our proof. $\square$

The quiver $\mathcal{S}$ and some other classification problems

In this section we would like to illustrate how to use the list of matrix presentations given in Figure 1, to easily obtain solutions for similar classification problems. We will discuss the Kronecker problem and its contragredient variation.

The Kronecker problem is a well-known problem in the theory of linear transformations which involves the classification of all pairs of linear transformations between two finite-dimensional vector spaces over a field. Weierstrass provided a partial solution (**Weierstrass**, 1868), while Kronecker offered a comprehensive solution (**Kronecker**, 1890). Other recent solutions, using a variety of techniques, can be found in, for example, **De Vries** (1984), **Dieudonné** (1946), **Dorado and Medina** (2023), **Gabriel and Roiter** (1992), and **Zavadskij** (2007). A closely related variant of the Kronecker problem is its contragredient version, where the domain and codomain of one of the two operators are swapped. This problem was solved by Dobrovol'skaja and Ponomarev in **Dobrovol'skaya and Ponomarev** (1965). A more recent generalization was provided in **Zavadskij** (2007).

In Figure 2, we present some graphical schemes that show that the classical Kronecker problem and its contragredient version are embedded as sub-problems into the classification problem of the quiver $\mathcal{S}$. In fact, the matrix transformations that accompany each diagram also show how to obtain the solution to each subproblem from the solution given for $\mathcal{S}$ in Figure 1. We encourage the reader to fill up the details of the corresponding solutions.

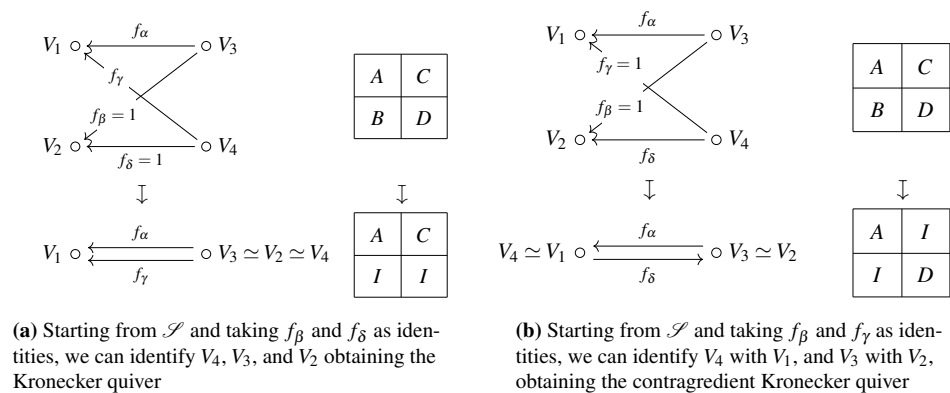


Figure 2. Depiction of the identifications and matrix transformations that show that the classification problem for $\mathcal{S}$ contains as sub-problems the Kronecker problem and its contragredient version.

Corollary 4.1. *All the indecomposable matrix presentations of the Kronecker problem are exhausted, up to isomorphism, by the presentations of the four types shown below in matrix form:*

$$\begin{aligned}
 0 = 0^* : & \quad \begin{bmatrix} I_n & F \end{bmatrix} \text{ with } F = F_n(p^s(t)), p(t) \neq t, \text{ and } n \geq 1. \\
 I = I^* : & \quad \begin{bmatrix} I_n & J_n^+(0) \end{bmatrix} \text{ and } \begin{bmatrix} J_n^+(0) & I_n \end{bmatrix}, \text{ for } n \geq 1. \\
 II = III^* : & \quad \begin{bmatrix} I_n^\downarrow & I_n^\uparrow \end{bmatrix}, \text{ for } n \geq 0. \\
 III = II^* : & \quad \begin{bmatrix} I_n^\rightarrow & I_n^\leftarrow \end{bmatrix}, \text{ for } n \geq 0.
 \end{aligned}$$

The given types are pair-wise non-equivalent. □

Corollary 4.2. *All the indecomposable matrix presentations of the contragredient Kronecker problem are exhausted, up to isomorphism, by the presentations of the four types shown below in matrix form:*

$$\begin{aligned}
0 = 0^* : & \quad \boxed{I_n} \quad \boxed{F} \quad \text{with } F = F_n(p^s(t)), p(t) \neq t, \text{ and } n \geq 1. \\
I = I^* : & \quad \boxed{I_n} \quad \boxed{J_n^+(0)} \quad \text{and} \quad \boxed{J_n^+(0)} \quad \boxed{I_n}, \text{ for } n \geq 1. \\
II = III^* : & \quad \boxed{I_n^\uparrow} \quad \boxed{I_n^\rightarrow}, \text{ for } n \geq 0. \\
III = II^* : & \quad \boxed{I_n^\rightarrow} \quad \boxed{I_n^\uparrow}, \text{ for } n \geq 0.
\end{aligned}$$

The given types are pair-wise non-equivalent. $\square$

Remark 4. As the reader will have noticed, the Kronecker problem and its contragredient version have very similar statements and solutions. This fact can be formalized by defining some appropriate functors between the categories involved and the category $\text{rep}(\mathcal{S}, k)$.

The classification problem for the quiver $\mathcal{S}$ contains three other sub-problems: the problem associated to a quiver of type $\tilde{A}_2$; the classification problem for a linear relation, and the classification problem for pairs of linear relations. However, those sub-problems are beyond the scope of this paper and will be addressed elsewhere.

Conclusions

By using elementary linear algebra techniques, we obtained another solution to the problem of classification for the quiver $\mathcal{S}$ and described the endomorphism rings for all its indecomposable representations. The algorithm presented demonstrates how the graphical invariants introduced in this paper enable the reconstruction of the matrix representations for which they exist, thereby providing a complete characterization for them.

The authors aim to investigate the precise relationship between the category $\text{rep } \mathcal{S}$ and the categories of representations of the various sub-problems it contains, and to translate this relationship into combinatorial objects, such as the corresponding Auslander-Reiten quivers.

Supplementary information

See the Supplementary information in <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3174/4559>

Authors' contribution

ID and GM: both authors actively participated in the conception and development of the project; they worked together to elaborate and review the manuscript.

Conflict of interest

None to declare.

References

- Assem, I., Simson, D., Skowroński, A. (2006) *Elements of the representation theory of associative algebras: Techniques of representation theory*. Cambridge University Press. <https://books.google.com.co/books?id=ayNHpi3tYhQC>
- De Vries, H. (1984) Pairs of linear mappings. *Indagationes Mathematicae (Proceedings)*, 87(4), 449–452. [https://doi.org/10.1016/1385-7258\(84\)90047-7](https://doi.org/10.1016/1385-7258(84)90047-7)

- Dieudonné, J.** (1946) Sur la réduction canonique des couples de matrices. *Bulletin de la Société Mathématique de France*, 74, 130–146. <https://doi.org/10.24033/bsmf.1380>
- Dobrovol'skaya, N. M., Ponomarev, V. A.** (1965) A pair of counter-operators. *Russian Math. Surveys*, 20(6). <http://mi.mathnet.ru/eng/rm6132>
- Dorado, I., Medina, G.** (2023) On the kronecker problem and partially ordered sets with involution. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 47(185), 1045–1060. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1975>
- Gabriel, P., Roiter, A. V.** (1992) *Representations of finite-dimensional algebras* (Vol. 73). Springer-Verlag.
- Kronecker, L.** (1890) Algebraische reduction der schaaren bilinearer formen. *Sitzungsber. Akad. Berlin*, 763–776.
- Nazarova, L.** (1967) Representations of a tetrad [English transl. in Math. USSR Izv. 1:6, (1967), 1305–1321]. *Izv. Akad. Nauk. SSSR*, 31, 1361–1378. <https://doi.org/https://doi.org/10.1070/IM1967v001n06ABEH000619>
- Weierstrass, K.** (1868) Zur theorie der quadratischen und bilinearen formen. *Monatsber. Akad. Wiss.*, 311–338.
- Zavadskij, A.** (2007) On the kronecker problem and related problems of linear algebra. *Linear Algebra and its Applications*, 425(1), 26–62. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.laa.2007.03.011>

Opinion

Camille Flammarion y su huella en Colombia

Camille Flammarion and his legacy in Colombia

Resumen

En el centenario de la muerte de Camille Flammarion (1842-1925), astrónomo, escritor y divulgador francés, vale la pena explorar su legado no solo en Europa, donde es una figura ampliamente reconocida, sino también en tierras lejanas a su natal Francia, como Colombia. En nuestro país su influencia inspiró el desarrollo temprano de la astronomía moderna a través de la figura de José María González Benito (1843-1903), uno de los astrónomos nacionales más destacados. La fundación del Observatorio Flammarion y la Sociedad Flammarion en Bogotá marcan hitos importantes en la historia científica colombiana y reflejan una amistad que trascendió océanos, culturas e instituciones. Esta relación fortaleció el interés por la astronomía en Colombia y, además, inscribió al país en una red científica internacional que se expandió rápidamente a finales del siglo XIX.

Palabras clave: Camille Flammarion; José María González Benito; Sociedad Flammarion; divulgación científica.

Abstract

On the centenary of the death of Camille Flammarion (1842-1925), French astronomer, writer, and science popularizer, it is worth exploring his legacy not only in Europe—where he is a widely recognized figure—but also in lands far from his native France, such as Colombia. In our country, his influence inspired the early development of modern astronomy through the figure of José María González Benito (1843-1903), one of Colombia's most prominent astronomers. The founding of the Flammarion Observatory and the Flammarion Society in Bogotá marked important milestones in Colombian scientific history and reflected a friendship that transcended oceans, cultures, and institutions. This relationship not only strengthened interest in astronomy in Colombia but also connected the country to an international scientific network that expanded rapidly in the late 19th century.

Keywords: Camille Flammarion; José María González Benito; Flammarion Society; science popularization.

El astrónomo humanista y divulgador

Camille Flammarion, nacido el 26 de febrero de 1842 en Montigny-le-Roi y fallecido el 3 de junio de 1925 en Juvisy-sur-Orge (**Figura 1**), fue un pionero de la divulgación científica en el siglo XIX (**Raichvarg & Jacques**, 1991). Autodidacta, sin títulos académicos formales, ingresó al Observatorio de París en 1858, pero lo abandonó al poco tiempo debido a la rígida orientación matemática impuesta por su director, Urbain Le Verrier (1811-1877). Flammarion creía en una ciencia empírica, observacional, inspirada en la tradición de Alexander von Humboldt (1769-1859) y François Arago (1786-1853), quienes defendían la ciencia como parte de la cultura común y accesible a todos (**Becerra**, 1881; **Nieto-Galán**, 2011).

Flammarion publicó más de cincuenta obras que abarcaban desde tratados científicos hasta novelas filosóficas. Obras como *La pluralité des mondes habités* (1862), *Astronomie populaire* (1879) o *La fin du monde* (1894), combinaban conocimiento astronómico con imaginación literaria, lo que le valió tanto elogios como críticas. La novelista española Emilia Pardo Bazán (1851-1921), por ejemplo, lo describía como “una especie de Julio Verne del espacio” y reconocía su habilidad para “interesar divirtiendo” (**Pardo-Bazán**, 1900).

Su trabajo como divulgador trascendió el papel. Fundó la revista *L'Astronomie* en 1882 y la Société Astronomique de France en 1887, instituciones que contribuyeron a popularizar la astronomía entre profesionales y aficionados. Su hermano, Ernest Flammarion (1846–1936), también jugó un papel importante en la difusión del conocimiento como fundador de la casa editorial Flammarion, que publicó muchas de las obras de Camille y se convirtió en un referente de la edición científica y literaria en Francia.

Como conferencista, Camille Flammarion utilizó técnicas innovadoras como la proyección de ilustraciones en sus charlas, y su figura se convirtió en una presencia icónica en eventos científicos internacionales como el eclipse solar de 1900 en España.

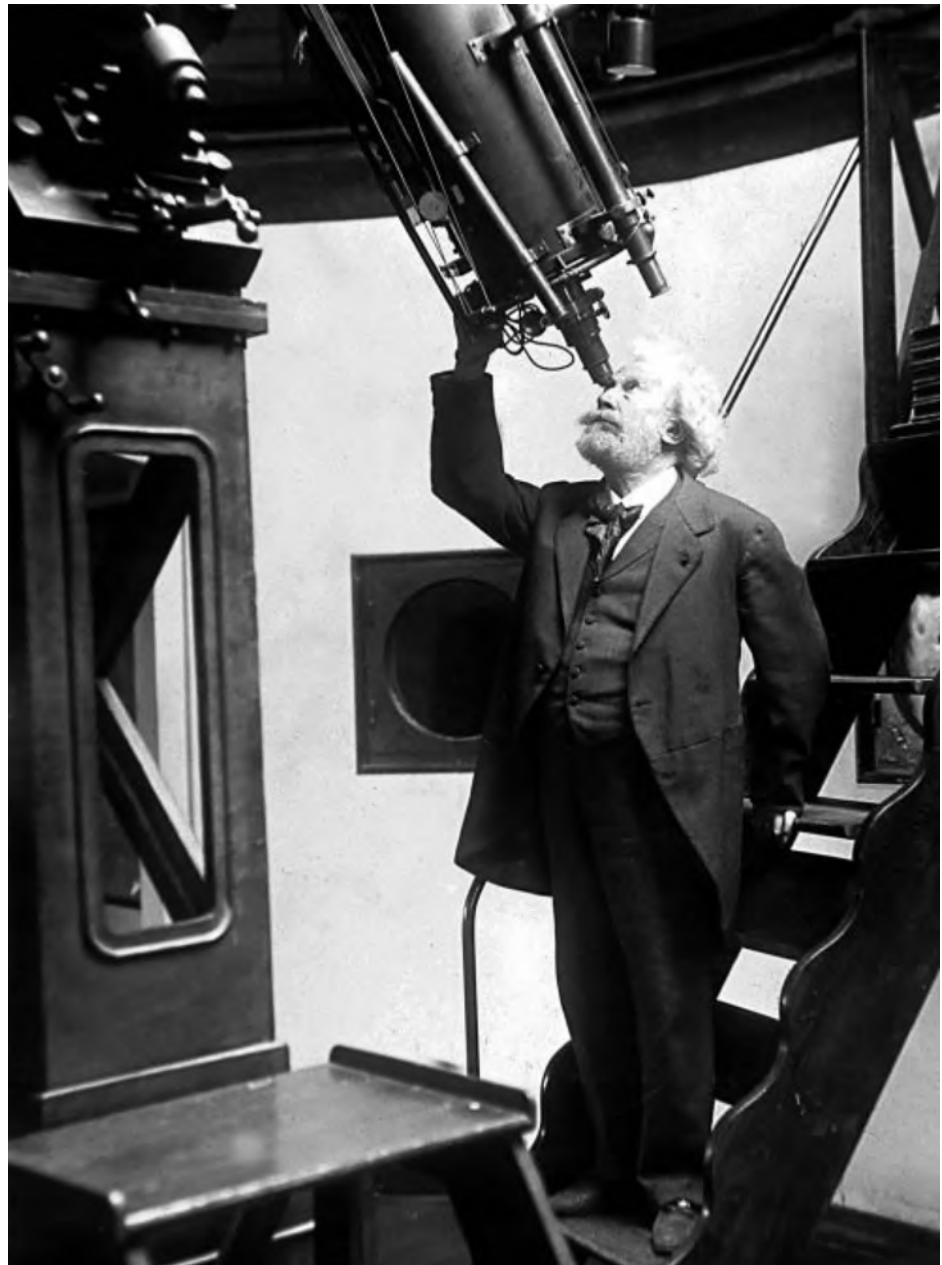


Figura 1. Camille Flammarion en su observatorio en Juvisy-sur-Orge, Francia (cortesía de la Sociedad Astronómica de Francia).

Una influencia global: sociedades Flammarion alrededor del mundo

El impacto de Flammarion se extendió más allá de Francia y Europa (**La Cotardière & Fuentes**, 1994) y su actividad inspiró la creación de numerosas sociedades científicas y observatorios astronómicos en su honor. Entre las principales sociedades se encuentran las siguientes:

- Société Astronomique Flammarion de Bogotá (Colombia), 1880.
- Société Scientifique Flammarion à Argentan (Francia), 1881.
- Société Astronomique Flammarion de Jaén (España), 1881.
- Société Astronomique Flammarion d'Ixelles (Bélgica), 1883.
- Société Scientifique Flammarion de Marseille (Francia), 1884.
- Société Scientifique Flammarion de Soissons (Francia), 1889.
- Société Scientifique Flammarion de Tulancingo (México), 1892.
- Société Astronomique Flammarion de Montpellier (Francia), 1902.
- Société Astronomique Roumaine Flammarion (Rumania), 1907.
- Société Astronomique Flammarion de Bâle (Suiza), 1911.
- Société Flammarion d'Alger (Argelia), 1912.
- Société Scientifique Flammarion de Cherbourg (Francia), 1914.
- Collegio Astronómico Camillo Flammarion (Brasil), 1919.
- Société Astronomique Flammarion de Genève (Suiza), 1923 (luego Société Astronomique de Genève).
- Société Astronomique Bulgare Flammarion (Bulgaria), 1929.
- Cercle Scientifique Flammarion de Nice (Francia), 1935.
- Société Astronomique Flammarion d'Angers (Francia), 1945.
- Federación Jiennense de Asociaciones Astronómicas Flammarion (España), 1995.
- En cuanto a los observatorios, cabe mencionar los siguientes.
- Observatorio Flammarion (Bogotá, Colombia), 1881.
- Observatorio Astronómico y Meteorológico Flammarion (Tulancingo, México), 1908.
- Flammarion Sternwarte (Basilea, Suiza), 1911.
- Flammarion Sternwarte (Lucerna, Suiza), 1918.
- Observatório Popular Flammarion (São Paulo, Brasil), 1948.
- Observatorio Flammarion (Mercedes, Uruguay), ca. 1946.
- Observatorio Heliometeorológico de Kúzbass Camille Flammarion (Rusia), ca. 1950.
- Observatório Astronômico Flammarion (Minas, Brasil), 1954.

Este listado demuestra cómo la figura de Flammarion inspiró una red global de instituciones dedicadas a la astronomía, la meteorología y la divulgación científica. En este contexto, Colombia destaca por haber sido el primer país del mundo en fundar una sociedad científica con su nombre, la Sociedad Flammarion de Bogotá, creada en 1880, incluso antes que sus homónimas en Bélgica o Francia. Este dato subraya el nivel de admiración y conexión que existía entre Flammarion y algunos científicos latinoamericanos, especialmente el astrónomo colombiano José María González Benito.

González Benito y la fundación del Observatorio Flammarion

José María González Benito (1843-1903) fue un pionero de la astronomía moderna en Colombia. Nacido en Zipaquirá, se destacó como astrónomo, diplomático, pedagogo y divulgador científico. Dirigió el Observatorio Astronómico Nacional en varias ocasiones y su labor científica incluyó observaciones del Sol, Marte y de cometas, además de su papel

clave en la difusión del conocimiento astronómico a través de la prensa (Sánchez, 1906). Fue también un firme defensor de la ciencia como herramienta de educación y progreso social, lo que lo llevó a establecer conexiones con importantes figuras de la astronomía europea, siendo uno de los discípulos de Flammarion en América Latina. Fundó el Observatorio Flammarion en su natal Zipaquirá en 1880. Este se trasladó a Bogotá un año después y allí se lo dotó con instrumental de avanzada para la época: un telescopio de 1,65 m de distancia focal y un espectroscopio de cinco prismas (Figura 2).

González Benito mantuvo una intensa correspondencia con Flammarion y fue uno de los pocos observadores latinoamericanos mencionados en sus obras. En *La planète Mars* (1909), Flammarion incluyó dibujos de Marte realizados por González Benito desde Bogotá, resaltando su calidad. El destacado astrónomo italiano Giovanni Schiaparelli (1835-1910) también elogió sus observaciones, destacando las ventajas de la altitud de Bogotá (Moreno-Cárdenas *et al.*, 2022). Las observaciones y dibujos realizados por González Benito habían sido fundamentales para el desarrollo de hipótesis sobre la posible existencia de vida en Marte, un planeta que hoy es objeto de misiones espaciales y estudios astrobiológicos.

La Sociedad Astronómica Francesa le confió la observación sistemática del cielo entre las declinaciones 40°N y 55°N, una tarea asignada a pocos observatorios en el mundo (Sánchez, 1906). Aunque no se han encontrado aún todas las publicaciones de estas observaciones, su rol en la red científica global es innegable.

Además, intentó participar en la medición del arco del meridiano ecuatorial propuesta por Henri Poincaré (1854-1912), pero el estallido de la Guerra de los Mil Días en Colombia, entre 1899 y 1902, impidió su ejecución.

Como testimonio de la relevancia y el impacto que tuvo el Observatorio Flammarion en Bogotá a finales del siglo XIX, se transcribe a continuación un artículo escrito por el destacado arquitecto francés Gastón Lelarge (1861-1934) y publicado en el periódico *El Heraldo* en noviembre de 1895. El texto fue redactado con motivo de su visita al observatorio recién inaugurado en su última sede, ubicada en el edificio contiguo al Parque Santander, en el centro de Bogotá. Esta reseña no solo resalta la calidad del instrumental astronómico instalado por José María González Benito, sino que también ofrece una visión entusiasta sobre el valor científico y cultural del observatorio para la ciudad y para América del Sur. La crónica de Lelarge constituye, por tanto, una fuente invaluable sobre la importancia de este establecimiento en la historia de la astronomía colombiana.

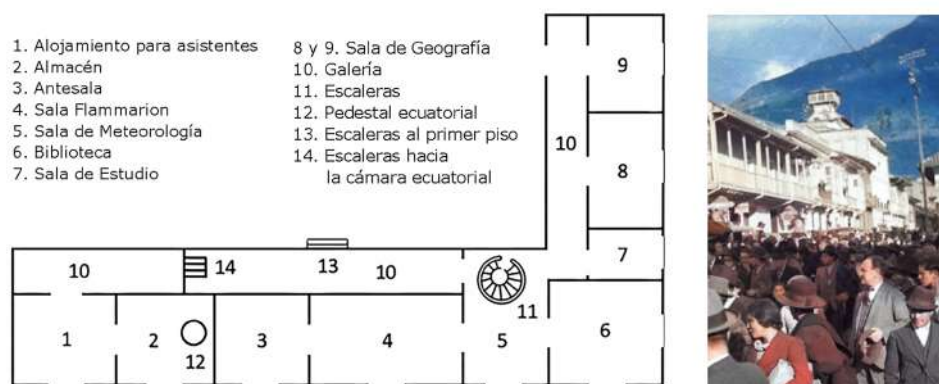


Figura 2. Observatorio Flammarion en Bogotá. Izquierda: Esquema de la configuración del Observatorio Flammarion según el diseño de J. M. González Benito. Derecha: Fotografía tomada en enero de 1942 del edificio del Observatorio ubicado en el costado norte del Parque Santander en Bogotá, donde se destaca la caseta superior giratoria que alojaba el telescopio (cortesía de la Biblioteca Nacional de Colombia y el Museo de Bogotá).

En compañía de varios franceses residentes en Bogotá tuvimos el honor de visitar el Observatorio Flammarion fundado en esta capital por el Sr. J. M. González Benito. La visita, sin hablar de la amabilidad bien conocida del Director del Observatorio, me produjo una de las más agradables sorpresas: y muy raros son, en efecto, en las grandes ciudades europeas, los observatorios particulares montados con tanta perfección como éste.

El Observatorio Flammarion no es un mero gabinete de aficionado, es un establecimiento de altos estudios. El gran anteojo ecuatorial, enviado de Europa hace poco tiempo, es ciertamente uno de los más bellos que existen en la América del Sur. Sólidamente establecido sobre un zócalo de piedra que asegura la estabilidad de su pie metálico, puede ser manejado con la mayor facilidad alrededor de su eje paraláctico en todas direcciones, guardando, a pesar del movimiento de la tierra, su dirección sobre el astro observado, merced a su perfecto mecanismo. Este bello ecuatorial fue construido en los talleres de la casa Secrétan de París, bajo la especial inspección de M. P. Henry, uno de los astrónomos franceses más conocidos en nuestra época.

Un segundo anteojo montado igualmente sobre zócalo de piedra y de tan esmerada construcción como el primero, atrae enseguida la atención del visitante: es el meridiano que ordinariamente completa con el ecuatorial la instalación de todo Observatorio. Dotado de un movimiento muy suave y perfectamente plano, con iluminación central en los hilos del retículo, ese anteojo no deja nada que desear y es digno compañero del magnífico ecuatorial de que ya hablé.

En cuanto a los numerosos accesorios, me limitaré a citar: un bello anteojo astronómico montado en pie de cremallera; un cronómetro astronómico de primera calidad; una serie de oculares y de objetivos para toda clase de ampliaciones; un espectroscopio, un helioscopio, etc. etc. Buenos mapas celestes y numerosos aparatos de meteorología; barómetro de Fortin; aparatos registradores, termómetros y evaporadores para completar este establecimiento científico tan digno de llevar el nombre del gran astrónomo francés.

El Sr. González Benito puede por medio de un Observatorio tan completo y montado con tanto cuidado, prestar los más grandes servicios a la ciencia.

La situación meteorológica excepcional de Bogotá, abre a sus investigaciones un ancho campo que él sabrá, sin duda, aprovechar a juzgar por los excelentes estudios que hizo sobre Marte en el momento de la última oposición de este astro, estudios que merecerían ciertamente a su autor, el aplauso de los sabios europeos.

Bogotá, Noviembre de 1895 (Lelarge, 1895).

La Sociedad Flammarion y su impacto en la divulgación científica

Además del observatorio, González Benito creó la Sociedad Flammarion con un objetivo claro, el de promover la astronomía en Colombia a través de la investigación, la educación y la divulgación. Inspirada en la Sociedad Astronómica de Francia, esta institución desarrolló una labor pionera en la enseñanza de la astronomía y en la articulación de redes con instituciones científicas de Europa y América.

A pesar de su importancia, la Sociedad Flammarion no sobrevivió al siglo XX, pero su influencia fue duradera. Fue la primera entidad en el mundo en llevar el nombre de Flammarion y su labor divulgativa sentó las bases para el desarrollo de la ciencia ciudadana en Colombia.

Una amistad que voló alto

El vínculo entre Flammarion y González Benito no fue solo intelectual. En 1874, mientras residía como cónsul colombiano en Inglaterra, González Benito fue invitado por Flammarion a participar en un vuelo en globo aerostático sobre París, junto al aeronauta

Eugène Godard, constructor pionero de globos areostáticos. La carta de invitación, conservada en archivos históricos, refleja la cercanía entre ambos: “Mi querido amigo: Tengo el placer de anunciarle que el martes próximo, 18 de agosto, me prometo hacer un viaje, en un magnífico aeróstato... en compañía de Godard, el aeronauta, y de personas que podrán serle agradables a usted” (Vives-Guerra, 1943).

Así, González Benito se convertía en el primer suramericano en volar en un globo en Europa, un episodio que simboliza no solo la amistad, sino el espíritu de aventura y exploración que compartía con Flammarion.

Camille Flammarion valoró abiertamente la amistad y las contribuciones de González Benito y lo incluyó como personaje en su novela *La Fin du Monde* (Flammarion, 1894), donde lo retrata como el Canciller de la Academia de Ciencias de Colombia y uno de los científicos más notables del mundo reunidos en París para evaluar los efectos de una inminente colisión de la Tierra con un cometa. En un aparte de esta novela se lee: “Todos sabían que era el fundador de un observatorio ubicado sobre la misma línea equinoccial, a tres mil metros de altura, desde donde se dominaba todo el planeta y se podían ver ambos polos celestes al mismo tiempo... Su fama universal también contribuía a que se le escuchara con la mayor atención”.

Discusión y legado

Las historias de Flammarion y González Benito muestran cómo la ciencia popular y la pasión por el conocimiento pueden trascender fronteras. Mientras la astronomía académica se institucionalizaba en Europa, en América Latina florecían iniciativas impulsadas por científicos autodidactas, diplomáticos y aficionados.

Colombia vivió dos momentos claves en la historia de su astronomía: el primero fue la fundación del Observatorio Astronómico Nacional tras el encuentro entre José Celestino Mutis (1732-1808) y Alexander von Humboldt; el segundo, la creación del Observatorio Flammarion y la Sociedad Flammarion, producto de la amistad entre González Benito y Camille Flammarion.

Aunque el Observatorio Flammarion de Bogotá fue demolido hacia finales de la década de 1980, recientemente logramos recuperar una parte significativa de su legado. Entre los hallazgos más destacados se encuentra una valiosa colección de ejemplares de la revista *L'Astronomie*, con volúmenes que abarcan desde 1895 hasta 1960, pertenecientes a la antigua biblioteca del observatorio. Además, se encontró y se rescató un telescopio refractor Molteni de 10 centímetros de diámetro (Figura 3), fabricado en la década de



Figura 3. Telescopio refractor Molteni de la década de 1870 perteneciente a José María González Benito (fotografía propiedad de los autores)

1870, junto con un par de binoculares astronómicos, instrumentos que fueron conservados por la familia Ferro Mejía, descendiente de Enrique Cárdenas, amigo cercano de Manuel Laverde, yerno de José María González Benito. Estos elementos representan hoy un valioso testimonio material del patrimonio astronómico colombiano.

Hoy, un siglo después de la muerte de Flammarion, su curiosidad y su empeño siguen vivos en cada esfuerzo por acercar la ciencia al público. González Benito, con sus observaciones, publicaciones y labor educativa, no solo dio a conocer la astronomía en Bogotá, sino que también presentó a Flammarion la ciudad y el país. La figura de Flammarion, como símbolo de la ciencia democrática, sigue inspirando a quienes creen que el conocimiento debe estar al alcance de todos.

En homenaje a esta amistad astronómica, y como parte de las celebraciones por el centenario de su fallecimiento, los autores de este artículo lideran la iniciativa para reactivar la Sociedad Flammarion en Colombia. Este renacimiento busca recuperar su legado original y adaptarlo a los desafíos y oportunidades del siglo XXI.

La misión propuesta tratará de promover el conocimiento y la cultura astronómica en Colombia mediante actividades educativas, científicas y de divulgación, fomentando el pensamiento crítico, la curiosidad científica y el acceso equitativo al conocimiento. La visión es convertirse en un referente nacional e internacional de la divulgación y la participación ciudadana en astronomía, fortaleciendo el vínculo entre la ciencia y la sociedad y consolidando redes de colaboración con otras sociedades astronómicas Flammarion en el mundo. Entre los objetivos propuestos están: 1) Impulsar la divulgación científica mediante talleres, publicaciones, charlas y exposiciones accesibles a públicos diversos. 2) Promover la astronomía como medio de apropiación social del conocimiento. 3) Recuperar y difundir el legado histórico de la astronomía en Colombia, resaltando el valor del patrimonio histórico astronómico nacional como fuente de identidad, memoria y proyección cultural y, en particular, el trabajo de José María González Benito. 4) Participar en eventos internacionales y articularse con la red de sociedades Flammarion fundadas en diferentes países.

Esta nueva etapa busca proyectar hacia el futuro el espíritu original de Camille Flammarion, el de una ciencia viva, pública, creativa y transformadora.

✉ Santiago Vargas-Domínguez¹, ✉ Freddy Moreno-Cárdenas²

¹ Observatorio Astronómico Nacional, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

² Centro de Estudios Astrofísicos, Gimnasio Campestre, Bogotá, Colombia

Referencias

- Becerra, M.** (1881). Prólogo de *Viajes aéreos. Impresiones y estudios, diario de á bordo de doce viajes científicos en globo*. Camille Flammarion. Librería de A. de San Martín (I-XVII).
- Flammarion, C.** (1894). *La fin du monde*, Gauthier-Villars et Fils.
- La Cotardière, Ph. De. & Fuentes, P.** (1994). Camille Flammarion. Éditions Flammarion.
- Lelarge, G.** (1895, 10 de noviembre). Observatorio Flammarion. *El Heraldo*.
- Moreno-Cárdenas, F., Vargas-Domínguez, S., Cuéllar-Moyano, J.** (2022). Los esfuerzos y aportes científicos de José María González Benito (1843-1903), el primer astrónomo moderno colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 46(181), 1010-1027. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1795>
- Nieto-Galán, A.** (2011). *Los públicos de la ciencia: expertos y profanos en la cultura científica*. Editorial UOC.
- Pardo-Bazán, E.** (1900, 4 de junio). *La Ilustración Artística*, N° 962 (362).
- Raichvarg, D. & Jacques, J.** (1991). *Savants et ignorants: une histoire de la vulgarisation des sciences*. Seuil.
- Sánchez, D.** (1906). Biografía de José María González Benito. *Anales de Ingeniería*, XIV, 165-166.
- Vives-Guerra, J.** (1943, 14 de febrero). El primer colombiano aeronauta. *El Tiempo*.

Vida de la Academia

El 20 de mayo de 2025 el Colegio Máximo de las Academias de Colombia y la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales tuvieron el honor de recibir la visita de la doctora Catherine Bréchnignac, secretaria perpetua honoraria de la Academia de Ciencias de Francia y presidente del Grupo Interacadémico de Ciencias de Europa del Sur y África para el Desarrollo (GID).

El acto tuvo lugar en el Paraninfo de la Academia Colombiana de la Lengua, con una agenda que incluyó las palabras de bienvenida de los doctores Gabriel Carrasquilla, presidente del Colegio Máximo de las Academias de Colombia, y Alberto Gómez Gutiérrez, vicepresidente de la Academia Colombiana de Historia.

La Dra. Bréchnignac ofreció una conferencia magistral que tituló “De la razón a la locura, los nuevos desafíos del obscurantismo”, en la que disertó de forma muy interesante sobre cómo se ha llegado al punto en que la razón ha perdido su aura, y cómo podemos devolverle el lugar que le corresponde al razonamiento.

Luego de la conferencia, se desarrolló una mesa redonda moderada por el doctor Clemente Forero y en la que participaron, además de la doctora Bréchnignac, los doctores Moisés Wasserman, Édgar Revéiz Roldán, Rafael González Hernández y Mauricio García Villegas.

Para homenajear a la invitada, el doctor Eduardo Durán Gómez, director de la Academia Colombiana de la Lengua, le hizo entrega de un pergamino en nombre del Colegio Máximo de las Academias.

Asimismo, se firmó un memorando de entendimiento entre la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y Le Groupe Interacademique pour le Développement, en el que se propone el desarrollo de varias actividades conjuntas.

Para la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales fue un honor darle la acogida a la doctora Catherine Bréchnignac como Miembro Honorario de la Academia en reconocimiento de su liderazgo, sobresalientes contribuciones, logros profesionales y académicos, y su decidido interés por apoyar la ciencia en Colombia.

Helena Groot de Restrepo

Presidente

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Reseña



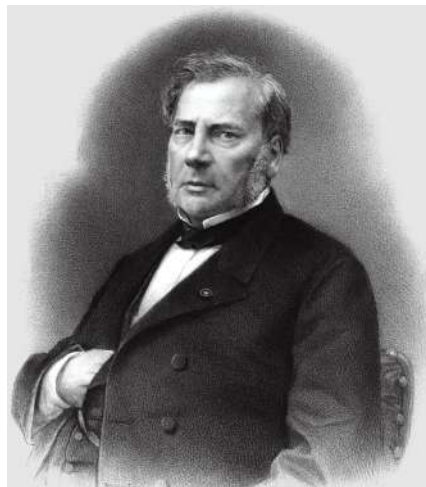
Catherine Bréchnignac es doctora en Física Nuclear de la Universidad Paris-Saclay, especializada en ecuaciones de nanociencia sobre el orden y el desorden de la materia. Ha sido presidenta y directora general del Centro Nacional de Investigación de Francia. Es secretaria perpetua honoraria de la Academia de Ciencias de Francia y presidenta del Grupo Inter Academias de Ciencias de Europa del Sur y África para el Desarrollo (GID). Ha combatido científicamente los sesgos psicológicos y sociológicos que favorecen el obscurantismo y los radicalismos ideológicos, así como las interpretaciones negativas del progreso científico. Es embajadora especial para las ciencias del presidente de la República francesa y ha escrito diversos libros sobre ciencia y sociedad.

Durante los últimos diez años, inspirándose en las ideas desarrolladas por filósofos de la razón, ha replanteado este tema a la luz de los recientes avances científicos.

Catherine Bréchignac es una autora reconocida, en particular por su libro *El deseo irresistible de saber: constructores de ciencia* (Ed. Cherche Midi, 2018) y otras obras posteriores como *La sardina y el diamante: sobre la utilidad del orden y el desorden* (Ed. Cherche Midi, 2020), o *Regreso al oscurantismo: la manipulación del conocimiento y los miedos orquestada por una corriente de pensamiento antiprogresista que conduce nuestras civilizaciones hacia la catástrofe* (Ed. Cherche Midi, 2022), en el que desarrolla una verdadera filosofía de la razón. Su próximo libro, que será publicado por Editions du Cerf en una colección dedicada a la filosofía, aborda los alcances de la razón. Catherine Bréchignac, quien conoce bien Latinoamérica, a donde viaja regularmente para asistir a congresos de filosofía, es doctora honoris causa en Ciencias Sociales por la Universidad de la República (UdelaR) de Uruguay y ha recibido numerosas condecoraciones en otros países latinoamericanos.

<https://www.academie-sciences.fr/catherine-brechignac>

Bicentenario del primer científico francés en Colombia: Jean-Baptiste Boussingault



Fuente: https://fr.wikipedia.org/wiki/Jean-Baptiste_Boussingault#/media/Fichier:Jean_Baptiste_Boussingault_by_Schultz.png

Con motivo de la visita a Colombia en mayo del presente año de la física nuclear Catherine Bréchignac, expresidenta del Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) y secretaria perpetua de la Académie des Sciences del Institut de France, es oportuno evocar la figura de uno de los expresidentes de esta misma academia, Jean-Baptiste Boussingault, químico parisino precursor de la agricultura científica, quien visitó Colombia hace dos siglos, cuando nuestro país nacía con ese nombre como República. El viaje de Boussingault en 1823 contribuyó a acelerar nuestro desarrollo técnico, agrícola y minero a partir de un proyecto científico concebido por Simón Bolívar y firmado en París por Francisco Antonio Zea, exdirector del Real Jardín Botánico de Madrid en tiempos de la invasión napoleónica en España, evento que abrió el camino a las independencias suramericanas.

La «Misión Zea», llamada así por iniciativa de Bolívar, reveló a los colombianos a un joven científico francés de apenas 21 años, recomendado, cabe anotar, por Alexander von Humboldt en París. La visita preliminar del explorador prusiano a nuestro territorio entre

1800 y 1803, en compañía del médico y botánico francés Aimé Bonpland, había contribuido ya al desarrollo de la identidad científica de un grupo de ilustrados neogranadinos como Francisco José de Caldas y Jorge Tadeo Lozano, miembros activos de la Real Expedición Botánica de la Nueva Granada dirigida por José Celestino Mutis. Las investigaciones naturalistas de Humboldt y Bonpland, así como los trabajos de la expedición botánica española, se enfrentaron en esos días al oscurantismo de la época y contribuyeron a consolidar proyectos que abrieron el camino a lo que hoy se conoce como «cooperación científica internacional».

Una vez lograda la independencia de Colombia en 1819, Bolívar quiso promover, en efecto, el desarrollo de la nueva nación mediante la creación de un establecimiento científico en Bogotá. Con este fin, su ministro delegatario, Francisco Antonio Zea, envió a Colombia a un grupo de cuatro (4) científicos franceses: Boussingault, François-Desiré Roulin, Justin-Marie Goudot y Jacques Bourdon, acompañados por un criollo de origen peruano, Mariano Eduardo de Rivero y Ustáriz, que había sido alumno de la École Royale des Mines de París. A estos se uniría el matemático e ingeniero geógrafo José María de Lanz y Zaldívar, contratado también en París por Zea en 1822, “encargado principalmente de levantar la carta del país y de ir formando un cuerpo de este ramo”¹.

Roulin era médico y naturalista, y Goudot y Bourdon eran conocidos por su trabajo en el Muséum d’Histoire Naturelle. Los dos últimos se establecieron en Colombia de por vida y ayudaron a fundar museos, instituciones científicas y escuelas para desarrollar la ciencia en la nueva República. Su legado más importante fue la fundación de lo que en Bogotá se conoce hoy como Museo Nacional de Colombia, en donde depositaron especímenes y formaron las primeras colecciones oficiales de nuestro país, entre ellas el actual «Aerolito Espacial de Santa Rosa de Viterbo», pieza identificada con el número 1 en las colecciones del museo.

Jean-Baptiste Boussingault desempeñó un papel importante en el establecimiento de una tradición científica en Colombia, ya que durante toda su estancia fue referencia esencial para la investigación minera, enseñando mineralogía durante cuatro años, además de ser ingeniero de minas y contribuir, con Mariano de Rivero, a la formación del gabinete de mineralogía. Pero el geólogo francés no vino a nuestro país solo con este propósito —y cabe postular que este también es el caso de la física Bréchnignac—, sino guiado por la curiosidad ilimitada propia del científico.

Los encuentros que Boussingault mantuvo con Humboldt antes de su viaje le llevaron a considerar esta expedición como una oportunidad única para continuar las mediciones y exploraciones que el explorador prusiano había emprendido unos años antes en América. En sus *Memorias*, el mineralogista francés describió con gran afecto la visita que el Barón le hizo la víspera de su viaje al Nuevo Mundo:

*Rivero me había presentado al barón de Humboldt, con quien nos encontramos casualmente en el Pont-Neuf. El barón prometió visitarme para tratar algunos puntos relacionados con mi viaje a Colombia [...] se interesaba vivamente en nuestra expedición: debíamos no sólo recorrer regiones que él había visitado hacía veinte años sino también residir allí: muchas de las observaciones hechas debían ser completadas y ampliadas. [...] Me obsequió varios instrumentos de los que se había servido en América: un sextante de bolsillo, un horizonte artificial, una brújula de prisma, un planisferio celeste de Flamsteed, reliquias preciosas a las que saqué un gran partido.*²

¹ Citado en: Lucena Giraldo, Manuel. “José María de Lanz, la sombra favorita de Agustín de Betancourt”, *Revista de Obras Públicas – Agustín de Betancourt. Fundador, inventor, ingeniero ilustrado, cosmopolita* 2024; 3651: 39-45, p. 45, en: chrome-extension://efaidnbmninnibpcapjpcglclefindmkaj/https://digital.csic.es/bitstream/10261/377406/3/Jose_Maria_de_Lanz.pdf

² Boussingault, Jean-Baptiste. *Memorias*, tomo 1. Bogotá: Banco de la República, 1994, pp. 164-165.

Después de este encuentro en casa de Humboldt, cerca del Pont des Arts, el siguiente puente sobre el Sena después del Pont-Neuf, justo enfrente de la Académie des Sciences, Boussingault y Humboldt volvieron a reunirse para que el científico prusiano le enseñara a utilizar los instrumentos y técnicas que el joven francés emplearía en su viaje de exploración. En sus *Memorias*, Boussingault describe detalladamente todos los preparativos de esta expedición, que sería fundamental para el desarrollo de la ciencia en Colombia:

*Todo estaba listo para la expedición: los instrumentos, el laboratorio, y la biblioteca deberían ser embarcados con destino a Cartagena: yo debería llevar conmigo los instrumentos necesarios para efectuar observaciones durante nuestro viaje desde la costa, donde desembarcaríamos, hasta Santa Fe de Bogotá, ciudad escogida para fundar allí un establecimiento científico.*³

Llegado a este país en los primeros meses de 1823, con un contrato de 7.000 francos anuales durante cinco años, Boussingault quedó asombrado, más que por el dinero, por la cantidad de especies y plantaciones de que disponía. Unos años más tarde, estas plantaciones se convertirían en el tema principal de sus propios estudios sobre agricultura.

Pero la minería y la agricultura no eran los únicos intereses de este explorador francés: él mismo reconoce en sus *Memorias* que las tierras de Antioquia, en el centro del país, fueron para él: *un lugar de delicias; esta soledad era mi paraíso, con una serpiente y, hay que confesarlo, con una Eva encantadora que me ayudaba en mis observaciones...*⁴

A mediados de 1832, el científico francés regresó a Europa, en donde unos años más tarde, en 1849, sería nombrado presidente de la Académie des Sciences de París. En su condición de científico de renombre, publicó en ese mismo año, con François-Desiré Roulin, una compilación de los estudios realizados durante su viaje expedicionario en América, la cual fue traducida y publicada en París por el geógrafo colombiano Joaquín Acosta bajo el título de *Viajes científicos a los Andes ecuatoriales ó colección de memorias sobre física, química é historia natural de la Nueva Granada, Ecuador y Venezuela*⁵. En este compendio se ve reflejado el amplio espectro de actividades y estudios realizados por estos dos científicos franceses durante su estancia en este continente, con temas que abarcan desde la “Nota sobre la cera de palma de los Andes de Quindío” hasta el “Análisis del agua mineral de Paipa cerca de Tunja”, incluyendo análisis de nuevos minerales, memorias sobre el descubrimiento de componentes químicos en aguas de distintas regiones del país y resultados de sus observaciones zoológicas y barométricas.

Los científicos de la Misión Zea tuvieron al menos dos discípulos formales en Colombia en esos días, Juan María Céspedes y Francisco Javier Matís, ambos botánicos. Después de ellos, en el curso de los siglos XIX, XX y XXI, centenares de científicos colombianos se han formado en las universidades francesas, prolongando un vínculo académico que se inició formalmente con Jean-Baptiste Boussingault.

Este vínculo se fortalece hoy una vez más con la visita y generosa disposición de Cathérine Bréchnac, secretaria perpetua de la Académie des Sciences y, a partir de hoy —si le parece bien— *amiga perpetua* del Colegio Máximo de las Academias de Colombia.

Alberto Gómez Gutiérrez

³ *Ibidem*, p. 171.

⁴ *Ibidem*, t. 2, p. 179.

⁵ Boussingault, Jean-Baptiste ; Roulin, François Désiré. *Viajes científicos a los Andes ecuatoriales ó colección de memorias sobre física, química é historia natural de la Nueva Granada, Ecuador y Venezuela*. París: Lasserre, 1849, digitalizada en: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/235575#page/3/mode/1up>

De la razón a la locura, los nuevos desafíos del obscurantismo

Resumen

Desde que la humanidad tomó conciencia de su capacidad de pensar ha cuestionado constantemente el poder de su razonamiento. Filósofos, psicólogos y científicos han unido fuerzas para avanzar en nuestra comprensión de la razón, esa fascinante cualidad que poseemos para argumentar y convencer a los demás y a nosotros mismos, esa capacidad de imaginar la intención de actuar antes de actuar. Sin embargo, si bien ha sido un ideal dominante desde la Ilustración, la razón ha perdido su aura a principios del siglo XXI, una época que la necesita desesperadamente. ¿Cómo hemos llegado a este punto y cómo podemos devolverle el lugar que le corresponde al razonamiento? Hoy la omnipresente inteligencia artificial comprime el tiempo; el pasado está a un clic de distancia, y el futuro se acelera tanto que se nos escapa. Las sociedades se vuelven más complejas, pero también más fragmentadas, y cada bando busca expandir su poder de pensamiento para influir en los demás. La razón se endurece en ideología o se desintegra, desapareciendo en la sinrazón. Por lo tanto, es importante redescubrir el indescriptible sabor de pensar con razón y escribir libremente.

Mitos

Las numerosas mitologías de Egipto, Mesopotamia y Grecia, así como las mitologías hindú, china y maya, narran el origen del mundo a partir del caos. De un frágil orden establecido frente al desorden primordial, surge la humanidad. La transición del caos al orden sería de la emergencia de la cultura, que marca el nacimiento del Hombre: no el Hombre como ser biológico en el árbol filogenético, sino el Hombre como ser, consciente de ser consciente. El Hombre se convierte en Hombre cuando da sentido a su vida, elabora leyes para vivir en sociedad, adopta un código moral, inventa lenguas y cuenta historias. Sale del caos para entrar en el orden de lo pensable. El mito nace con conciencia humana.

El filósofo, mitólogo y novelista rumano Mircea Eliade (1907-1986) propuso la definición más citada: “El mito cuenta una historia sagrada; relata un acontecimiento que tuvo lugar en el tiempo primordial, el tiempo fabuloso de los comienzos. [...] Es siempre la historia de una creación: relata cómo se produjo algo, cómo empezó a ser”. Su contemporáneo, el antropólogo Claude Lévi-Strauss (1908-2009), en su libro *Anthropologie structurale*, destacó la función estructural del mito: «El pensamiento mítico procede de la toma de conciencia de ciertas oposiciones y tiende a su mediación progresiva». El mito no es materia de análisis racional; amplía el espacio de la realidad para permitir la coexistencia de los opuestos. Basado en una tradición oral, se enriquece con su transmisión, es nuestra memoria arcaica, pero también puede proyectarnos hacia un futuro hipotético.

¿Por qué siente el hombre la necesidad de contar la historia de su nacimiento como ser pensante a partir del caos? Quizá porque el simbolismo del caos expresa lo desconocido, el desorden y todo lo posible. La diferenciación entre el día y la noche, el bien y el mal, lo verdadero y lo falso, reduce el campo de posibilidades al introducir el orden. Los mitos describen este momento crucial en el que la razón humana trata de imponer orden al caos primordial en su cabeza. Pero la razón es frágil y lo que llamamos la “sinrazón”, o sea lo contrario, de la razón está cerca, porque la tensión (el conflicto) entre caos y orden no ha encontrado todavía solución.

La razón es definida por el diccionario “Trésor de la langue française como” (Tesoro de la lengua francesa) «la capacidad de la mente humana para organizar sus relaciones con la realidad, la capacidad de juzgar correctamente, de entender la verdad de la falsedad, el bien del mal; todas las cualidades de una persona que sabe controlar sus impulsos y su imaginación, especialmente en su comportamiento y sus acciones»¹. La necesidad es su

¹ ATILF - CNRS. (n.d.). *Trésor de la langue française informatisé (TLFi)*. Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales. <https://www.cnrtl.fr/definition/>

opuesto: «Característica de lo que carece de razón o está desprovisto de sentido común. Falta de razón, sentido común o juicio en la naturaleza o el comportamiento de una persona». Ambas están presentes en el ser humano. La locura es la enfermedad de la razón, la vuelve inoperante, como dice la expresión popular francesa: «hundirse en la locura».

Desde que el hombre tomó conciencia de su capacidad de pensar, no ha dejado de cuestionarse el poder de su propio razonamiento. Filósofos, psicólogos y científicos han unido sus fuerzas para explorar esta fascinante facultad: el arte de argumentar, no solo para convencer a los demás, sino también para persuadirnos a nosotros mismos. Esta capacidad única de anticipar la acción, de evaluar sus consecuencias incluso antes de experimentarlas, da fe de la profundidad de nuestro pensamiento. La intuición de la metaconciencia viene de lejos. Sócrates, en el siglo V a.C., con su famoso “Conócete a ti mismo”, ya hacía hincapié en la autorreflexión. Pero el estudio científico y su denominación precisa de metaconciencia, que es la capacidad que tenemos de reflexionar sobre nuestros propios pensamientos, emociones, percepciones o estados mentales, apareció a finales del siglo XX, con el desarrollo de la neurociencia. A quién no le ha pasado que, al leer un texto, su pensamiento se aleja de él mientras continúa leyéndolo “mecánicamente” sin comprenderlo realmente hasta que se da cuenta de que ya no está en el texto sino en otra parte. Es entonces cuando toma conciencia de su propia conciencia, dejando que el subconsciente lea mecánicamente.

Los antiguos mitos, que durante milenios han dado forma al pensamiento humano, proporcionando orígenes comunes y un significado compartido, están siendo abandonados en favor de un mañana sin brújula. En un mundo fragmentado, en el que reina el individualismo, todo el mundo se identifica con los héroes de las historias de aventuras que ya no proporcionan los mitos antiguos, sino el escandaloso mercantilismo. El resultado es una nueva forma de mitología, íntima y subjetiva, moldeada por deseos y búsquedas personales. La solidaridad entre los hombres se marchita, desaparece poco a poco, se pierde la razón y se impone la sinrazón. Es un paso atrás. ¿Cómo hemos llegado a esta situación?

El mito pasa a un segundo plano frente a la filosofía y la ciencia

Ya en la Antigüedad, Platón atacó las ficciones creadas por los poetas, que se basan en la ilusión, lo increíble y la imaginación inspirada en la realidad. En el Libro X de la República establece la superioridad del logos y la razón sobre el mythos, asociado a la poesía y la imaginación. «Homero es el príncipe de la poesía y el primero de los poetas trágicos [...] si la poesía imitativa tiene su lugar en una ciudad bien vigilada [...] tal poesía no debe tomarse en serio, como si sería en sí misma, tocara la verdad.» Platón marcó una ruptura entre la mitología, que mezcla lo real y lo imaginario, y la filosofía, que establece la razón como herramienta fundamental para comprender el mundo. Guiada por una lógica rigurosa, la filosofía englobaba la metafísica y la física: los filósofos se proponían descubrir las causas de los fenómenos observados.

Hubo que esperar hasta el siglo XVII para que apareciera una nueva brecha que separara progresivamente la ciencia de la filosofía. Gracias al desarrollo de instrumentos de medición cada vez más precisos, la ciencia se apoderó del reino de lo cuantificable, con mediciones objetivas y precisas, escapando así a la subjetividad de la mente humana. Galileo Galilei (1564-1642), como antes Tycho Brahe (1546-1601), fue uno de los primeros científicos en introducir el método experimental para estudiar el mundo.

Tycho Brahe, astrónomo danés, introdujo el primer avance en el método experimental. Construyó un sextante de gran precisión que le permitía seguir los movimientos de los planetas a simple vista. Situando la observación en el centro de su enfoque, dio prioridad absoluta a las mediciones y buscó constantemente validarlas. Sus meticulosas observaciones le permitieron cartografiar las posiciones de las estrellas y los planetas con una precisión sin igual para la época. Realizó un catálogo de más de 800 estrellas. En cuanto a la organización del cosmos, sus observaciones sugerían que los planetas orbitaban alrededor del Sol, pero no pudo medir ningún movimiento de la Tierra. Tycho se mostró prudente y propuso un modelo conocido como geoheliocéntrico: la Tierra permanecía

inmóvil en el centro del universo, mientras que los demás planetas orbitaban alrededor del Sol, que a su vez orbitaba alrededor de la Tierra. Las mediciones extremadamente precisas que realizó, en particular las relativas a las posiciones de Marte durante la noche, resultaron decisivas para su ayudante Johannes Kepler, quien descubrió que Marte sigue una trayectoria elíptica alrededor del Sol, ocupando éste uno de los focos de la elipse.

Galileo fue aún más audaz. Utilizando un telescopio, que él mismo mejoró para observar el cielo, descubrió las lunas de Júpiter, los cráteres de la Luna y las fases de Venus. Tomó notas precisas, hizo dibujos basados en lo que había medido y se convenció de que la hipótesis de Copérnico de que la Tierra giraba alrededor del Sol como los demás planetas era la correcta. Fue juzgado por la Inquisición, que no soportaba perder poder sobre las personas y quería volver a encarrilarlas. Para evitar la pena de muerte, se retractó. Galileo no sólo se interesó por los movimientos de los planetas, sino que también fue uno de los primeros en medir con precisión el tiempo que tardan los cuerpos en caer a la Tierra. Dejándolos rodar sobre planos inclinados, descubrió que todos los cuerpos caen de la misma manera, independientemente de su peso, lo que iba en contra de lo que se pensaba desde Aristóteles, quien afirmaba que «el cuerpo pesado llega primero al suelo porque las velocidades de caída varían en proporción a la masa de los cuerpos. «La bellota cae más rápido que la hoja de roble». Había olvidado la resistencia del aire. El experimento de Galileo sobre la caída de los cuerpos desencadenó todo tipo de discusiones: si una piedra pesada cae más rápido que una ligera, atémolas con una cuerda que debería estirarse. Pero no fue así. Hubo que abandonar la teoría de Aristóteles y dar la razón a Galileo. En ciencia, la experiencia es el árbitro. Estas primeras mediciones cuantificadas de la caída de los cuerpos marcaron el inicio de la aventura de la gravitación y separaron la física de la filosofía.

Cuando nació Immanuel Kant (1724-1804), la teoría de la gravitación de Newton había sacudido las mentes de la gente. Kant lo asumió y, en su libro *La crítica de la razón pura* diferenció entre conocimiento empírico y demostración teórica: «Podemos llamar empírica a toda filosofía que se basa en los principios de la experiencia; pura, en cambio, a la que expone sus doctrinas únicamente sobre la base de principios *a priori*». A continuación describe el enfoque científico, que se basa en la comparación de mediciones experimentales con resultados teóricos para comprender la verdad. En el prefacio a la segunda edición de la *Crítica de la razón pura* (1787), Kant explica: «La razón debe, pues, volverse hacia la naturaleza, teniendo en una mano sus propios principios, en virtud de los cuales sólo los fenómenos concordantes pueden tener el valor de leyes, y en la otra el experimento que ha concebido según estos mismos principios [...]. Siguiendo este planteamiento, la física se colocó por primera vez en el camino seguro de una ciencia, mientras que durante tantos siglos no había sido más que un mero ensayo y error». Al comparar las leyes con mediciones cuantificadas, la ciencia física se convirtió en predictiva. Se separa de la filosofía. La química seguiría su ejemplo.

Antoine Lavoisier nació en una familia de la burguesía de París en 1743. Huérfano de madre a los tres años, a los once ingresó en el *Collège des Quatre-Nations*, que tras la Revolución Francesa se convirtió en el *Institut de France*. Disociando química y alquimia, Lavoisier introdujo la química en el ámbito de la ciencia. Empezó por establecer un protocolo de pesaje antes y después de la combustión para razonar a partir de datos numéricos, introduciendo así el rigor numérico que rige las reacciones químicas. Con la ayuda de su esposa emprendió una larga serie de mediciones sobre la calcinación de metales y demostró que el peso de la ceniza del metal calcinado era sistemáticamente superior al peso del metal inicial. Estos resultados contradecían la doctrina de Georg Stahl, que se basaba en la hipótesis del flogisto, el «fluido del fuego» que se supone está presente en todos los cuerpos y debe liberarse durante la combustión. Pero si esto es así, el peso del metal calcinado debería ser menor que antes de la calcinación, y los resultados de los experimentos de Lavoisier muestran lo contrario. ¿Por qué ocurrió esto? En colaboración con científicos ingleses, Lavoisier demostró el papel del oxígeno en la combustión metálica y explicó que el aumento de peso observado tras la calcinación se debía a la adición de

oxígeno, que oxidaba el metal. Toda reacción debe escribirse en forma de ecuación, una igualdad cuantitativa, verificada pesando los cuerpos antes y después de la reacción. Dictó el principio de la conservación de la materia, simbolizado por la famosa frase que se le atribuye: «nada se pierde, nada se crea, todo se transforma». Pero las ideas preconcebidas se resistían y encontró muchas dificultades para que se aceptara su conclusión: la materia sólo existe en tres estados, sólido, líquido y gaseoso.

El reino de la razón

En el siglo XIX, los espectaculares progresos científicos en física, química y luego biología, gracias a la precisión de los nuevos instrumentos de medida, propiciaron avances que cambiaron radicalmente nuestra comprensión del mundo natural. La sociedad se transformó. Los filósofos abrazaron las ideas surgidas de los descubrimientos científicos. Saint-Simon (1760-1825) quedó fascinado por las leyes de la gravitación, y la ciencia se convirtió en un valor social, estableciéndose como fuente legítima de verdad. Su discípulo Auguste Comte (1798-1857), fundador del *positivismo*, quiso unificar los conocimientos acumulados en una teoría de un “Todo”. En el párrafo 73 de su *Discurso sobre el espíritu positivo*² resume su pensamiento con estas palabras: «De este modo, llegamos poco a poco a descubrir la jerarquía invariable, a la vez histórica y dogmática, igualmente científica y lógica, de las seis ciencias fundamentales, las matemáticas, la astronomía, la física, la química, la biología y la sociología, la primera de las cuales constituye necesariamente el punto de partida exclusivo y la última el único fin esencial de toda filosofía positiva, concebida en adelante como formando, por su propia naturaleza, un sistema verdaderamente indivisible, en el que toda descomposición es radicalmente artificial, sin ser en modo alguno arbitraria, ya que todo en él se relaciona en última instancia con la Humanidad, único concepto plenamente universal.»

Los filósofos, que alababan la ciencia como el camino real hacia el conocimiento, la verdad y el progreso social, no midieron las consecuencias de tal glorificación. Pensando que todo debía ser explicable y previsible, el término «ciencia» se volvió polisémico y fue perdiendo su rigor semántico. Bajo el efecto de su prestigio, que en el imaginario colectivo es garantía de seriedad, todo el mundo ha tratado de reclamar una etiqueta «científica» para legitimar lo que dice. Además de las llamadas ciencias exactas -física, química y biología-, que se basan en métodos cuantificables y enfoques reproducibles, surgen ahora campos como las humanidades, las ciencias sociales, la política, la economía y el medio ambiente...

Aunque estas disciplinas comparten la exigencia de rigor intelectual, se diferencian radicalmente de las ciencias exactas en que no existen leyes predictivas y sólo pueden utilizarse modelos para extrapolar su evolución a partir de las observaciones. Además, su complejidad inherente, debida a un conjunto de causas que generan un conjunto de efectos que interfieren, hace imposible utilizar la lógica binaria de las ciencias exactas. La lógica binaria asocia un efecto a una causa, por lo que buscamos la causa de la causa. La lógica probabilística asocia una probabilidad a una causa. Esta noción es similar a la de la teoría de los juegos de azar, conocida desde hace siglos: con un dado en la mano, es seguro que si lo tiras, volverá a caer, pero nadie sabe qué número entre el 1 y el 6 saldrá; sólo podemos predecir la probabilidad, la de una posibilidad entre seis de ver aparecer el número elegido, pero estamos seguros de que el número siete no aparecerá nunca. La complejidad requiere una lógica sistémica más vulnerable a los sesgos cognitivos. Uno de los sesgos cognitivos más extendidos es el sesgo de confirmación. Este sesgo lleva a los individuos a favorecer la información que apoya sus creencias, mientras que descarta la información que las contradice. Siempre preferimos creer lo que esperamos que sea cierto. En el campo de la salud, una persona que cree en los beneficios de una dieta milagrosa buscará en Internet sólo testimonios positivos e ignorará los estudios serios que demuestran que esa

² Comte, A. (1985). (Obra original publicada en 1844) *Discurso sobre el espíritu positivo* (C. Bergés, Trad). Ediciones Orbis– 192 páginas.

dieta es ineficaz o incluso peligrosa. En política, un partidario de un partido tenderá a consultar sobre todo medios de comunicación o fuentes de información que compartan sus opiniones, mientras que ignorará o desacreditará las críticas a su bando. A escala colectiva, los sondeos de opinión y los influenciadores en las redes sociales contribuyen a acentuar esta dinámica, haciéndola más compleja y las predicciones a menudo imprevisibles. La ciencia política no es una ciencia exacta.

También existe un sesgo de anclaje, que fija en la memoria la primera información recibida sobre un tema y establece así un punto de referencia para las comparaciones posteriores. Por ejemplo, si el precio de un teléfono se anuncia inicialmente a 1.000 euros y luego se ofrece en oferta especial a 700 euros, el precio de salida influye en la percepción del valor, animando al comprador a aceptar la oferta.

El comportamiento humano es un tema fascinante. El ser humano es el sistema más complejo conocido por el hombre, pero la evolución de una sociedad es difícil de predecir. La clasificación de «las ciencias» de Auguste Comte, que lo englobaba todo, desde las matemáticas hasta la sociología, haciéndonos creer que todo podía explicarse mediante la razón, fue un error que supuso el primer paso hacia una confusión general de la mente.

La filosofía tiene su lugar junto a la ciencia, que no tiene la respuesta a todo, porque hay preguntas que no tienen respuestas, en particular es incapaz de demostrar que algo no existe. Es más, cuando la respuesta a una pregunta procede del enfoque científico, es decir, si se ha verificado o no una hipótesis, el valor explicativo de la hipótesis no tiene necesariamente valor de verdad. Puede ponerse en entredicho cuando se adquieren otros conocimientos. De este modo, la ciencia se construye como un rompecabezas, pieza a pieza, paso a paso, cuestionándose a sí misma en cada etapa. El conocimiento se ensambla a lo largo de los años, a costa de la reflexión y la experiencia, entre ensayos acertados y errores rechazados. La ciencia es acumulativa, y ésta es su originalidad. Esta acumulación de conocimientos a lo largo de los siglos está sacudiendo nuestras sociedades. Dado el ritmo cada vez más acelerado al que se desarrollan los conocimientos científicos y la inmediatez de la comunicación, los temores engendrados por el uso de la ciencia se vuelven incontrolables. La brecha se ensancha con el tiempo entre quienes adquieren conocimientos científicos profundos y la inmensa mayoría de los que no se interesan por ellos, o no están en condiciones de aprender, porque todavía hay más de ochocientos millones de adultos analfabetos en el mundo de hoy. El resultado es una brecha cada vez mayor en la que se precipitan charlatanes, ideólogos e impostores, que utilizan un lenguaje pseudo-racional para engañar a aquellos de nosotros para quienes el conocimiento científico sigue siendo un enigma. Como un resorte que se tensa y acaba por romperse si no tenemos cuidado, la incomprensión de unos conduce a la violencia contra otros.

Caos, sinrazón

Aunque la razón ha encarnado un ideal importante desde el Siglo de las Luces, a principios del siglo XXI parece haber perdido parte de su brillo –paradójicamente, en el momento en que más se necesita -. A lo largo de los siglos, la razón se ha ido perfeccionando, revelando sus múltiples dimensiones... pero también sus límites. A medida que se han acumulado los conocimientos científicos y se ha ampliado la brecha entre una minoría que posee el saber y una mayoría que lo utiliza sin dominarlo siempre, en la mente de cada cual se han forjado imágenes diferentes. La opinión ha suplantado a la razón.

La verdad no interesa a nadie, simplemente es. Lo que interesa es lo que agrada. El mentiroso sabe lo que es verdad y dice a sabiendas lo que es falso, mientras que el embustero, término acuñado a partir del ensayo de Harry G. Frankfurt *Sobre la mentira*³ se burla de la verdad, distorsiona lo que sabe, amplifica ciertos hechos y disminuye otros. Verdad y mentira ya no son separables. La mentira es peor que la mentira. Hoy estamos

³ Frankfurt, H. G. (2006). (Obra original publicada en 2005) *Sobre la manipulación de la verdad*. Ediciones Paidós. – 80 páginas.

en embrollo, en aguas turbias donde flotan la verdad y la mentira. No tenemos tiempo de separar lo verdadero de lo falso, así que asignamos un porcentaje de confianza a quien habla. La intuición es nuestro piloto. Una persona con un subconsciente bien desarrollado, cuya memoria se basa en ejemplos razonados, aún puede detectar al embustero y no dejarse engañar por sus patrañas, pero para una mente desestructurada esto es imposible. Estamos entrando en la era de la posverdad, en la que la opinión personal, la ideología y la emoción priman sobre la realidad factual. Hemos retrocedido más de dos mil quinientos años, a la época anterior a Platón, cuando el mito era indistinguible de la verdad. Hemos retrocedido aún más en el tiempo porque el mito de los griegos era una construcción colectiva y hoy cada individuo expresa su pequeño mito personal que mezcla con la verdad en una gran cacofonía.

Hoy en día la omnipresente inteligencia artificial comprime el tiempo: el pasado está a un clic de distancia, mientras que el futuro parece inasible, arrastrado por una aceleración constante. Las sociedades se hacen más complejas, al tiempo que se fragmentan. Cada cual intenta imponer su visión para influir en los demás. Las opiniones chocan y se desata una guerra de ideas. La razón, a veces congelada en la ideología, a veces diluida en la sinrazón, vacila. En este contexto convulso es más urgente que nunca redescubrir el raro y sutil placer de pensar con rigor... y escribir con libertad.

Catherine Bréchnignac

Mesa Redonda de comentarios a la presentación de la doctora Catherine Bréchnignac

Después de la presentación de la Doctora Catherine Bréchnignac sobre la razón, la locura y el oscurantismo, se desarrolló una mesa redonda en la cual participaron los siguientes académicos y comentaristas:

Mauricio García Villegas, profesor del IEPRI de la Universidad Nacional, autor de *El país de las emociones tristes*, entre otros volúmenes, quien actualmente prepara un libro sobre la crisis de la verdad.

Moisés Wasserman, expresidente de ACCEFYN, exrector de la Universidad Nacional, columnista en temas relacionados con la encrucijada entre la política pública y la ciencia. Miembro de la Misión Internacional de Sabios, en la cual ha dejado sentada una posición muy clara sobre la ciencia y la amenaza de las corrientes anticientíficas.

Édgar Revéiz, presidente de la Academia Colombiana de Ciencias Económicas. Por mandato de Naciones Unidas estuvo al frente del gobierno de Burkina Faso hace algunas décadas. Acaba de publicar el libro *Catapultas de la geopolítica posmoderna*, con un capítulo dedicado al tema de la verdad y la mentira como armas de las guerras contemporáneas.

Rafael González, primer miembro de la Academia joven que pasa a la Academia (adulta) de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Profesor de la Universidad del Norte. Físico galardonado por los descubrimientos hechos junto con su equipo sobre las propiedades de los estados magnéticos no convencionales en el nuevo campo físico del altermagnetismo.

Catherine Bréchnignac, doctora en Física, fue presidenta del Centro Nacional de Investigación Científica (CNRS) de Francia; es secretaria perpetua honoraria de la Academia de Ciencias de Francia y presidenta del Grupo Interacadémico para el Desarrollo (GID).

Moderó la mesa Clemente Forero Pineda, miembro fundador de la Academia Colombiana de Ciencias Económicas y miembro honorario de la Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.

A continuación, se presentan las principales ideas que se debatieron en la mesa redonda y la sesión de preguntas del público.

La racionalidad para definir principios de justicia, de gobierno y de comportamientos humanos es distinta de la racionalidad de la ciencia. La conversación es una especie de ciencia informal, en donde cada una de las partes está dispuesta a oír a la otra persona, a responderle, a aceptar eventualmente que su argumento es más fuerte que el propio. En los momentos actuales, el ideal de la racionalidad dialogante, propuesta entre otros por el filósofo Jürgen Habermas, se ve amenazado por los criterios de un mayor impacto y de adhesión impuestos por las redes sociales. Conviene comenzar a pensar en un manual de defensa intelectual ante estas circunstancias.

Es acertado entender el caos como la confluencia del desorden y la impredecibilidad. El *Homo sapiens* sobrevivió por su capacidad de predecir. Los mitos no pueden ser hoy en día brújulas; la filosofía y la ciencia sí. La fragmentación identitaria está relacionada directamente con el oscurantismo.

Es muy importante tomar conciencia de la vulnerabilidad de la ciencia. Opinión, ideología y emoción (hoy en día, redes sociales y Estados) impulsan el oscurantismo. El rechazo, la censura, el fanatismo, el autoritarismo, la negación del derecho y su reemplazo por la fuerza son lo que hoy prevalece.

La juventud nacida en la época digital está especialmente expuesta al oscurantismo. Las desigualdades sociales, económicas, educativas profundizan esta vulnerabilidad de la juventud.

La brecha de conocimientos convierte a la humanidad en pasto fácil de la charlatanería. La razón como bien público universal se ve hoy vulnerada por lo tribal, lo identitario y lo grupal, que ponen la satisfacción meramente individual por encima de los intereses de la humanidad.

El análisis conjunto que aquí se hace nos lleva a preguntarnos si somos capaces de analizar el presente y avizorar el futuro de la humanidad y de la tierra.

Uno de los asistentes plantea que el mito es una forma de conocimiento; mito y ciencia están conectados, se dijo. Hay una ideologización del pensamiento. Los miembros del panel respondieron.

Es una suerte que haya desacuerdos, se dijo desde el panel. El mito nos dice muchas cosas muy importantes sobre las personas que los creen, más que sobre los hechos a los cuales se refieren. Se explora la relación entre el mito y el miedo. Hay dos tipos de miedo: el miedo a lo real y el miedo inducido por el pensamiento, que es aún más sobrecogedor. Hoy tenemos mercaderes del miedo.

Se observa desde otra perspectiva que el mito es fundamental para construir el pensamiento; pero revolver el mito con la realidad es el problema. Es una guía de pensamiento, pero el mito particular o individual no puede sustituir el mito que se construye colectivamente. El mito es muy importante para cohesionar la sociedad y el problema es que hoy los mitos colectivos se están derrumbando.

Clemente Forero

Intervención del profesor Moisés Wasserman Lerner

Ante todo, quiero manifestar mi admiración por la profundidad de las ideas y la claridad de la conferencia de la académica Catherine Bréchnignac. Yo solo haré unos comentarios modestos, en paralelo con algunas de sus observaciones e ideas. En algunos casos corresponden a un punto de vista un poco diferente, pero siempre cercano y en la misma línea. Compartimos la esperanza de un mundo racional y razonable y los temores de una sociedad dominada por las mentiras fáciles. Compartimos también nuestra confianza en las ciencias naturales y sociales como instrumentos de acercamiento a la verdad.

Es muy cierta la mención de la académica Bréchignac sobre la aparición del caos como precedente de la creación del mundo y la gente en casi todas las mitologías conocidas. La académica mencionó algunas; el mito que está en la base de las culturas occidentales, la Biblia, lo describe, en coincidencia con otros, como una situación de desorden y de absoluta impredecibilidad.

Pienso que en el trasfondo de casi todos los mitos hay un gran temor ante lo incomprensible y ante la incapacidad de prever lo que va a suceder. Ese es posiblemente el más fundamental y antiguo de los temores. Me parece que una visión evolutiva ayudaría mucho a entender el surgimiento de la cultura humana. Los mitos acá mencionados son muy recientes, no tienen más de cinco mil años, casi nada en nuestra historia. Los humanos vagamos por este planeta hace unos 300.000 años, y desde hace 30.000 el *Homo sapiens* se convirtió en la única especie humana que no se extinguió, aunque todos llevamos en nuestro ADN rastros de neandertales, denisovanos y, probablemente de otras especies, como testimonio de las relaciones que mantuvimos con ellos.

Sería ingenuo pensar que la cultura surgió apenas cuando tuvimos escritura (que es cuando se recogieron los mitos antes mencionados). Sin duda, durante aquellos 300.000 años los humanos configuraron grupos ordenados, con normas, con reglas y con otros mitos religiosos que se perdieron tal vez para siempre. Es decir, la cultura debió haber precedido por mucho a nuestros mitos recientemente recogidos, cuando nos inventamos la escritura.

Hay muchas teorías sobre las razones para que el *Homo sapiens* haya sobrevivido cuando otros se extinguieron. Indudablemente, una causa importante, tal vez la más importante, fue su capacidad para deducir eventos futuros a partir de indicios dentro del desorden, de ese caos inexplicable. Solo reconociendo olores, ruidos, paisajes, pudo saber dónde iba a encontrar alimentos y cómo escapar de predadores voraces. La observación de regularidades y anormalidades climáticas le permitió saber cuándo migrar. Esas capacidades le posibilitaron sobrevivir donde otros perecieron.

Los temores surgían frente a todo lo que no entendía y lo que lo sorprendía. Volviendo a las épocas recientes ya mencionadas, todas las mitologías tienen, por ejemplo, figuras poderosas que dominan los rayos y los truenos y los usan para castigar y amenazar. El rayo era amenazante, asustador y misterioso. El conocimiento científico poco a poco fue destruyendo los mitos. Ni Thor, ni Júpiter ni Vulcano explican hoy los rayos tan bien como el vicepresidente de nuestra Academia con sus conocimientos sobre la electricidad.

El temor, y la necesidad de entender y predecir, fueron los motores de la razón y la ciencia. La historia de ese surgimiento, como sugiere la académica Bréchignac, es larga y compleja, con algunos momentos estelares que no nos cansamos de celebrar. Que los mitos hayan motivado búsquedas de conocimiento no quiere decir que vayan a ser las brújulas necesarias para los desarrollos futuros. Como bien lo dijo ella, el mito pasa a un segundo plano frente a la filosofía y la ciencia. Aún hay remanentes, porque nuestra ignorancia todavía es grande.

El siglo XVII efectivamente fue milagroso. Galileo Galilei y Tycho Brahe son verdaderos héroes de la razón. No creo que haya sido un progreso dependiente de mejores instrumentos, como tal vez sucede hoy. Galileo tiraba piedras amarradas por una cuerda desde una torre y miraba el cielo con un modesto telescopio. Me gusta recordar a un contemporáneo de ellos a veces olvidado, Francesco Redi, quien con un experimento genial demostró que en la naturaleza no hay generación espontánea de vida. No necesitó sofisticados instrumentos, concibió por primera vez un experimento con sistema de control, y eso cambió conceptualmente la forma como en adelante se investigaba en el laboratorio. Doscientos años después, Pasteur repitió el experimento casi en forma idéntica, pero con bacterias. El resultado fue el mismo.

Creo, entonces, que gran parte del desarrollo fundamental de la física a finales del siglo XIX y principios del XX fue más teórico y conceptual que instrumental. Auguste Comte fue en verdad ingenuo con su positivismo tan simple, pero hay que reconocerle que impulsó la ciencia experimental y le dio al hecho real y empírico un peso importante en la ciencia, que, como señala la académica, infortunadamente se ha venido perdiendo recientemente en algunas manifestaciones de la sociedad.

La académica Bréchignac señala que en el siglo XXI la razón ha perdido parte de su brillo. La opinión la ha suplantado, la verdad interesa menos que tales opiniones y que lo que agrada superficialmente a las multitudes. Para ser justo, yo diría que el fenómeno es heredado del siglo XX, en el que, con la excusa de que las ciencias sociales y humanas no tienen leyes predictivas, surgieron teorías de un relativismo cognitivo y moral extremo, en el que toda afirmación era igualmente válida, todo era verdad y, por lo tanto, nada lo era; todo era potencialmente moral y, por lo tanto, nada era en verdad moral.

Concuerdo con la expositora sobre el gran temor que producen esas ideas y la moral oscura que se deriva de ellas. Me consuelo, también con ella, en el convencimiento de que una persona con un subconsciente bien desarrollado deberá ser capaz de detectar al embustero, aún en estos tiempos de gran confusión.

Pondría en los escudos su afirmación final de que hoy es más urgente que nunca redescubrir el raro y sutil placer de pensar con rigor... y escribir con libertad.

La gran pregunta que me surge es cómo convertir ese privilegio de algunos en un deber amplio de la sociedad. Seguramente la educación es una respuesta, cómo lograr ese objetivo amerita muchas reflexiones más.

Moisés Wasserman

Intervención del profesor Édgar Revéiz Roldán

Estas páginas son resultado de la reflexión sobre el libro *Retour vers l'obscurantisme* (2022) y del artículo *De la Razón a la locura, los nuevos desafíos del obscurantismo* (2025) de la profesora Catherine Bréchignac, secretaria honoraria perpetua de la Academia de Ciencias y presidente del Grupo Interacadémico para el Desarrollo en Francia.

Definición del obscurantismo

Destacamos la concepción de la profesora Catherine Bréchignac, quien define el obscurantismo como una actitud, doctrina, sistema político o religioso que se opone a la difusión, en especial en las clases populares, del conocimiento científico, de la instrucción, del progreso. Este término se aplica a la oposición a los postulados del Siglo de las Luces (siglo XVIII), aunque el concepto ha persistido en el tiempo. Hoy hemos entrado en la era de la posverdad, en que la opinión personal, la ideología y la emoción, facilitadas por las redes sociales y en muchos casos por los estados mismos, priman sobre la realidad factual.

Veámoslo.

Tomando como referencia el *Choque de civilizaciones* de Huntington, la situación actual se caracteriza por los siguientes rasgos: rechazo del pensamiento racional y científico; censura o manipulación del conocimiento; dogmatismo y fanatismo religioso o ideológico; auge del autoritarismo y debilitamiento de las instituciones democráticas, y negación del progreso social y de derechos adquiridos.

Algunos ejemplos de tales tendencias incluyen el negacionismo climático, es decir, líderes que niegan el cambio climático y frenan la transición energética; el movimiento antivacunas, que recurre a campañas contra la vacunación basadas en la desinformación; la persecución ideológica mediante la censura de libros o planes educativos que abordan temas como el racismo, el género o la historia crítica; el resurgimiento del nacionalismo extremo y el mesianismo político en cabeza de figuras que prometen “rescatar” al pueblo, pero desmantelan instituciones y promueven la polarización.

Conclusión

El regreso del oscurantismo no es uniforme, pero sí detectable en todas las civilizaciones o culturas planteadas por Huntington. En Occidente se expresa el negacionismo científico y el

populismo posmoderno (Trump). En el Islam y el hinduismo se alienta el fundamentalismo religioso como herramienta del poder. En las civilizaciones sínica y ortodoxa se recurre a la censura estatal y al control autoritario del conocimiento. En África se evidencia el retroceso institucional y la mezcla de dogmas religiosos con represión. En América Latina, tal como lo afirma Granés en su libro *Delirio americano. Una historia cultural y política de América Latina*,¹ pese a los esfuerzos de algunos dirigentes de los años sesenta, no se pudieron crear verdaderas democracias que sobrepasen lo formal (el derecho a elegir), ya que el poder sigue siendo oligárquico y tiene una fuerte concentración del ingreso y la desigualdad. Existe una dinámica pendular (ejemplo de Argentina) de gobiernos de derecha que se alternan con gobiernos de izquierda, pero quienes llegan al poder con la tesis del combate contra la desigualdad buscan enriquecerse mediante un marcado clientelista y estructuras de corrupción en el más alto poder del Estado.

El obscurantismo en la teoría económica a través del pensamiento de tres Premios Nobel de Economía: Kahneman, Shiller y Akerlof²

Kahneman y los sistemas cognitivos. La visión de Kahneman y Thaler ilustra la confusa frontera que existe entre los sistemas cognitivos automático y reflexivo en materia de violencia.³ El primero es instintivo y no implica lo que asociamos con la palabra pensar; el segundo es más premeditado y autoconsciente, hace cálculos. El sistema automático coincide con la reacción visceral típica de la violencia en Colombia, aunque esta también es reflexiva, pues las grandes masacres resultan de pensamientos conscientes y calculados. O sea, la violencia es a la vez automática y reflexiva. Aventuramos la hipótesis de que a medida que aumenta el PIB per cápita, el índice de desarrollo humano (IDH) y la educación, la violencia y la corrupción se vuelven más reflexivas que automáticas.⁴

Narrativas económicas y la economía de la manipulación

El premio Nobel de economía Robert Shiller define una “narrativa económica” como una historia contagiosa que tiene el potencial de cambiar la forma en que las personas toman decisiones económicas, desde contratar a un trabajador o esperar a que los tiempos mejoren, adoptar riesgos o estrategias cautelosas de negocios, poner en marcha una empresa comercial o invertir en activos especulativos y volátiles.⁵

Este autor propone una interesante tipología de algunas de las principales narrativas económicas y sus mutaciones, que han sido recurrentes a lo largo de los años, entre otras, el pánico *versus* la confianza; la frugalidad *versus* el consumo ostensible; el patrón oro *versus* el bimetalismo; las máquinas, la automatización y la inteligencia artificial que sustituyen el empleo humano; el auge y la caída del sector inmobiliario; las burbujas del mercado de valores; los boicoteadores capitalistas y los negocios malvados; la espiral de los precios salariales y los malvados sindicatos.⁶

¹ Granés, C. (2022). *Delirio americano: una historia cultural y política de América Latina*. Editorial Taurus.

² Kahneman, D. (2011). *Thinking fast and slow*. Penguin Books.

Kahneman, D., Sibony, O., Sunstein, C. (2021). *Ruido: un fallo en el juicio humano*. Editorial Debate.

Akerlof, G. & Shiller, R. (2009). *Animal Spirits: How Human Psychology Drives the Economy, and Why It Matters for Global Capitalism*. Princeton University Press.

Shiller, R. (2021). *Narrativas económicas: Cómo las fake news y las historias virales afectan la marcha de la economía*. Editorial Deusto.

Akerlof, G. y Shiller, R. (2016). *La economía de la manipulación. Cómo caemos como incautos en las trampas del mercado*. Editorial Paidós.

³ Sunstein, C. y Thaler, R. (2017). *Un pequeño empujón*. Bogotá: Editorial Taurus.

⁴ Revéiz, É. (2025). *Catapultas de la geopolítica posmoderna*. Editorial Aurora. Pp. 353-354.

⁵ Shiller, R. (2021). *Narrativas económicas: Cómo las fake news y las historias virales afectan la marcha de la economía*. Editorial Deusto. P. 46.

⁶ Shiller, R. (2021). *Narrativas económicas: Cómo las fake news y las historias virales afectan la marcha de la economía*. Editorial Deusto. P. 186.

Estas visiones contrapuestas provienen de juicios morales opuestos que hacen que una prevalezca sobre la otra, pero, en ocasiones, se ven reforzadas a través de la controversia que generan. Por ejemplo, en obras publicadas desde 1800 hasta 2008, se hace referencia a una tendencia paralela, a veces con claros rezagos, entre la frecuencia de las alusiones a los pánicos bancarios y la confianza empresarial y del consumidor. Aunque cada pánico bancario ocurrió durante un año específico, la frecuencia con la que se mencionan estos episodios demuestra la preocupación en torno al imaginario colectivo a través de una constelación de narrativas que siguen trayectorias similares a la de los pánicos bancarios.⁷ Las narrativas del pánico bancario sobreviven y pueden volver a cobrar fuerza cuando ocurren episodios como la quiebra de un banco en un país, lo cual puede incidir en el comportamiento de los consumidores y volverse una historia viral.

La minería de la reputación

Los premios nobel Akerlof y Shiller, en un estudio relacionado con las calificadoras de riesgo después de la crisis de 2008-2009, se han referido al papel esencial de una clase de timo (engaño) que llaman “minería de la reputación”, la cual consiste en vender títulos sucios al precio que se debía pagar por uno perfecto y sano en el mercado. Insisten en que, con la crisis financiera, se vulneró la reputación de las instituciones financieras de todo tipo y se produjo una subversión del sistema de títulos de renta fija, cuya reputación favorable se había construido a lo largo de un siglo de calificación de bonos.⁸

En efecto, antes de la crisis financiera de 2008-2009, el sistema financiero norteamericano había quedado fragmentado: por una parte, un sistema institucional minoritario, legal, legítimo, que actuó bajo el radar de la regulación delegada por la Federal Reserve Board (FED) y recurrió a los descuentos que esta concede y el acceso a los depósitos del seguro de la Federal Deposit Insurance Corporation (FDIC).

El otro, mayoritario, informal e ilegal, sin regulaciones y opaco, el *shadow banking system*, conformado por banqueros no bancarios, captó recursos de corto plazo para financiar operaciones de largo plazo. Estos actuaron con altos niveles de riesgo y apalancamiento sin respaldo de los bancos centrales. El *shadow banking system* creó un apalancamiento explosivo y altísimos riesgos de liquidez por fuera de la vigilancia de la FED.

Este sector financiero en la sombra fue conformado por instituciones bancarias y financieras formales, informales e ilegales, cuyo núcleo fueron los *holdings* financieros. La caja negra integró a los bancos comerciales, las aseguradoras, los *hedge funds* y las agencias calificadoras de riesgo. Se produjo una explosión del crédito basada en una compleja ingeniería del mercado de futuros y la distribución de las ganancias financieras sin relación con las ganancias del sector real, otorgando altas compensaciones de corto plazo a los CEO y CFO.

Esta situación corrupta y explosiva llevó a la crisis de 2009 en cuatro etapas: i) la crisis ético-política; ii) la crisis clásica; iii) la crisis sistémica y iv) la crisis de legitimidad, las cuales aún no han sido superadas.⁹

Édgar Revéiz Roldán¹⁰

⁷ Shiller, R. (2021). Narrativas económicas. Cómo las fake news y las historias virales afectan la marcha de la economía. Editorial Deusto. Pp. 190-192.

⁸ Akerlof, G. & Shiller, R. (2016). *La economía de la manipulación. Cómo caemos como incautos en las trampas del mercado*. Editorial Paidós. Pp. 76-77.

⁹ Revéiz, É. (2008). Crisis mundial 2007: ético-política, clásica, sistémica, de confianza y legitimidad. En Revéiz, É. et al. (editores). *Enfoques sobre el origen de la crisis mundial de 2008*. Bogotá: ACCE, pp. 25, 52-53.

¹⁰ Con el apoyo del economista Jonnathan Barriga.

Intervención del profesor Rafael González Hernández

Muy buenas tardes a todos. Es un verdadero honor estar aquí y compartir este panel con científicos de tan alto reconocimiento. Me siento especialmente agradecido por esta oportunidad.

Quiero comenzar agradeciendo esta invitación y el privilegio de intervenir tras la inspiradora conferencia de la doctora Catherine Bréchnignac. Su reflexión sobre la evolución de la razón, desde los mitos fundacionales hasta los dilemas de la posverdad, nos toca de manera profunda. No solo como científicos o pensadores, sino como ciudadanos en un tiempo de desafíos.

Me gustaría compartir tres ideas breves que considero esenciales para comprender nuestro contexto actual.

1. Como bien expuso la Dra. Bréchnignac, vivimos un momento paradójico. La razón ha sido, por siglos, el pilar del conocimiento y del progreso. Sin embargo, hoy parece debilitada. Las emociones, las ideologías, las opiniones (muchas veces sin fundamento) se imponen en el debate público.

La tecnología ha cambiado las reglas del juego. La inteligencia artificial, por ejemplo, nos permite acceder al conocimiento en segundos, pero también nos expone a la desinformación, al ruido y a las burbujas informativas. El tiempo para pensar y contrastar ideas se ha reducido cada vez más y todo ocurre de manera inmediata, llevándonos a vivir en un modo de acción-reacción permanente, en el que la pausa y la reflexión parecen un lujo.

Y cuando el pensamiento se vuelve automático o superficial, perdemos una parte esencial de nuestra humanidad: la capacidad de comprender, de dudar, de dialogar

2. Esto nos lleva a un segundo punto fundamental: los jóvenes. Muchos de ellos han nacido y crecido en esta época digital, rodeados de pantallas, algoritmos y redes sociales. Tienen acceso a más información que ninguna otra generación, pero al mismo tiempo están más expuestos a la confusión y al agotamiento mental.

Nuestra responsabilidad, como educadores, científicos y ciudadanos, es ofrecerles herramientas para navegar en esta complejidad, en este caos de información. Necesitamos una educación que no solo enseñe contenidos, sino que forme capacidades: razonar, argumentar, distinguir entre hechos y opiniones, tomar decisiones informadas.

Esto es aún más importante en países como Colombia, donde las desigualdades sociales y educativas hacen que muchos jóvenes no accedan a una formación científica sólida. El riesgo es que esa brecha se agrande, y que la tecnología no sea un puente, sino una barrera.

3. Por eso, hablar de ciencia hoy no puede reducirse a encerrarnos en los laboratorios ni a contabilizar el número de publicaciones o citas. Esa visión limitada empobrece lo que realmente significa hacer ciencia. Como bien sabemos, la ciencia es una práctica cultural, social, profundamente humana. Es mucho más que una acumulación de datos o técnicas: es una forma de mirar el mundo, de formular preguntas, de buscar explicaciones con humildad, con curiosidad y con rigor.

Esto es algo en lo que insisto con fuerza ante mis estudiantes, especialmente cuando me preguntan cuál es la utilidad de ciertos conceptos científicos que vemos en clase. Les recuerdo que la ciencia no siempre responde de inmediato a una necesidad práctica, pero sí moldea nuestra forma de pensar, de analizar, de comprender el entorno. Nos enseña a distinguir entre lo que sabemos, lo que creemos saber, y lo que aún no comprendemos.

Y en un país como el nuestro, con tantas urgencias sociales, económicas y ambientales, pensar científicamente puede ser, en sí mismo, un acto transformador. Aplicar la inteligencia

artificial para mejorar la educación pública, para enfrentar el cambio climático, o para fortalecer nuestro sistema de salud, no es solo una cuestión técnica. Requiere no solo ingenieros y desarrolladores, sino también ciudadanos críticos, informados y éticos, capaces de preguntarse por el impacto de la tecnología en la vida humana y en la equidad social.

La ciencia, como dijo la Dra. Bréchignac, no tiene todas las respuestas. Pero sí nos da un método, una forma de pensar que puede ayudarnos a tomar decisiones más justas, más sostenibles, más humanas.

Para concluir, quiero subrayar que hoy, más que nunca, necesitamos volver a pensar. Pensar con otros. Pensar con respeto por la evidencia, apertura a la duda y sensibilidad frente a lo humano. Los desafíos que enfrentamos, desde la fragmentación social hasta el avance vertiginoso de la inteligencia artificial, no se resuelven con respuestas fáciles ni certezas inmediatas. Se enfrentan con pensamiento profundo, con diálogo, con colaboración.

Recuperar el valor de la razón no significa mirar atrás con nostalgia, sino avanzar hacia una sociedad que no tema al conocimiento y que forme a sus jóvenes no solo como usuarios de tecnología, sino como ciudadanos críticos y pensadores activos.

Muchas gracias por su atención.

Reitero mi agradecimiento al Colegio Máximo de las Academias por la invitación y a la Dra. Bréchignac por compartir su charla y por poner sobre la mesa un tema tan crucial para nuestro tiempo.

Enlaces de interés

Enlace al evento <https://youtube.com/live/hIiElRW2zBU>

Palabras del presidente del Colegio Máximo de las Academias <https://colmac.org.co/palabras-del-presidente-de-colmac-en-visita-de-la-dra-catherine-brechignac/>

Información complementaria del evento en el portal de COLMAC, para referencia: <https://colmac.org.co/encuentro-de-la-dra-catherine-brechignac-con-miembros-de-colmac/>

A nuestros lectores y autores

Enfoque y alcance

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales es una publicación periódica trimestral, multidisciplinaria, que tiene como objetivo dar a conocer artículos inéditos de investigación de alta calidad.

La Revista publica artículos científicos en las áreas de ciencias biomédicas, ciencias del comportamiento (filosofía, psicología, antropología, sociología), ciencias físicas, ciencias naturales (biología, microbiología, botánica, zoología, ecología) ciencias químicas, ciencias de la tierra (geología, medio ambiente) y matemáticas.

Está reseñada en varios índices nacionales e internacionales tales como Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (*International Center for Scientific Research*), *Current Mathematical Publications*, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, Online Computer Library Center – OCLC, *Zentralblatt für Mathematik*, *Zoological Record*. Nacionalmente se encuentra reseñada en la base de datos Publindex de Colciencias.

El primer número se publicó en diciembre de 1936, año de creación oficial de la Academia, bajo la dirección del doctor Jorge Álvarez Lleras y hasta el momento se han editado 41 volúmenes.

Proceso de evaluación por pares

Se recibirán solo los manuscritos que cumplan con todos los requisitos que se mencionan en las indicaciones a los autores. Los manuscritos serán evaluados en primera instancia por el editor y los editores asociados de la disciplina correspondiente.

Cada manuscrito será enviado a dos especialistas en el tema, quienes evaluarán y enviarán sus recomendaciones. Este proceso de revisión tendrá una duración aproximada de 90 días.

Los pares académicos pueden adoptar alguna de las siguientes tres opciones: a) aceptación sin modificaciones; b) aceptación con correcciones; c) no aceptación. En caso de desacuerdo de los pares, el original será enviado a un tercer evaluador.

En cualquiera de los casos, el autor será informado y deberá realizar las modificaciones correspondientes en el manuscrito y enviarlo dentro de las cuatro semanas siguientes. Además, deberá enviar un documento en el que responderá, una a una, todas las observaciones señaladas por los evaluadores.

Cuando el autor demore más de 30 días en responder a las sugerencias de los evaluadores, se entenderá que los autores han retirado el manuscrito en su forma actual y, si se remitiera de nuevo, el Comité Editorial de la Revista lo considerará como un nuevo trabajo.

Los trabajos que sean aceptados se considerarán como propiedad de la **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales** y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Ética de la publicación

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (RACCEFYN), acoge la normatividad internacional definida por el *Committee on Publication Ethics* (COPE). Algunas normas se pueden consultar en:

COPE guidelines on good publication practice: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct: <https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

Ver documento pdf (anexo)

Política de acceso abierto

La página web de la Revista (www.raccefyn.co) permite el acceso libre y abierto a los artículos con el fin de contribuir a la visibilidad, el acceso y la difusión de la producción científica.

Directrices para autores

Tipología de los artículos publicados en la Revista

Artículos originales o artículos de investigación científica y tecnológica: documento que presenta, de manera detallada, los resultados originales de proyectos de investigación. La estructura generalmente utilizada contiene los siguientes apartes importantes: introducción, metodología, resultados, discusión, conclusiones y referencias.

Artículos cortos: documentos breves que presenta resultados originales preliminares o parciales de una investigación científica o tecnológica y, que, por lo general, requieren de una pronta difusión.

Artículos de posesión o artículos de revisión de tema: documentos resultantes de una investigación donde se analizan crítica y sistemáticamente, a la par que se integran los resultados de investigaciones publicadas o no publicadas, centradas en un campo de la ciencia o la tecnología, con el fin de dar cuenta de sus avances y sus tendencias de desarrollo. Presentar un artículo de revisión constituye un requisito para que un Académico pueda posesionarse como miembro correspondiente o de número.

Cartas al editor: posiciones críticas, analíticas o interpretativas sobre los documentos publicados en la revista que, a juicio del Comité Editorial, constituyen un aporte importante a la discusión del tema por parte de la comunidad científica de referencia.

Comentarios bibliográficos: son escritos críticos breves sobre libros recientes publicados en las disciplinas de interés de la Revista.

Corrección de los autores

Fe de erratas

Indicaciones a los autores

Los autores deben tener en cuenta las siguientes indicaciones:

1. Los trabajos presentados deberán ser originales y de alto nivel, escritos en inglés o español, y que traten sobre aspectos relacionadas con las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Todos los trabajos aceptados quedarán como propiedad permanente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de manera que la misma podrá publicarlos en formato físico y electrónico, incluyendo la internet. (Ver transferencia derechos de autor).
2. El autor de la correspondencia aceptará mediante comunicación escrita firmada que el manuscrito es un trabajo original, que no ha sido publicado por ningún medio, ni está siendo evaluado para aparecer en otra publicación impresa o electrónica y que, además, ha sido aceptado por todos los autores para su publicación en la Revista. Igualmente, que los derechos de autor no han sido cedidos a nadie con anterioridad. (Ver formatos declaración originalidad, conflicto de intereses y sesión de derechos de autor en la página web de la Revista: <http://www.raccefyn.co>).
3. La participación de los autores en el trabajo deberá ser suficiente como para aceptar públicamente la responsabilidad por los aportes de cada cual. El orden de los autores en la publicación deberá ser una decisión compartida de los coautores, quienes deberán ser capaces de explicar el orden en el que aparecen sus nombres. Finalmente, el manuscrito debe contener un párrafo en el que se detallará la contribución de cada uno de los autores.
4. De acuerdo con el ICMJE, todos los colaboradores que no cumplan con los criterios de autoría o hayan realizado contribuciones menores deberán aparecer en la sección de *Agradecimientos*, pero no serán citados como autores. Las ayudas económicas y materiales deberán aparecer en los *Agradecimientos*.
5. La terminología debe regirse por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica. La terminología física, química o bioquímica, deberá seguir las normas del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de la Química Pura y Aplicada (IUPAC). Deberán usarse las abreviaturas internacionales convencionales y las unidades del Sistema Internacional (SI). Los nombres científicos deberán ser escritos en la forma recomendada por el *Internacional Code of Botanical Nomenclature* y por el *International Committee on Systematics of Prokaryotes* o ICSP.

Envío y presentación del manuscrito

Los artículos deberán ser enviados a través de <http://www.raccefyn.co>

El manuscrito incluirá además de la página correspondiente al título, el resumen, las referencias, las tablas y sus títulos, las leyendas de las figuras, todos los cuales deberán estar escritos en procesador de palabras Word a doble espacio, usando la fuente Arial de tamaño 12, sin justificar el texto. No debe olvidarse el usar la numeración en todo el manuscrito. Extensión máxima de 30 páginas, entre 5.000 a 8.000 palabras.

Los manuscritos deben incluir la siguiente información:

1. Una hoja de presentación, página en Word con los nombres y apellidos (si desea poner el segundo apellido, debe ir separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grado académico), filiaciones y correos electrónicos. Agregar aquí un párrafo en el que los autores declaren su aporte personal al manuscrito bajo consideración.
2. Título completo del manuscrito en español e inglés (máximo 30 palabras, 165 caracteres)
3. Título corto (máximo 10 palabras, 50 caracteres)
4. Resumen en español e inglés que no supere 250 palabras.
5. Palabras clave en español y en inglés que no superen en número a seis, separadas por punto y coma.
6. Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico, dirección electrónica y código ORCID. *Open Researcher and Contributor ID* (Identificación del Investigador y del colaborador abierto)
7. Direcciones electrónicas de todos los coautores y códigos ORCID *Open Researcher and Contributor ID*.
8. Texto, referencias y tablas en un mismo archivo en conjunto con las leyendas de las figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales y con una resolución mayor a 300 dpi (*dots per inch*).
9. El número máximo de tablas y figuras es de 7. Para enviar información adicional se puede emplear la sección de *Información suplementaria* debidamente referenciada en el texto: tabla 1S, 2S, etc.; figura 1S, 2S, etc.

Estructura del manuscrito

Introducción: se debe mostrar el marco teórico en el cual se inscribe el tema de la investigación, propósito del artículo y justificación del estudio indicando, además, la delimitación de la pregunta problema.

Materiales y métodos: se describirán los sujetos de observación o experimentación, aparatos o dispositivos y metodologías empleadas en el estudio. La descripción de la metodología debe tener referencias de los métodos usados.

Análisis estadístico: señalar los métodos estadísticos utilizados y la manera de analizar los datos.

Resultados: deben presentarse en secuencia lógica, con las tablas y las figuras acompañadas de una explicación y análisis de las mismas.

Discusión: debe hacerse énfasis en los aspectos nuevos e importantes del estudio, contrastando los resultados con la información pertinente disponible en literatura actualizada y relacionar las conclusiones con los objetivos propuestos. Se deben incluir las implicaciones y limitaciones de los hallazgos y comparar las observaciones relevantes con las de otros estudios.

Los resultados y la discusión pueden presentarse también en forma combinada, en cuyo caso la sección se denominará *Resultados y Discusión*.

Conclusiones: deberán responder al objetivo de la investigación reportada e incluir el planteamiento de objetivos futuros a seguir en la línea de investigación.

Referencias: todas las referencias bibliográficas se insertarán en el texto y deberán llevar siempre entre paréntesis el apellido del primer autor y el año de publicación. Si el apellido del autor o autores forma parte de la estructura formal de la frase, sólo se pondrá entre paréntesis la fecha; por ejemplo: Pérez y Ribas (1996). Si no forma parte de la estructura formal del texto, por ejemplo: ... como indica Barbudo (2003). Si son solo dos autores se pondrán los dos apellidos, si son más de dos sólo se pondrá el apellido del primero añadiendo “*et al.*”

La Revista ACCEFYN utiliza las normas del Manual APA, estas emplean un sistema de citación de autor-fecha.

Lista de referencias. Se organizan alfabéticamente y se citan de la siguiente manera:

Artículo de revista

Apellido, A. A., Apellido, B. B., Apellido, C. C. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, volumen: pp-pp.

Ejemplo

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, 7: 33-40.

Libro

Apellido, A. A. (Año). Título. Ciudad, País: Editorial

Ejemplo

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). Fisiología Vegetal. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Capítulo de libro

Apellido, A. A., Apellido, B. B. (Año). Título del capítulo o la entrada. En A. A. Apellido. (Ed.), Título del libro (pp. xx-xx). Ciudad, País: Editorial.

Ejemplo

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. La enseñanza: Su teoría y su práctica (148-165). Madrid, España: Akal.

Revista en línea

Apellido, A. A. (Año). Título del artículo. Nombre de la revista, **volumen** (número): pp-pp. Disponible en: <http://www...>

Ejemplo

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Disponible en: <http://www.jstor.org/pss/2388013>.

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab*. doi: 10.1177/0271678X16662476

Citas páginas web

Anotar la fecha de la consulta

Ejemplo

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en <http://www.algaebase.org>., accedida entre enero y junio de 2015.

Tablas y figuras: las tablas y cuadros se denominarán tablas y llevarán numeración 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 y título corto.
- Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico y dirección electrónica.
- Direcciones electrónicas de todos los coautores.
- Texto, referencias y tablas en un mismo archivo junto con las leyendas de las figuras. Figuras en formato jpg o tiff en archivos individuales.

3. Estructura del artículo. Se incluyen

- El resumen en español e inglés (Abstract).
- Las palabras clave (máximo 6) en español e inglés (Keywords).
- Introducción.
- Materiales y métodos.
- Resultados y Discusión para comunicaciones cortas.
- Discusión.
- Agradecimientos a colaboradores y/o instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.
- Referencias.
- Declaración de conflicto de interés.

4 Información adicional: figuras

- Se incluyen como archivo independiente, cada figura en página aparte.
- Se incluyen las leyendas correspondientes al final del original. Estas figuras deberán ser cargadas en el paso 4 del presente proceso de envío en formato JPG o TIF.

5. Información adicional: tablas

- Se incluyen al final del original, elaborados en el modelo más sencillo de tablas del programa Word.
- Se ordenan secuencialmente.
- Se incluye el título correspondiente.

6. Referencias

- Se han seguido las normas de la revista de ACCEFYN en las instrucciones a los autores.

7. Abreviaturas:

- Se introducen entre paréntesis la primera vez que se usan.

8. Nomenclatura:

- Los nombres de género y especie están en letra cursiva.
- Los nombres de microorganismos, plantas y animales se escriben completos la primera vez que se citan, en el título y en el resumen.

9. Ética

- Todos los autores conocen y aprueban la presentación del manuscrito, su contenido, la autoría y el orden de la autoría.
- El manuscrito ha sido postulado solo a la Revista ACCEFYN y no se encuentra postulado ni ha sido publicado en otra revista.
- Si el artículo incluye la investigación en humanos o con animales se han seguido las directrices de la Declaración de Helsinki y el uso de primates no humanos en la investigación.
- Se incluye los agradecimientos a las instituciones u organizaciones que financiaron la investigación.

10. Revisores

Se suministran indicaciones sobre tres o cuatro posibles revisores con sus nombres completos, formación académica y direcciones de correos electrónicos.

To our readers and authors

Focus and Scope

The Journal of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences (ACCEFYN) is a multidisciplinary quarterly journal that publishes high quality original research articles.

The journal publishes scientific articles in the disciplines of Biomedical Sciences, Behavioral Sciences (philosophy, psychology, anthropology, and sociology), Natural Sciences (Biology, Botany, Microbiology, Zoology, Ecology), Physical Sciences, Chemical Sciences, Earth Sciences (Geology, Environmental Sciences) and Mathematics. It is included in several national and international directories and indexing services like Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (International Center for Scientific Research), Current Mathematical Publications, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO Colombia, On-line Computer Library Center – OCLC, Zentralblatt für Mathematik, Zoological Record, RLG. Within the Colombian citation system, the journal is register in Publindex (The Journal index Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación, Colciencias).

The journal's website (www.racefyn.co) allows free and open access to full-text articles with the purpose of contributing to the visibility, access and dissemination of Colombian scientific production.

The first issue was published in December 1936, year of the official creation of the National Academy, led by Jorge Álvarez Lleras. The journal has been edited 41 volumes since then.

Peer Review Process

Manuscripts that meet the author guidelines are welcomed. Manuscripts will be assessed by the editor in chief and associate editors' expert in the topic of the manuscript.

If the editors see fit, the manuscript will be sent to, at least, two peers knowledgeable in the topic of the manuscript. It is estimated the peer reviewing process will take around 90 days.

The reviewers can decide to a) accept the article without any modification, b) accept it if some recommendations are addressed, or c) reject the manuscript. If peers exhibit contradicting assessments, an extra reviewer will be approached to settle disparities and reach a final decision.

The corresponding author will be notified of the results of the peer review process. The author should return an amended version, along with a documenting reporting the response to the reviewers, four weeks after receiving the results of the reviewers.

If the author does not send these documents past the suggested time, the journal will assume the manuscript has been withdrawn. If the author send these documents past the suggested time, the journal takes the manuscript as a new submission and the reviewing process starts anew.

Accepted manuscripts are considered property of the journal. Thus, the journal is free to reproduce an entire manuscript or parts of it.

The journal is not responsible of the contents of the published manuscripts and related legal implications.

Publication Ethics and Publication Malpractice Statement

The journal abides by the *Committee on Publication Ethics* (COPE) standards. These guidelines can be consulted in the following links:

COPE guidelines on good publication practice: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1753164/>

COPE code of conduct: <https://publicationethics.org/resources/code-conduct>

See document pdf (annex)

Open access policy

The journal enables open access to published articles via its website (www.racefyn.co) to contribute to the dissemination, accessibility, and visibility of scientific work.

Author Guidelines

Research articles. A manuscript documenting the results of at least one experiment/study by following the following structure: introductions, methodology, results, discussion, conclusions, and references. Extra material can be reported as an appendix.

Brief articles. Manuscripts reporting the results of novel experiments/study in a succinct manner and that require prompt diffusion.

Inaugural articles or Review articles. Manuscripts reporting literature reviews on a topic. It is one requirement for the Academics to be admitted to the Academy

Letters to the editor. Manuscripts proposing critical comments, novel analysis or re-interpretations of published work.

Book reviews. Short manuscripts reporting a review of a book recently published within an area of interest to the journal.

Authors correction

Errata

Information for Authors

Authors should bear in mind the following

1. Submitted manuscripts must be original and of outstanding quality. They can be written in Spanish or English in an area related to the **Exact, Physical or Natural Sciences**. All works accepted will remain permanent property of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences so that such work can be published in hard copy or in electronic format, including web posting. (See transference of authors' rights).
2. The corresponding author will be required to state that the work is original, has not been published elsewhere, is not under review elsewhere and that co-authors agree as to the version submitted. Equally important, the corresponding author will be asked to state whether copyrights have been passed on to other parties. (See form for declaration of originality, conflicts of interest, and authors' rights).
3. It is assumed all listed authors have contributed substantially to the manuscript. Their order in the manuscript should be reached by agreement. Finally, each author's contribution should be explicitly stated. Collaborators whose contribution was not substantial (see above) should be mentioned in the 'acknowledgments' section (see <http://www.icmje.org/> for a reference). Financial supports and grants should also be mentioned in this section.
4. The terminology used in the manuscript should follow that used in specific areas (we therefore recommend authors to consult specialised references in this regards as to their own fields of research). Scientific names should follow recommendations such as those stated, for example, by the International Code of Botanical Nomenclature and the International Committee on Systematics of Prokaryotes.

Submission and Presentation of manuscript

The manuscripts should be submitted using the website of the Academy: <http://www.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 TIF format.

Manuscript Structure

Introduction: there must be a clear description of the theoretical framework of the theme of the investigation, purpose of the article and justification of the study, indicating the limitation of the problem question.

Materials and methods: a description of the object of observation or experimentation, instruments or devices and the methodology employed in the study.

Statistical analysis: indicate the statistical methods used and the data analysis employed.

Results: these must be presented in a logical sequence, with the accompanying tables and figures with their respective explanations and analysis.

Discussion: emphasis must be given to those aspects of the study which are new and important, contrasting the results with the relevant information available in the recent literature and relate the conclusions with the proposed objectives. Mention must be made of the implications and limitations of the results found and a comparison of the relevant observations with that of other studies. The results and the discussion may also be presented in a combined form.

Conclusions: an up to date survey of the investigation. Mention can be made here of future objectives of the same line of investigation.

References: these citations must be verifiable. When a citation is made, indicate in the text the author, the year and page in the following way: last name of the first author and year of publication Pérez (1996). If there are only two authors use both last names Perez and Ribas (1996). If there are more than two authors use only the first last name followed by *et al.*

Reference list: alphabetically and following the examples

Journal article

Last name, A. A., Last name, B. B., Last name, C. C. (Year). Title. Journal name, **volume:** pp-pp.

Example

Kay, M.A., Glorioso, J.C., Naldini, L. (2001). Viral vectors for gene therapy: the art of turning infectious agents into vehicles of therapeutics. *Nat Med.*, **7:** 33-40.

Book

Last name, A. A. (year). Title, City, Country: Publisher

Example

Salisbury, F. B., Ross, C. M. (1994). *Fisiología Vegetal*. Guadalajara, México: Grupo editorial Iberoamérica.

Book chapter

Last name, A. A., Last name, B. B. (Year). Chapter title. In A. A. Last name. (Ed.), Book title (pp. xx-xx). City, Country: Publisher.

Example

Guba, E.G. (1983). Criterios de credibilidad en la investigación naturalista. En J. Jimeno Sacristán y A. Pérez Gómez. *La enseñanza: Su teoría y su práctica* (148-165). Madrid, España: Akal.

Journal on line

Last name, A. A. (Year). Article title. Journal, **volume** (issue): pp-pp. Available in <http://www...or DOI>

Examples

Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, **10** (2): 110-121. Available in: <http://www.jstor.org/pss/2388013>

Gutiérrez-Vargas, J.A., Moreno, H., Cardona-Gómez, G.P. (2016). Targeting CDK5 post-stroke provides long-term neuroprotection and rescues synaptic plasticity. *J Cereb Blood Flow Metab.* doi: 10.1177/0271678X16662476

References web pages

Date of the access

Example

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2015). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available in <http://www.algaebase.org>., accessed in June 2015.

Tables and graphics: The tables and frames are called tables and carry an Arabic numeration in accordance with the order in which they appear. The corresponding title is placed on the upper part of the table and notes are placed in the lower part. Symbols for unit measures must appear in the column

headings. If it is necessary to display some information, use lower case letters from the alphabet according to the appearance of the table: a, b, c, d, e, etc.

Photographs, graphics, pictures, or sketches are named figures, are enumerated in order of appearance, and their legends must be written in a separate page. With respect to microfiches, indicate the size of the augmentation used. People or their names should not be identifiable in photographs, unless written permission for their publication has been obtained.

When tables and figures have been taken from magazines or books, published in hard copy or electronically, specify the source and include the authorization for its reproduction from the respective publication.

Acknowledgments: These can be expressed to persons or entities who have aided in the realization of the work. Mention is made of persons and their type of aid provided, as well as to entities or institutions which have provided financial and material assistance. In case of investigative projects with financial support it suffices to mention the registry code and the entity, institution or foundation which provided the economic support.

Considerations

They will be published in the following issue to the announcement of the correction. They are responsibility of the authors. Errata are responsibility of the Journal.

Fabrication of evidence, data omission, duplicity of data or plagiarism will be penalized. The authors and their institutions, research center or university and sponsors will be notified.

Once the article has been accepted, it will undergo a style and format revision which will bring it to its definitive version. The authors will receive the galley proofs in PDF format for the correction of errors before its printing. The corrected version must be returned for final approval within a period of 48 hours. The manuscript must be accompanied with a letter to the editor informing him of the corrections that were carried out. The editor will inform the author of the date and volume number in which the publication will appear.

If the authors or co-authors, the editors or reviewers (evaluators) have some conflict of interest which may in any way influence the transparency and objectivity of the peer review process and publication, it must be so declared.

The most obvious conflicts of interest are those referred to as financial conflicts, which result between, employer-employee, investments, and patents, as well as honoraria, consulting, paid investigation by companies which depend on the investigative results, etc.

There also exist personal conflicts arising from friendships, animosity, academic competencies and passions in the moral or intellectual field (for example relatives in a company which will benefit from the results to be published, the use of the results for immediate promotion based on the published article, religious beliefs which are in direct conflict with the investigation that will be published, etc.).

Copyright Notice

Declaration of originality and transfer author's rights

The authors declare:

The published data and reference materials have been duly identified with their respective credits and have been included in the bibliographic notes and citations that have been so identified and that should it be required, I have all releases and permissions from any copyrighted material.

All material presented is free from any copyright and that I accept full legal responsibility for any legal claims relating to copyrighted intellectual property, fully exonerating from responsibility the **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

This work is unpublished and will not be sent to any other journal while waiting for the editorial decision of this journal. I declare that there is no conflict of interest in this manuscript.

In case of publication of this article, all author's rights are transferred to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, and so cannot be reproduced in any form without the express permission of it.

By means of this document, if the article is accepted for publication by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, the Revista assumes the right to edit and publish the articles in national and international indices or data bases for academic and scientific use in paper, electronic, CD-ROM, internet form either of the complete text or any other known form known or to be known and non-commercial, respecting the rights of the authors.

Transfer of author rights

In case the article is approved for publication, the main author in representation of himself and his co-authors or the main author and his co-authors must cede the author rights of the corresponding article to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, except in the following cases:

The authors and co-authors will retain the right to revise, adapt, prepare derived works, oral presentations, and distribution to some colleagues of reprints of their own published work, if the corresponding credit is given to the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**. It is also permissible to publish the title of the work, summary, tables, and figures of the work in the corresponding web sites of the authors or their employers, also giving credit to the Revista.

If the work has been realized under contract, the author's employer has the right to revise, adapt, prepare derivative works, reproduce, or distribute in hard copy the published work, in a secure manner and for the exclusive use of his employees.

If the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** were approached for permission by a third party for using, printing, or publishing specifically articles already published, the Revista must obtain the express permission of the author and co-authors of the work or of the employer except for use in classrooms, libraries, or reprinted in a collective work. The **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** reserves the possible use in its front cover of figures submitted with the manuscripts.

No other right, other than the author's right, can be claimed by the **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**.

Privacy Statement

The names and e-mail addresses appearing in the journal will be used solely for the purposes explicitly therein expressed and by no means will they be supplied to third parties.

Submission Preparation Checklist

As part of the submission process, authors are required to check off their submission's compliance with all of the following items, and submissions may be returned to authors that do not adhere to these guidelines.

1. Letter of submission, where it is stated that all authors have read and approved that:

- The submitted manuscript conforms in content, organization and presentation with established norms.
- The original article has not been previously published in any form nor has it been submitted to another journal nor will it be until an answer is received from the Editorial Committee.
- In the case the manuscript is accepted, it is then authorized to be published under the journal's norms.
- The document may not be published without authorization of all copyrighted texts and figures.
- The document is fully cited in a list of references.

2. Appearance

- The first page written in Word with names and surnames (complete name, first and second surnames separated by a hyphen) of all authors (without job titles or academic titles), affiliations and e-mail address.
- Complete title of the manuscript in Spanish and English. Short title.
- Name of person responsible for correspondence with their complete address, telephone number and electronic address.
- E-mail of all coauthors.
- Text, references and tables in the same file together with legends of the figures. Figures in jpg or TIF format.

3. Structure of the article

The following sections are to be included:

- An abstract should be included in both Spanish and English.
- Key words (no more than 6) should be included in both Spanish and English.
- Introduction.
- Materials and methods.

- Results and Discussion for short communications.
- Discussion.
- Acknowledgments to collaborators and institutions and organizations which financed the research.
- Declaration of conflict of interest.

4. Additional information: Figures

- Each figure is included in a separate page in jpg or TIF format
- Corresponding legends are included in a separate page
- Figures should be charged in JPG o TIF format

5. Additional information: Tables

- Tables are included on a separate page and are presented in a simple manner as a Word table
- Tables are ordered sequentially

6. References

Citations must follow the journal ACCEFYN's norms found in the authors' instructions

7. Abbreviations

The first use is introduced in parentheses

8. Nomenclature

- The generic and specific names are written in italics
- Names of micro-organisms, plants and animals are written out completely the first time that they are cited in the title and in the abstract.

9. Ethics and malpractice considerations

- All authors must know and approve of the form, content, authors, and the order of the authors
- An article that has been submitted to the journal ACCEFYN has not be submitted or published in any other journal.
- If the article includes research on human or animals have all authors read and followed the guiding principles of the Declaration of Helsinki and the use of non-human primates in the research?

10. Reviewers

List 3 or 4 possible reviewers with their complete names, academic background and e-mails.

